

Федеральное государственное автономное образовательное  
учреждение высшего образования  
«Российский университет дружбы народов»

*На правах рукописи*



ПОПКОВА АННА ВЛАДИМИРОВНА

**ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ ОБРАСТАНИЙ ФОТОТРОФОВ В  
ПОДЗЕМНЫХ ПОЛОСТЯХ**

03.02.08 – экология (биология)

Диссертация  
на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор химических наук, профессор  
Зволинский Валентин Петрович

Москва – 2021

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение</b> .....	6
<b>ГЛАВА 1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ, ХАРАКТЕРНЫХ ДЛЯ ПОДЗЕМНЫХ ПОЛОСТЕЙ</b> .....	12
1.1 Классификация и формирование пещер.....	13
1.2 Специфика подземных местообитаний.....	14
1.3 Экологические особенности и биоразнообразие фототрофов и микробиоты подземных экосистем.....	20
1.3.1 Фототрофы.....	21
1.3.2 Грибы.....	26
1.3.3 Бактерии.....	29
1.4 Адаптации фототрофных организмов к условиям подземных местообитаний.....	31
<b>ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ</b> .....	37
<b>2.1 Объекты исследования</b> .....	37
2.1.1 Меловые пещеры Воронежской области.....	38
2.1.2 Подземные кельи скального монастыря «Успение Божьей Матери» заповедника Старый Орхей.....	44
2.1.3 Пещера Ахштырская .....	45
2.1.4 Пещера Голова Отапа.....	49
2.1.5 Новоафонская пещера имени Г.Ш. Смыр.....	52
2.1.6 Пещера Мааникварская.....	57
2.1.7 Грот Симона Кананита.....	59
2.1.8 Пещера Аняшка.....	60
<b>2.2 Методы исследования</b> .....	65
2.2.1 Методы анализа видового состава и структуры сообществ обрастаний подземных карстовых полостей.....	65
2.2.2 Совместное культивирование водорослей или цианобактерий с микромицетами.....	68

2.3.3	Определение миксотрофии фотосинтезирующих видов доминантов.....	74
2.3.4	Определение температурных оптимумов фототрофных видов, выделенных из пещер.....	75
2.3.5	Методика определения пределов освещенности для распространения фототрофов.....	76
<b>2.3</b>	<b>Алгоритм исследования.....</b>	<b>79</b>
<b>ГЛАВА 3. БИОРАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ ОБРАСТАНИЙ ФОТОТРОФОВ ПОДЗЕМНЫХ ПОЛОСТЕЙ.....</b>		<b>80</b>
<b>3.1</b>	<b>Таксономический анализ сообществ обрастаний фототрофов пещер..</b>	<b>80</b>
3.1.1	Меловые пещеры Воронежской области.....	80
3.1.2	Известняковые пещеры Молдавии.....	102
3.1.3	Известняковые пещеры Абхазии и Краснодарского края.....	106
<b>3.2</b>	<b>Оценка биоразнообразия сообществ исследованных полостей.....</b>	<b>131</b>
<b>ГЛАВА 4. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ ОБРАСТАНИЙ ФОТОТРОФОВ ПОДЗЕМНЫХ ПОЛОСТЕЙ.....</b>		<b>133</b>
4.1	Пещеры гротового типа.....	133
4.2	Пещеры – источники.....	142
4.3	Пещеры с входными участки в виде карстовых колодцев.....	145
4.4	Сравнение сообществ обрастаний фототрофов входной зоны и сообществ ламповой флоры на примере экскурсионных пещер Новоафонская и Ахштырская.....	147
4.5	Динамика сообществ ламповой флоры пещеры Ахштырская в 2008 и 2019 гг.....	153
<b>ГЛАВА 5. МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В СООБЩЕСТВАХ ОБРАСТАНИЙ ФОТОТРОФОВ И ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ ДОМИНАНТОВ.....</b>		<b>163</b>
5.1	Межвидовые взаимодействия в сообществах обрастаний пещер.....	163
5.2	Температурные оптимумы и экстремумы фототрофных видов, выделенных из пещер.....	181

5.3 Пределы освещенности для фототрофных видов, выделенных из пещер.....	183
5.4 Миксотрофия подземных видов при различных уровнях освещенности...	184
<b>ВЫВОДЫ</b> .....	191
<b>ЛИТЕРАТУРА</b> .....	196
<b>ПРИЛОЖЕНИЯ</b> .....	209
Приложение 1. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в Больших Дивах.....	228
Приложение 2. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в Малых Дивах.....	230
Приложение 3. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в пещере №3 (Костомарово).....	232
Приложение 4. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в пещере №4 (Костомарово).....	234
Приложение 5. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в пещере №5 (Костомарово).....	236
Приложение 6. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в пещере №6 (Костомарово).....	237
Приложение 7. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в пещере №7 (Костомарово).....	238
Приложение 8. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в пещере №8 (Костомарово).....	239
Приложение 9. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов подземных келий Старого Оржея.....	241
Приложение 10. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов грота Симона Кананита.....	243
Приложение 11. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов пещеры Голова Отапа.....	245

Приложение 12. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов пещеры Аняшка.....	250
Приложение 13. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов пещеры Мааникварская.....	253
Приложение 14. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов естественного входа в Новоафонскую пещеру.....	255
Приложение 15. Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов пещеры Ахштырская.....	257

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования и степень ее разработанности.** Подземные полости представляют собой уникальные, климатически стабильные местообитания. В условиях низких положительных температур, высокой влажности, недостатка естественного освещения и питательных веществ формируются относительно устойчивые сообщества, структура и функционирование которых в значительной степени могут отличаться от поверхностных. При этом подземный ландшафт тесно связан с поверхностным, откуда осуществляется основной приток органического вещества и зачатков посредством потока воздуха и воды, а также с животными и человеком.

Среди сообществ пещер выделяют фототрофные сообщества обрастаний, развивающиеся на поверхности стен, сводов, натечных образований, сталактитах, сталагмитах (Roldán, Hernández-Mariné, 2009). В основном, их локализация приурочена к входным зонам пещер, куда попадает естественный свет, однако в случае эксплуатации полости в качестве туристического объекта, отмечается образование фототрофных сообществ вокруг источников искусственного освещения (ламповая флора). К настоящему моменту для некоторых регионов мира детально изучен таксономический состав водорослей и цианобактерий входных участков пещер (Claus, 1955; Kol, 1964; Cox et al, 1989; Buczko&Rajczy, 1989; Klemenčič et al, 2005; Selvi & Altuner, 2007; Виноградова и др., 2000, 2009, Виноградова, Михайлюк, 2009; Lauriol et al, 2006; Абдуллин, Шарипова, 2005, Абдуллин, 2009; Martinez & Asencio, 2010; Czerwik-Marcinkowska, 2011, 2013; Lamprinou et al., 2009, 2012; Popović et al., 2015), а также сообществ ламповой флоры (Smith, Olson, 2007; Мазина, 2009, Mulec, Kosi, 2009; Мазина, Максимов, 2011, Cennamo et al., 2012; Lamprinou et al., 2014; Мазина и др., 2015). Однако, есть регионы, где инвентаризация биоразнообразия фототрофных сообществ не проводилась. Не исследована динамика развития фототрофов в пещерах и вторичная сукцессия сообществ ламповой флоры после ее удаления, что практикуется в экскурсионных пещерах.

Обсуждаются варианты адаптаций фототрофных видов к условиям пещер, однако исследования носят фрагментарный характер (Golubić, 1967; Cox, 1977; Cox et al. 1981; Couté, 1982; Aboal et al., 1994; Couté & Chauveau, 1994; Hernandez-Marine et al., 1999; Giordano et al., 2000; Whitton & Potts, 2000; Hoffmann, 2002; Mulec et al. 2008). В связи с этим, возникает необходимость в комплексном экологическом анализе сообществ обрастаний фототрофов подземных полостей, включающий не только выявление биоразнообразия, но и оценку динамики развития сообществ, установление экофизиологических особенностей и адаптивных возможностей видов, развивающихся в условиях подземной среды.

**Цель исследования** – установление биоразнообразия и межвидовых отношений в сообществах обрастаний фототрофов входных участков и ламповой флоры пещер, а также влияния условий среды на виды-доминанты.

Для достижения поставленной цели решались следующие **задачи**:

1) выявить состав и структуру сообществ обрастаний фототрофов входной зоны в меловых пещерах Воронежской области, известняковых пещерах Молдавии и Абхазии, Краснодарского края, а также сообществ ламповой флоры пещер Абхазии и Краснодарского края;

2) провести сравнительный анализ сообществ обрастаний фототрофов, развивающихся в зонах искусственного и естественного освещения, в экскурсионных пещерах Ахштырская и Новоафонская им. Г.Ш. Смыр;

3) выявить межвидовые взаимодействия в сообществах обрастаний пещер между видами различных трофических уровней;

4) определить пределы толерантности выделенных видов-доминантов фототрофов по отношению к температурному фактору;

5) установить способность штаммов зеленых водорослей и цианобактерий, выделенных из подземных полостей, к миксотрофному типу питания на примере *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus bacillaris*, *Leptolyngbya foveolara*, *Scytonema drilosiphon*.

**Научная новизна.** Впервые определен видовой состав и структура сообществ подземных келий Старого Орхя, пещер Голова Отапа, Аняшка, а также

грота Симона Кананита. Описаны сообщества пещер-источников, выделены типы сообществ, приуроченные к основным местообитаниям входных зон пещер. Проведено сравнение видового состава этих сообществ с сообществами ламповой флоры аналогичных местообитаний. Выявлены пределы толерантности для видов-доминантов по отношению к температурному фактору. Установлены межвидовые взаимодействия между микромицетами и водорослями (цианобактериями) пещер.

**Практическая значимость работы.** Результаты исследования могут быть использованы при анализе путей заноса и стратегии развития сообществ фототрофов музеефицированных пещер. Результаты работы могут быть применены для моделирования развития ламповой флоры в подземных полостях и оптимизации путей восстановления пещер, нарушенных в результате антропогенного воздействия.

Выделение организмов с широкой экологической амплитудой, а также убиквистов, космополитов, способных к миксотрофии является базой для создания алгоритма подбора микроорганизмов для создания биопрепаратов с целью рекультивации и ремедиации поверхностных почв.

Материалы диссертации могут быть использованы в учебном процессе при проведении практических работ по курсам «Экология» и «Биоразнообразие».

**Методология и методы исследования.** В работе использованы материалы собственных полевых исследований 2014 – 2019 гг. Для решения поставленных задач применялись общепринятые методы исследований и их современные модификации. Обработка данных осуществлялась с помощью статистических методов (корреляционный и кластерный анализы проводился в программных пакетах «Statistica», «SPSS Statistics» и «Excel»).

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Преобладание представителей отдела Chlorophyta в таксономической структуре некоторых меловых пещер связано с повышенной освещенностью таких местообитаний (повышенным альбедо субстрата). Приоритетной жизненной формой фотосинтезирующих организмов пещер является коккоидная,



колониальная, наиболее приспособленная к существованию в пористой матрице породы за счет мелких размеров и слизистых чехлов.

2. Наибольшее биоразнообразие фототрофных организмов характерно для пещер с максимальным числом биотопов. Микроклиматические параметры местообитаний не влияют на биоразнообразие фототрофов пещер, за исключением влажности воздуха.

3. Вероятность факультативного симбиоза между видами различных трофических уровней максимальна у организмов, выделенных из одного сообщества одной пещеры, которые адаптированы к совместному существованию.

4. Способность штаммов видов-доминантов *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus bacillaris*, *Leptolyngbya foveolaria*, *Scytonema drilosiphon* переходить от фототрофного к гетеротрофному типу питания дает преимущества для выживания видов в условиях стресса, связанных с длительными периодами недостатка освещения.

5. Зона оптимума штаммов, выделенных из подземных местообитаний, шире, чем у штаммов из поверхностных местообитаний, что отражает преимущественное выживание в пещерных биотопах видов с широкой фундаментальной нишей.

**Степень достоверности и апробация работы.** Высокая достоверность результатов исследования обусловлена большим объемом фактического материала, репрезентативным числом и высокой повторностью отобранных проб, подтверждающих воспроизводимость результатов, а также применением общепринятых в данной области исследования методов и их современных модификаций. Для обработки данных использованы статистические методы, проведено сравнение полученных автором результатов с данными литературы, все выводы, изложенные в диссертации, основаны на достоверном фактическом материале, аргументированы и обоснованы.

Основные положения, выводы и предложения диссертационного исследования прошли апробацию на VI Всероссийском конгрессе по медицинской микологии (Москва, 2014), Всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (Москва, 2015), V

Всероссийском симпозиуме с международным участием «Автотрофные микроорганизмы» (Москва, 2015), Всероссийской молодежной конференции «Биоспелеологические исследования в России и сопредельных государствах» (Москва, 2016), International Youth Scientific Conference Environmental Problems of the Third Millennium Proceeding (Москва, 2016), 4 Съезд микологов России (Москва, 2017), V Международной научной экологической конференции, посвященная 95-летию Кубанского ГАУ (Краснодар, 2017), 12 Молодежной школе-конференции с международным участием «Актуальные аспекты современной микробиологии» (Москва, 2017), IV (XII) Международной ботанической конференции молодых учёных (Санкт-Петербург, 2018), II International Conference «Smart Bio» (Литва, Каунас, 2018), 8th International Symposium of Ecologists of Montenegro (Черногория, Будва, 2019), 9th International Symposium of Ecologists of Montenegro-Virtual Conference (Черногория, Подгорица, 2020).

**Личный вклад автора** заключается в критическом обзоре данных литературы, отборе образцов из подземных полостей Воронежской области, Краснодарского края, республики Молдовы и Абхазии, разработке и проведении экспериментов, анализе и обработке экспериментальных данных, обобщении и систематизации результатов, подготовке основных публикаций по выполненной работе.

**Публикация результатов.** На основе полученных результатов было подготовлено и опубликовано 21 научный труд, в том числе 3 статьи – в изданиях, рекомендованных ВАК, а также 4 статьи – в изданиях, включенных в мировые базы научного цитирования.

**Структура и объём работы.** Диссертация изложена на 260 страницах компьютерного текста, состоит из введения, глав, заключения, выводов и приложений, включает 38 таблиц, 156 рисунков, 15 приложений. Список использованной литературы состоит из 317 источников, в том числе 263 иностранных.

**Благодарности.** Автор выражает особую благодарность своему научному руководителю доктору химических наук, профессору Валентину Петровичу Зволинскому за всестороннюю помощь и поддержку.

Автор выражает глубокую признательность научному консультанту кандидату биологических наук Мaziной Светлане Евгеньевне за постоянную поддержку, неоценимую помощь в проведении исследований и научном поиске.

Автор благодарит сотрудников лаборатории гетерогенных процессов кафедры радиохимии Химического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова за помощь в проведении экспериментов и полезные советы.

Автор выражает признательность доктору биологических наук Шамилю Раисовичу Абдуллину за помощь в проведении экспериментов, участие в обсуждении результатов, кандидату биологических наук Андрею Александровичу Семиколенным за ценные замечания и консультации.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований №16-34-50306 «Анализ типов взаимодействия цианобактерий и водорослей с микромицетами в сообществах экосистем пещер».

## **ГЛАВА 1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ, ХАРАКТЕРНЫХ ДЛЯ ПОДЗЕМНЫХ ПОЛОСТЕЙ**

Подземные полости сыграли значительную роль в истории нашей планеты и культуры. Первые ассоциации с пещерами связаны со временем, когда они служили примитивными жилыми объектами для животных и людей. Современные научные исследования внесли существенный вклад в познание структуры и свойств пещер. В настоящий момент пещеры являются объектом изучения для многих естественных наук (геология, палеонтология, климатология, физика, химия, биология и космология), медицинских наук и техники, а также социальных дисциплин, таких как археология, история культуры человечества (Lee et al., 2012).

Основанием повышенного научного интереса к экосистемам пещер является относительная географическая изоляция, экстремальность условий подземных местообитаний, ограниченность органических веществ и диапазон экстремальных окислительно-восстановительных условий пещер.

По некоторым оценкам, карстовые территории занимают 15-20% территории Земли (Ford, Williams, 2007; Engel, 2010). Пещеры находятся в различных регионах Земли и на всех широтах, но, как правило, они не взаимосвязаны между собой в глобальном масштабе. Подземные полости имеют самые разные формы и размеры, от микротрещин до пещер в несколько сот метров глубиной, и до сотен километров в длину. В глобальном масштабе исследовано около 10% всех пещер (Eavis, 2009; Engel, 2011), подземные полости представляют собой наименее исследованные местообитания на Земле (вторые после океанов).

Исследования пещер важны для формирования концепции о распространении биоты и эволюции экосистем в условиях темноты на планете Земля, а также обнаружения жизни в других частях Вселенной (Krajick, 2001; Forti, 2009).

## 1.1 Классификация и формирование пещер

Пещеры развиваются в растворимых породах. Различают карстовые (карбонатные породы, такие как известняк и доломит) и псевдокарстовые (некарбонатные породы) ландшафты. Наиболее распространенными являются известняковые пещеры. Менее распространены полости, заложенные в вулканических отложениях, гипсах, граните, кварците, песчанике, солях и льдах (Lee et al., 2012).

В данной работе карст понимается согласно определению А.С. Максимовича (1963): «Карст — это процесс химического и отчасти механического воздействия подземных и поверхностных внерусловых вод на растворимые проницаемые горные породы (карбонаты, гипс и ангидрит, соли, соду и другие). В результате возникают поверхностные, и подземные скульптурные, а при выпадении из раствора, обрушении — и аккумулятивные формы. Поглощенные трещинами, понорами, воронками, колодцами и шахтами воды, двигаясь в карстовом массиве, образуют различные подземные полости: пещеры, поддолинные (подрусловые) и другие каналы, каверны». Пещеры классифицируются согласно их генезису, типу породы, морфологии, обводненности, климатическим условиям (Palmer, 1991). В зависимости от близости к грунтовым водам, различают два типа пещер: эпигенные пещеры, и гипогенные пещеры (Engel, 2011). Различные варианты процессов карстообразования и генезиса полостей, а также варианты типизации пещер рассмотрены в работе Hill, Forti (1986).

Подземные полости можно разделить на три размерных класса: микрокаверны (обычно  $< 5$  мм в ширину), мезокаверны (около 5-500 мм в ширину) и макрокаверны (пещеры  $> 50$  см в ширину) (Howarth, 1983). В настоящей работе будут исследованы макрокаверны, т.е. пещеры.

Возраст большинства описанных и исследованных пещер составляет от тысяч до миллионов лет (Lee et al., 2012).

## 1.2 Специфика подземных местообитаний

В пещерах выделяют три зоны: входную, сумеречную и глубинную (deeper zone, deep cave – в англоязычной литературе). Данная классификация основывается, прежде всего, на световом факторе (Poulson, White, 1969; Northup, Lavoie, 2001). Во входную зону проникает солнечный свет, интенсивность которого зависит от дневного светового цикла. В сумеречную зону попадает частично прямой или отраженный солнечный свет. В глубинную зону свет не проникает (рисунок 1.1).

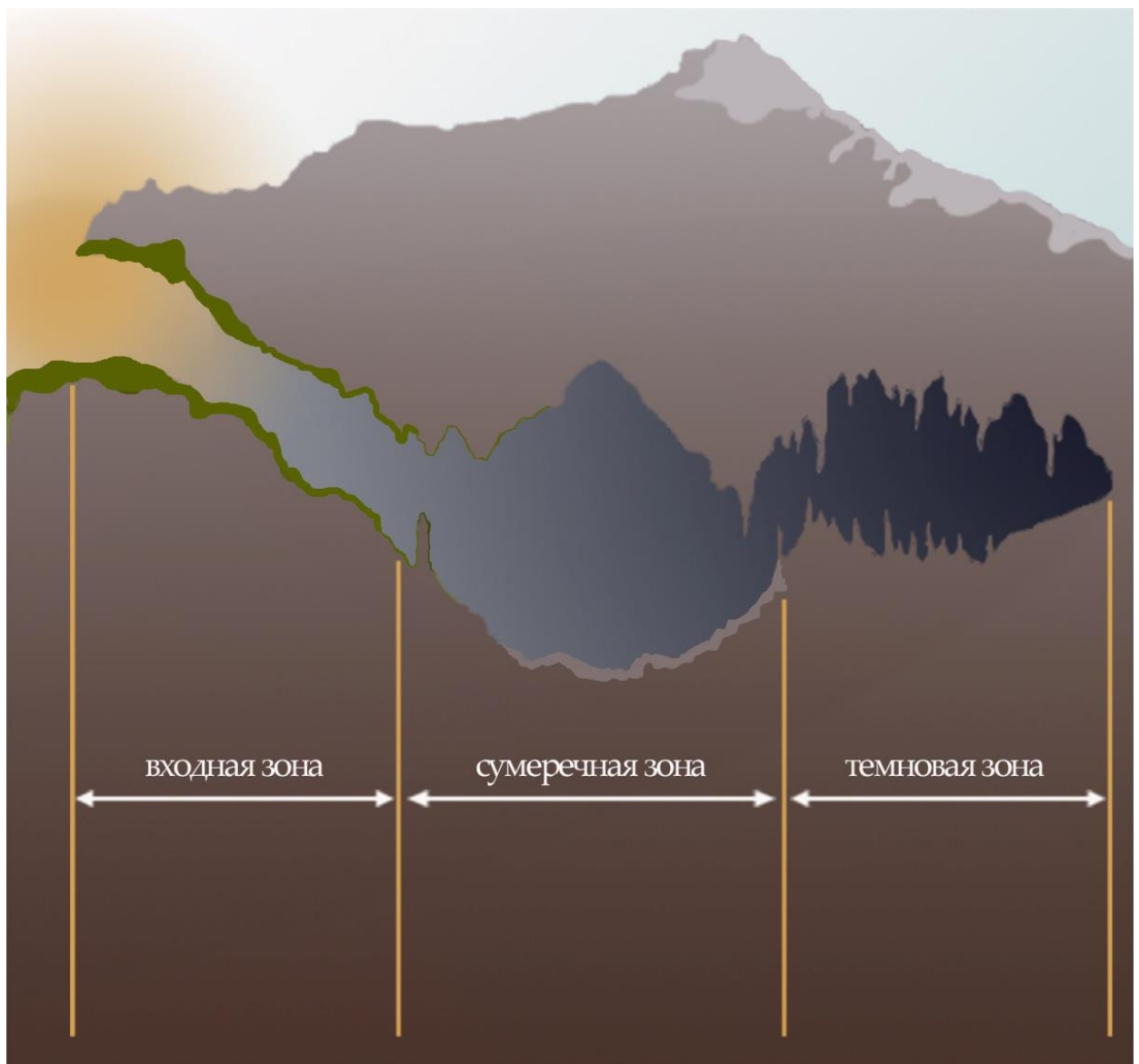


Рисунок 1.1 – Зонирование пещеры по световому фактору

Для каждой зоны характерны специфические физико-химические условия: наличие источников освещения, температура, влажность, доступность воды, пористость и проницаемость субстрата, газовый состав атмосферы (таблица 1.1). Это влияет на потенциал колонизации и распространение живых организмов внутри пещеры (Bonacci et al., 2009).

Входная, сумеречная и темновая зоны имеют различный видовой состав биоты, который зависит от специфических физико-химических и геохимических условий, связанных, прежде всего с фотохимическими градиентами и наличием органического вещества.

Таблица 1.1.

Абиотические и биотические параметры, характерные для различных пещерных зон

Зоны	Входная	Сумеречная	Глубинная
<i>Освещенность</i>	Солнечный свет	Частично прямой или отраженный солнечный свет	Абсолютная темнота
<i>Температура</i>	Соответствует температуре на поверхности	Снижение температуры по сравнению с входной зоной	Стабильная, соответствует среднегодовой на поверхности
<i>Влажность</i>	Зависит от влажности на поверхности	Увеличение влажности по сравнению с входной зоной	Высокая влажность (до 100%)
<i>Концентрация CO<sub>2</sub></i>	> 0,04%	0,04–0,5%	0,1 – 6%
<i>Флора</i>	Высшие растения Зеленые водоросли Цианобактерии Диатомовые водоросли	Зеленые водоросли Цианобактерии Диатомовые водоросли	Цианобактерии Диатомовые водоросли
<i>Фауна</i>	Виды, характерные для поверхности	Троглоксены Трофглофиты	Троглофиты Троглобионты

*Условия и ресурсы пещер.* Подземные карстовые полости рассматривают как климатически стабильные местообитания с низкими постоянными температурами, высокой относительной влажностью и низким уровнем световых потоков (Poulson, White, 1969). Отмечена зависимость температуры воздуха пещеры от

аэротермической ступени, то есть при нахождении полости на более высоких отметках над уровнем моря понижается температура воздуха (Максимович, 1963). Для всех пещер наблюдается соответствие температуры воздуха в пещере среднегодовой температуре на поверхности (Максимович, 1963; Northup, Lavoie, 2001). Однако при наличии мощных водных потоков, имеющих отличную от пещерной температуру и приносящих теплые или холодные воды, соответственно изменяется температура воздуха в пещере. Температура пород и отложений в массиве является определяющей для температуры воздуха полости и определяется аналогичными критериями (Мазина и др., 2015).

Температура вод, поступающих в пещеру, зависит, прежде всего, от сезона. Холодные воды, воды снежников могут проникать в пещеру, в случае если полость находится на горных территориях. Вода может просачиваться сквозь почву и породу по системе трещин, пор и каналов. При этом будет происходить ее нагрев. Чем более мощные потоки проникают в полость с поверхности и чем сильнее отличается их температура от температуры пещеры, тем больше вероятность того, что температура этих вод будет отличаться от температуры массива, в котором заложена пещера (Мазина, Семиколенных, 2015).

Влажность воздуха и субстратов в пещерах находится во взаимосвязи с поступающими в пещеру водами, что определяется как географическим положением пещеры, так и особенностями карстовых ландшафтов (Максимович, 1963). Для большинства карстовых пещер, заложенных в известняках и гипсах, характерна повышенная влажность, достигающая 100% (Czerwik-Marcinkowska, Mrozińska, 2011).

В карстовых массивах и пещерах отмечено движение воздуха, обусловленное, прежде всего, разностью плотностей двух столбов воздуха (рисунок 1.2) — наружного поверхностного и подземного, или двух подземных столбов, или двух наружных (Максимович, 1963).



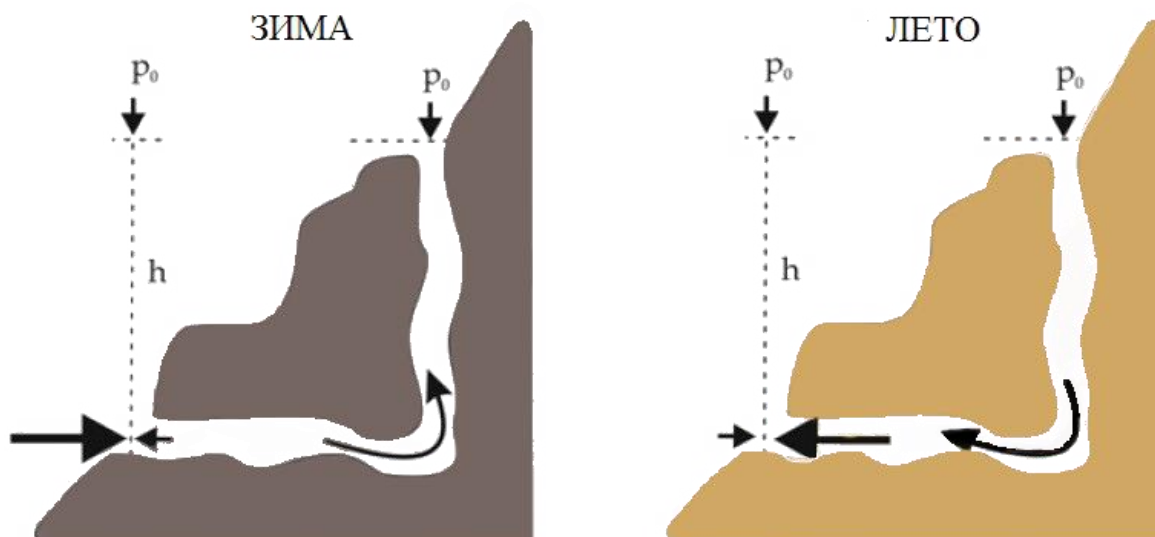


Рисунок 1.2 – Принцип движения воздуха на примере упрощенной модели пещеры (Lauritzen, 2018)

В воздухе карстовых пещер отмечается повышенная концентрация углекислого газа. Обычно концентрация  $\text{CO}_2$  в известняковых пещерах немного выше, чем на поверхности, находится на уровне 400-700 ppm, однако отмечено повышение содержания углекислоты в небольших полостях (Cowan et al., 2013). Обсуждается вопрос источника поступления диоксида углерода в пещеру – это может быть литогенный газ (гипогенное происхождение  $\text{CO}_2$ ) либо дыхание корней и почвенной биоты (биогенное происхождение  $\text{CO}_2$ ). Ответ на этот вопрос получен с помощью изотопного анализа  $\text{CO}_2$ , который выявил преимущественно биогенную природу углекислоты (Mandić et al., 2013; Matthey et al., 2016). Поэтому стало очевидно, что небольшие полости, расположенные вблизи от поверхности имеют повышенное содержание в атмосфере, за счет близости растительности и биоты грунтов.

Определяющим фактором для развития сообществ, является субстрат. Помимо вмещающей породы, в качестве субстрата могут выступать глинистые отложения различной толщины и увлажненности, лунное молоко (Мазина, 2015). В подземных местообитаниях может быть отмечено образование почвоподобных тел. Согласно А.А. Семиколенных, В.О. Таргульяну (2010): «в пещерах, где для

поддержания продуктивности сообщества организмов химическая энергия используется вместо солнечной, формируются биокосные тела или системы, обладающие почвоподобной структурой (твердофазный каркас, профиль, горизонты) и функционально выполняющие роль почв на дневной поверхности, то есть оптимизирующие среду контакта биоты и минерального субстрата в процессе производства первичной биомассы».

В пещерах встречаются водные и вневодные местообитания. Вневодные местообитания представлены сводами пещер, вторичными минеральными образованиями и классифицируются в зависимости от влажности субстрата (степени обводненности субстрата). Водные местообитания (рисунок 1.3) подразделяют на следующие группы: водные потоки различной динамики, капези (временные, постоянные), лужи, ванночки (ванночки проточного типа, гуровые ванны), озера различной величины (проточные, могут быть заполняемыми с паводками, без постоянного притока) (Howarth, Moldovan, 2018).

Сообщества обрастаний пещер развиваются чаще всего в интерфейсах. Например, в зоне между породой и воздухом (субаэральные сообщества) или зоне между породой и водой (эпилитные сообщества обрастаний в водных потоках).

В подземных полостях реализуются 4 вида потоков:

- *воздушные потоки* - влияют на температуру воздуха и влажность;
- *водные потоки* - влияют на температуру воздуха и влажность, а также рельеф полости. С водными потоками в пещеру попадают зачатки видов, органические и минеральные вещества;
- *потоки твердого вещества*, которые перемещаются с током воздуха, воды или гравитационно (обвалы и т.д.);
- *потоки с животными и человеком.*

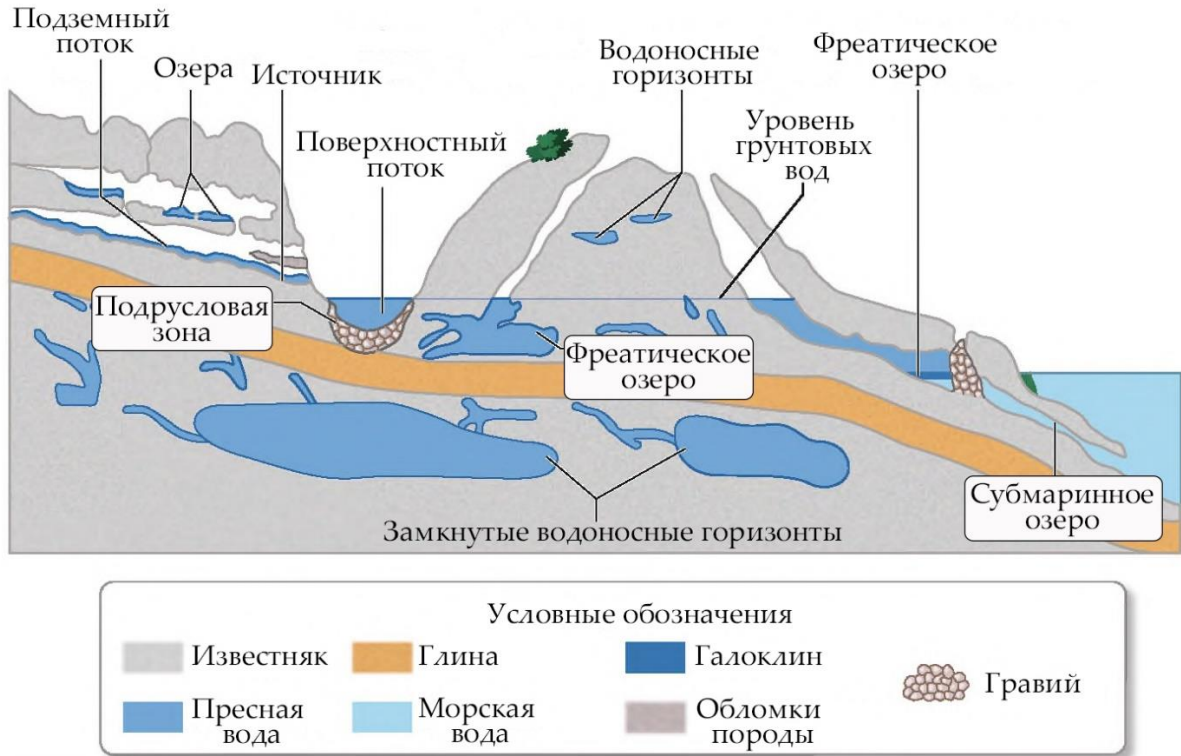


Рисунок 1.3 – Водные местообитания в карстовых известняковых пещерах (Howarth, Moldovan, 2018)

Человек или животные привносят в пещеру органическое вещество, что увеличивает уровень трофности. В противном случае можно говорить об олиготрофности подземной среды, особенно в том случае, если пещера изолирована.

В некоторых неглубоких пещерах корни растений могут проникать в проходы и вносить аллохтонный органический углерод (Howarth, 1973). В глубинной зоне фотосинтез невозможен, поэтому в некоторых экосистемах в качестве источника энергии используется аллохтонный органический материал, полученный посредством ветра, проточной или капельной воды, или гуано (Culver, Ripan 2009). Другие экосистемы используют автохтонный органический углерод, полученный в результате жизнедеятельности хемолитоавтотрофных микроорганизмов (Sarbu et al., 1996; Opsahl, Chanton 2006; Chen et al., 2009; Porter et al., 2009).

### 1.3 Экологические особенности и биоразнообразие фототрофов и микробиоты подземных экосистем

Среди сообществ пещер выделяют эпилитные, развивающиеся на поверхности стен, сводов, натечных образований, сталактитах, сталагмитах (Roldán, Hernández-Mariné, 2009) и эндолитные сообщества. В случае эндолитных сообществ, микроорганизмы проникают вглубь субстрата (до нескольких миллиметров) (Golubic et al., 1981). В работах Gorbushina, Broughton (2009) и Albertano (2012) показано, что виды эпилитных и эндолитных сообществ являются литофилами, которые, как правило, устойчивы к стрессам и вариабельности условий среды.

В состав подземных сообществ могут входить различные функциональные группы организмов: фототрофные цианопрокариоты, ассоциированные с микроводорослями, мхами, а также гетеротрофные бактерии и грибы. Подобные консорциумы часто обнаруживаются в форме биопленок, погруженных в экзополимерный матрикс, обеспечивающий адгезию к субстрату (Albertano, 2012). В состав экзополимерного матрикса (EPS в англоязычной литературе) могут входить полисахариды, белки, липиды, нуклеиновые кислоты, неорганические вещества, которые объединяют в группу веществ. EPS способствуют поглощению ионов и регулируют процессы кальцификации, защищают биопленки от высыхания, токсических веществ и ультрафиолетового излучения (Bellezza et al., 2003, 2006; Albertano et al., 2005). Как следствие, EPS формируют тонкий липкий слой, богатый питательными веществами, который поддерживает высокий уровень влажности и делает биопленку устойчивой (Albertano, 1993). Анионная матрица EPS опосредуется межклеточной связью и участвует в обмене субстратами между членами сообщества (Hoffmann, 2002). Структура биопленки, как правило, связана с освещенностью: во входной зоне пещеры обычно наблюдается развитие толстых (обширных) биопленок с диатомовыми водорослями на поверхности. Толщина биопленок уменьшается пропорционально уменьшению освещенности (Hernández-Mariné et al., 2003; Roldán, Hernández Mariné, 2009; Zammit et al., 2011).

В следующих разделах рассмотрены экологические особенности основных функциональных групп сообществ подземных карстовых полостей.

### 1.3.1 Фототрофы

По мнению Ivarsson et al. (2013) пещеры в целом являются неблагоприятными местообитаниями для фототрофных организмов, поскольку они нуждаются в энергии фотонов для фотосинтеза. Однако в освещенной зоне входной части пещер или вокруг источников искусственного освещения в экскурсионных пещерах развиваются уникальные сообщества обрастаний, в основном, состоящие из водорослей, цианобактерий, мхов, папоротников и иногда покрытосеменных. Выживание их в глубинных участках возможно лишь в случае изменения морфологической или морфо-физиологической структуры, что рассматривается как экологические адаптации, тем самым ограничивая число видов, которые могут быть определены как подлинная "пещерная флора" (Racovitza, 1907).

Все виды, обитающие в пещерах можно разделить на три группы (согласно Hoffmann, 2002):

- а) *троглобионтные* виды или облигатные подземные виды, которые не могут выжить вне пещеры;
- б) *троглофитные* виды, развивающиеся и размножающиеся в пещерах;
- в) *троглоксентные* виды, случайно попавшие в подземные карстовые полости.

Некоторые авторы считают, что к группе троглоксентных фототрофных организмов можно отнести диатомовые водоросли, которые попадают в подземную среду посредством циркуляции воздуха (Couté, Chauveau, 1994), либо с водными потоками (Kaweska, 1989).

К троглофитам относят цианобактерии *Loriella osteophila* Borzi, *Scytonema julianum* (Kützing) Meneghini Richter (Hoffmann, 2002). При этом вид *S. julianum* способен переносить резкие колебания условий среды (Ariño et al., 1997; Roldán,

Hernández-Mariné, 2009), что объясняется способностью *S. julianum* осаждать карбонаты на своей оболочке (Albertano, Urzì, 1999).

Следует отметить, что троглобионтных видов крайне мало. К этой группе причисляют *Geitleria calcarea* Friedmann, *G. floridana* Friedmann, *Herpyzonema pulverulentum* Hernández-Mariné & Canals и *Symphyonema cavernicolum* Asencio, Aboal & Hoffmann (Lamprinou et al., 2009).

В зависимости от условий и ресурсов в различных зонах пещер могут быть выделены разные таксономические группы фототрофов.

**Покрытосеменные** обладают наименьшей толерантностью к низкому освещению (Dalby, 1966 b). Как следствие, рост и развитие представителей отдела Magnoliophyta и Pteridophyta в подземных карстовых полостях наблюдается в основном в привходовых зонах, куда проникает прямой или отраженный свет (Martinčić et al., 1981; Kubešová, 2001).

Наиболее часто встречаемой формой папоротников в подземных местообитаниях является заросток, который представляет собой развивающееся из споры половое поколение (гаметофит – гаплоидные структуры с многочисленными ризоидами внизу) (Mules, Kubešová, 2010; Kubešová, 2001).

**Бриофлора.** Занос мохообразных в подземные полости осуществляется с поверхности – в виде пропагул (Rajczyk, 1989; Šmarda, 1970). Как правило, преобладают виды, которые преимущественно населяют зону потенциального водосбора пещеры либо окрестности входа пещеры, а также производят большое количество спор либо способны к вегетативному размножению (Šmarda, 1970). В большинстве случаев мхи встречаются во входных частях пещер или в составе ламповой флоры. Однако, Коронен (1977) обнаружил мхи *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. и *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. на глубине 176 м в шахте Виханти, Финляндия.

Большинство мхов пещер не являются специфичными для подземных местообитаний. Например, в результате исследований Reinoso Franco et al. (1994) были выделены мхи, характерные для каньонов и расщелин, – *Schistostega pennata* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr и *Isopterygium elegans* (Brid.) Lindb., а также лесные

эпифиты – *Diplophyllum albicans* (L.) Dumort., *Calypogeia arguta* Nees et Mont., *Calypogeia azurea* Stotler et Crotz.

В некоторых случаях мхи в пещерах вовлечены в процесс литогенеза. Например, мхи *Eucladium verticillatum* (With.) Bruch et al. и *Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa участвовали в биокальцификации (Dalby, 1966 a).

Наиболее часто встречаемыми видами мхов являются *Amblystegium serpens* (Hedw.) Bruch et al (Buczko, Rajczy 1989; Kubešová, 2001; Mulec, Kubešová, 2010), *Fissidens taxifolius* Hedw. (Conard, 1932; Thatcher ,1949; Mulec, Kubešová, 2010; Мазина и др., 2015), туфообразующие *Eucladium verticillatum* (Dalby, 1966a; Komáromy et al., 1985; Buczko, Rajczy, 1989; Mulec, Kubešová, 2010; Puglisi et al., 2018).

Часто мохообразные в пещерах встречаются в форме протонемы (Culver, Ripan, 2009; Мазина и др., 2015). По мнению Culver, Ripan (2009) для поддержания жизнедеятельности протонемы мхов необходимо меньше света, чем для водорослей и цианобактерий.

Мохообразные встречаются на таких субстратах как известняк, глина и натечные образования (Kubešová, 2001).

**Водоросли и цианобактерии** более толерантны к лимиту освещения (Шербэнеску, Деку, 1962) по сравнению с высшими растениями, что позволяет им проникать в отдаленные части пещер (Виноградова, 2009).

Во многих регионах мира детально изучен таксономический состав водорослей и цианобактерий входных участков пещер (Claus, 1955; Kol, 1964; Cox et al, 1989; Buczko, Rajczy, 1989; Klemenčič, Vrhovšek, 2005; Selvi, Altuner, 2007; Виноградова и др., 2000, 2009; Виноградова, Михайлюк, 2009; Lauriol et al, 2006; Абдуллин, Шарипова, 2005; Абдуллин, 2009; Martinez, Asencio, 2010; Czerwik-Marcinkowska, Mrozińska, 2011; Czerwik-Marcinkowska, 2013; Lamprinou et al., 2009, 2012; Popović et al., 2015), а также сообществ ламповой флоры (Smith, Olson, 2007; Мазина, 2009; Mulec, Kosi, 2009; Мазина, Максимов, 2011, Cennamo et al., 2012; Lamprinou et al., 2014; Мазина и др., 2015; Pfendler et al., 2018).

Отмечено доминирование в сообществах представителей родов зеленых водорослей: *Chlorella*, *Mychonastes*, *Chlorococcus* и цианобактерий: *Chroococcus*, *Microcystis*, *Nostoc*, *Leptolyngbya*. Вышеуказанные организмы хорошо приспособлены к недостаточному освещению и как следствие способны колонизировать широкий спектр субстратов (Macedo et al., 2009).

В зонах с низкой освещенностью, как правило, доминантами среди фототрофов являются цианобактерии, первые фотосинтезирующие колонизаторы многих субстратов на поверхности (Albertano, 1999; Smith, Olson, 2007; Whitton, Potts, 2000; Lamprinou et al., 2009).

Обсуждается вклад цианобактерий в генезис сложных микробных сообществ. Отмечено, что выработка внеклеточных полимерных веществ (Cennamo et al., 2012; Stal, 2000), способность к фиксации атмосферного азота цианобактериями (Lamprinou et al., 2012) содействует созданию благоприятных условий для развития других организмов (цианобактерий не способных к азотфиксации, водорослей, мхов и т.д.).

На натечных образованиях и стенах пещер вследствие конденсации влаги развиваются диатомовые водоросли (Kol, 1957; Dobàt, 1970; Lauriol. et al., 2006; Mulec, Kosi, 2009). Биоразнообразие диатомовых водорослей обычно связано с удаленностью от входной зоны пещеры. Лиминарная и сублиминальная зоны пещер обычно характеризуются высоким видовым богатством диатомовых водорослей, вероятно, в зависимости от влияния внешних условий и их суточных и сезонных колебаний (Hoffmann, 2002; Roldán et al., 2004; Mulec et al., 2008).

Изменения в составе диатомовых водорослей и их обилии связаны с освещенностью (Patrick, 1948) и колебаниями влажности, но невозможно исключить роль когерентности субстрата и межвидовой конкуренции (Roldán et al., 2004). Как правило, влажные и освещенные поверхности со значительным присутствием мхов более богаты диатомовыми водорослями, чем менее освещенные и сухие участки (St. Clair et al., 1981; Altieri et al., 1993). Влажные участки, как правило, колонизированы *Nitzschia* sp. и *Pinnularia borealis* Ehrenberg (Czerwik-Marcinkowska & Mrozińska, 2009). Мхи и папоротники могут содержать



на своей поверхности популяции *Humidophila gallica* (W.Smith) Lowe, Kociolek, Q.You, Q.Wang & Stepanek и *Orthoseira roeseana* (Rabenhorst) Pfitzer (Roldán, Hernández-Mariné, 2009). *Hantzschia amphioxys* (Ehrenberg) Grunow, *Luticola mutica* (Kützing) D.G.Mann и *Pinnularia borealis* также являются распространенными эпифитами (Poulíčková, Hašler, 2007). Химический состав породы влияет на состав и разнообразие сообщества диатомовых водорослей. pH также формирует видовой состав сообществ: например, *Humidophila gallica* и *Humidophila laevisissima* P.T.Cleve) Lowe, Kociolek, Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová выявлены в нейтрально-щелочных пещерах, в то время как *Humidophila contenta* Grunow) Lowe, Kociolek, J.R.Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová и *Eunotia exigua* (Brébisson ex Kützing) Rabenhorst обнаружены в кислотных просачиваниях (Poulíčková, Hašler, 2007). Согласно Selvi, Altuner (2007) в некоторых пещерах низкое биоразнообразие диатомей можно объяснить лимитированным содержанием кремния.

Анализ данных литературы показывает, что наиболее часто встречаемыми видами диатомовых водорослей являются *Hantzschia amphioxys*, *Humidophila contenta*, *Orthoseira roeseana*, *Luticola nivalis* (Ehrenberg) D.G.Mann, *Pinnularia borealis*, *Diademsis contenta* var. *biceps* (Grunow) P.V.Hamilton in Hamilton & al. и *Luticola mutica* (Falasco, 2014). Все эти виды являются аэрофилами, могут развиваться в почвах (Petersen, 1928; Lund, 1946; Bock, 1963; Ettl & Gärtner, 1995; Souffreau et al., 2010). С экологической точки зрения они, как правило, являются эврибионтами и могут размножаться в различных условиях окружающей среды (Falasco, 2014).

Диатомовые водоросли исследованы во многих пещерах мира (Kol, 1957; Claus, 1955, 1962a, 1962b, 1964; Palik, 1960; Dobat, 1970; Carter, 1971; St.Clair & Rushforth, 1976; Bahls, 1981; St.Clair et al. 1981; Kashima et al., 1987; Dayner, Johansen, 1991; Buczkó, Rajczy, 1989; Garbacki et al., 1999; Buczkó, 2003; Lauriol et al., 2006; Poulíčková, Hašler, 2007; Czerwik-Marcinkowska, Mrozińska, 2009, 2011; Виноградова, Михайлюк, 2009). Однако в основном эти работы были посвящены

изучению таксономического состава, а не экофизиологических характеристик видов.

### 1.3.2 Грибы

В пещерах преобладают сообщества олиготрофных, психротолерантных грибов. Это можно объяснить относительно стабильными, низкими положительными температурами, а также ограниченностью органических субстратов.

Согласно обзору Vanderwolf et al. (2013) наиболее часто встречаемыми видами пещерной микобиоты являются: *Histoplasma spp.*, *Geomyces destructans* Blehert & Gargas, *Aspergillus versicolor* (Vuill.) Tirab., *Aspergillus niger* Tiegh., *Penicillium chrysogenum* Thom, *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) G.A. de Vries, *Aspergillus fumigates* Fresen., *Aspergillus ustus* (Bainier) Thom & Church, *Aspergillus flavus* Link, *Fusarium solani* (Mart.) Sacc., *Geomyces pannorum* (Link) Sigler & J.W. Carmich., *Trichoderma viride* Pers., *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., *Cephalotrichum stemonitis* (Pers.) Nees, *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link, *Alternaria alternate* (Fr.) Keissl., *Aureobasidium pullulans* (de Bary) G. Arnaud, *Paecilomyces lilacinus* (Thom) Samson, *Penicillium brevicompactum* Dierckx, *Penicillium simplicissimum* (Oudem.) Thom, и *Rhizopus stolonifer* var. *Stolonifer*. В основном все эти виды космополиты и убикисты, а также оппортунистические сапрофиты, связанные с почвами, растительными материалами и насекомыми. Большинство видов, найденных в пещерах, характерны и для надземной среды.

Как правило, в подземных экосистемах грибы выступают в роли деструкторов (Vanderwolf et al., 2013; Pusz et al., 2018). Отмечено, что микромицеты могут паразитировать на некоторых насекомых (Benoit et al., 2004; Santamaria, Faille, 2007; Yoder et al., 2009). Однако, есть предположение, что они могут быть, наравне с простейшими, основными источниками пищи для троглобиотных беспозвоночных, таких как изоподы и коллемболы (Dickson, Kirk, 1976; Sustr et al., 2005; Walochnik, Mulec, 2009; Bastian et al., 2010).

Чаще всего микромицелиальные грибы в пещерах встречаются в виде спор. Перенос спор микромицетов в подземные местообитания осуществляется беспозвоночными (Dickson, 1975), насекомыми (Stephenson et al., 2007), летучими мышами, грызунами и людьми (Vaughan- Martini et al. 2000; Wang et al., 2010; Fernandez-Cortes et al., 2011), а также посредством циркуляции воздуха и водных потоков (Northup et al., 1994).

Воздушные и водные потоки могут распространять споры грибов внутри пещеры, а также выносить их наружу. Это объясняет необходимость изучения морфологии пещеры и направления потока воздуха при определении биоразнообразия пещерных микроорганизмов. Тем не менее, сведения о том, как условия подземных местообитаний и пещерная фауна влияют на распространение пещерных грибов, весьма немногочисленны.

Данные о степени и характере влияния человека на биоразнообразии и видовой состав микобиоты при посещении пещер весьма противоречивы. Работы Vaughan-Martini et al. (2000), Mosca, Campanino (1962), Wang et al. (2010), Kuzmina et al. (2012) свидетельствуют об увеличении видового разнообразия грибов при постоянном человеческом трафике. Однако, исследования Shapiro, Pringle (2010) и Adetutu et al. (2011) говорят об обратном. Очевидно, что вместе с человеком в пещеры попадает дополнительная органика, а также пропагулы (Chelius et al., 2009). Посещение пещер туристами и оснащение дополнительным освещением влияют на микроклимат пещер (Pulido-Bosch et al., 1997), инициируют развитие ламповой флоры (Smith & Olson, 2007), и как следствие, оказывают влияние на микобиоту.

Распространение грибов внутри пещеры неравномерно и зависит от условий среды (наличие воды, температуры, pH и источников питательных веществ), а также от минерального состава, пористости и проницаемости пород (Gorbushina, 2007). Hsu, Agoramorthy (2001), Kuzmina et al. (2012) и Mulec et al. (2012) отметили, что биоразнообразие и биомасса грибов уменьшаются от входа вглубь пещеры.

Отсутствие света может быть одним из факторов в формировании уникальных сообществ пещер. Недостаток солнечного света часто упоминается в

качестве возможной причины нарушений в росте микромицетов (Georgescu, Tutunaru, 1966; Dobat, 1970; Kuthan, 1977). Среди пещерной микробиоты присутствуют патогенные виды, например, возбудители синдрома белого носа *Geomyces destructans* Blehert & Gargas 2009 (Lorch et al., 2011) и возбудитель гистоплазмоза *Histoplasma capsulatum* Darling.

*Geomyces destructans* был не так давно описан и идентифицирован на северо-востоке США, востоке Канады и многократно в Европейских странах (Martinkova et al., 2010; Puechmaille et al., 2010; Wibbelt et al., 2010). Однако массовая гибель летучих мышей наблюдалась только в Северной Америке (Puechmaille et al., 2010; Puechmaille et al., 2011).

*H. capsulatum* часто встречается в почве, обогащенной пометом или гуано летучих мышей, как внутри, так и снаружи пещеры. Гистоплазмоз считается эндемичным для Юго-Восточной Азии, Индии, Австралии, Африки и некоторых частях Южной и Северной Америки, особенно в долине реки Миссисипи Огайо в Соединенных Штатах. *H. capsulatum* был выделен внутри пещеры из гуано, воздуха, воды, а также летучих мышей.

В работах Tosh et al. (1966) и Bartlett et al. (1982) показано, что химические способы борьбы с *H. capsulatum* такие как обработка раствором формальдегида и крезола, малоэффективны и приносят краткосрочный результат. Исследования Muotoe-Okafor, Gugnani (1997) по антибиотическим взаимодействиям *H. capsulatum* с другими видами микромицетов не установили положительных корреляций.

Estrada-Barcenas et al. (2010) установил, что клещи *Sancassania* sp способны употреблять в пищу микромицетов, в том числе и *H. capsulatum*, обеспечивая таким образом биоконтроль этих патогенных грибов. Следует отметить, что затопление пещер может служить естественным контролем популяций *H. capsulatum* (Shacklette, Hasenclever 1968).

Несмотря на многочисленные данные о биоразнообразии микромицетов пещер, открытыми остаются вопросы об экологической роли грибов в подземных экосистемах, а также о признании тех или иных видов грибов троглобионтными.

### 1.3.3 Бактерии

Изучение бактериальных сообществ пещер прошло несколько стадий, которые были связаны, в основном, с методиками и технологиями доступными для исследователей (Engel, 2015). До 1996 года доминировали культуральные методы, с помощью которых было выявлено низкое биоразнообразие бактерий в пещерах (Hess 1900; Scott 1909; Нøег 1946; Caumartin 1963), что объяснялось неблагоприятностью подземной среды для колонизации микроорганизмами ввиду лимита органического вещества. Однако с появлением молекулярно-филогенетического подхода эта гипотеза была частично опровергнута. В пещерах стали выявлять разнообразные бактериальные сообщества, включающие представителей филумов Alpha-, Beta-, Gamma-, Deltaproteobacteria, Chloroflexi, Planctomycetales, Bacteroidetes, Acidobacteria, Actinobacteria, Nitrospirae, Gemmatimonadetes, Verrucomicrobia (Northup et al. 2003; Barton et al. 2004; Chelius, Moore 2004; Barton et al. 2007; Zhou et al. 2007; Cuezva et al. 2012; Lee et al. 2012; Porca et al. 2012; Rusznyak et al. 2012; Ivanova et al. 2013). Более того в исследованиях отмечено потенциально значимое влияние архей в бактериальных сообществах пещер (Northup et al. 2003; Chelius, Moore 2004; Shabarova, Pernthaler, 2010).

Бактерии в подземных полостях были обнаружены во всех биотопах, как вневодных, так и водных (Нøег, 1946; Caumartin, 1963; Vandel, 1965; Dyson, James, 1973; Dickson, Kirk, 1976; Kelly et al., 2009; Engel et al., 2003, 2004; Wu et al., 2015). Бактерии могут быть занесены в пещеру с потоком воды, воздуха (Shabarova et al., 2013), а также с человеком или с животными.

Особый интерес представляют естественные микробные сообщества, которые состоят из троглобионтных видов (Mahler et al., 2000; Goldscheider et al., 2006; Pronk et al., 2006; Kelly et al., 2009). Однако проблема их изучения заключается в отсутствии эффективных методик культивирования микроорганизмов, выделенных из экстремальных местообитаний. Широко используемые молекулярно-генетические методы, основанные на выделении 16S

p-РНК, также не помогают разграничить виды естественные для пещеры и виды привнесенные.

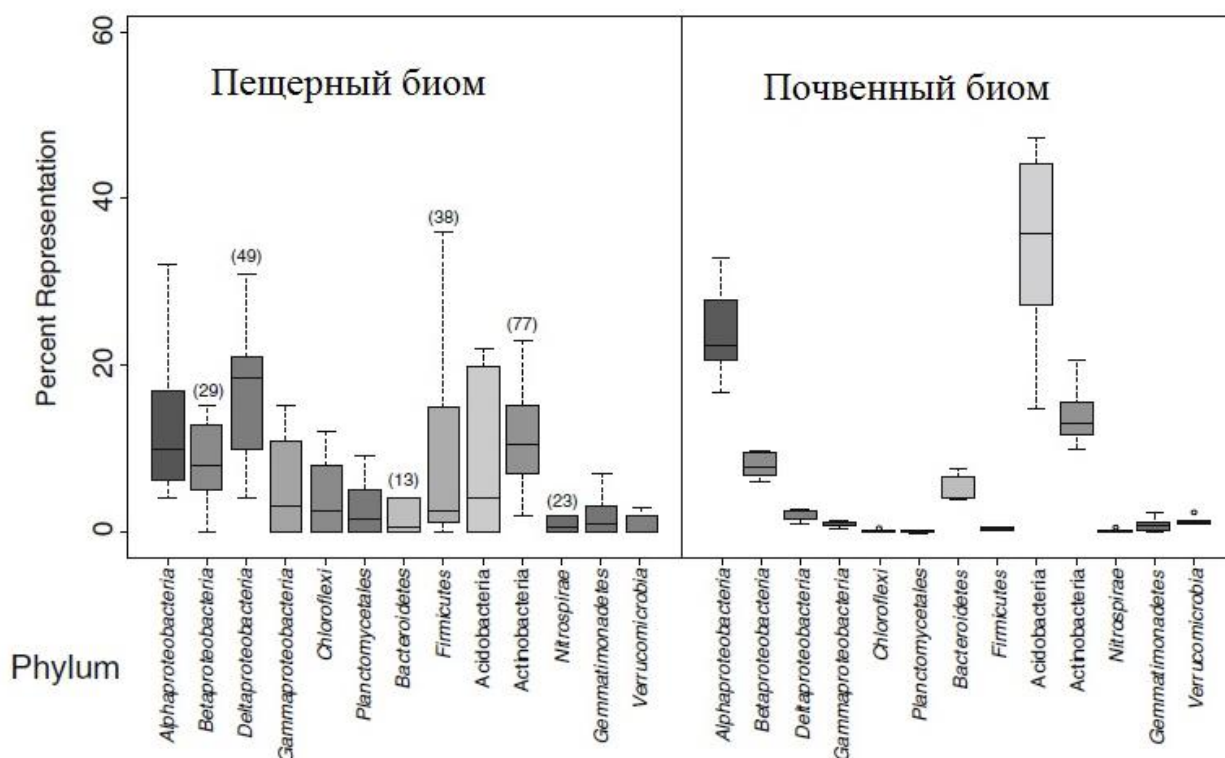


Рисунок 1.4 – Сравнительный анализ почвенных и пещерных микробных сообществ (Hershey, Barton, 2018)

Отмечено образование биопленок бактериями пещер на сводах, натечных образованиях (Angert et al., 1998), а при наличии источников сероводорода в подземных водных потоках наблюдается формирование микробных матов, основой которых являются нитчатые бактерии Epsilonproteobacteria (Engel et al., 2003, 2004).

Доминантами сообществ, развивающихся на сводах пещер, в основном, являются представители филумов Proteobacteria, Acidobacteria и Actinobacteria (Barton et al., 2007; Pašić et al., 2010; Cuezva et al., 2012).

Обсуждается вопрос о роли микроорганизмов в процессе спелеогенеза, который ранее считался абиотическим (Engel et al., 2004). Например, в условиях «сернокислотного спелеогенеза» (*SAS – sulfuric acid speleogenesis*) (Egemeier, 1981)

в пещерах микробное окисление  $H_2S$  образует серную кислоту, которая реагирует с карбонатом и вызывает растворение горных пород (Engel et al., 2004; Macalady et al., 2007).

Бактерии способны изменять поверхность пород посредством окисления некоторых металлов (например, Fe (II) и Mn (II)), которое вызывает осаждение ферромарганца на стенах пещеры, а также микроорганизмы участвуют в процессах биоминерализации (Northup et al., 2003; Spilde et al., 2005; Carmichael et al., 2013).

#### 1.4 Адаптации фототрофных организмов к условиям подземных местообитаний

Анализ литературы показал, что обсуждение адаптаций фототрофных видов к условиям пещер находится на начальном этапе и носит фрагментарный характер (Golubić, 1967; Cox, 1977; Cox et al., 1981, Couté, 1982; Aboal et al., 1994; Couté, Chauveau, 1994; Hernandez-Marine et al., 1999; Giordano et al., 2000; Whitton, Potts, 2000; Hoffmann, 2002; Mulec et al., 2008).

Возможны следующие варианты адаптаций фототрофных организмов к условиям подземных местообитаний.

*Морфологические и физиологические адаптации.* Есть мнение, что коккоидная форма клеток, лучше приспособлена к низкому уровню фотонов по сравнению с другими формами цианобактерий (Mulec et al., 2008).

Обсуждается роль внеклеточных оболочек в адаптации цианобактерий. Предполагается, что помимо адгезии к субстрату, внеклеточная оболочка выступает в качестве резервуара для воды, что позволяет цианобактериям выжить в периоды засухи (Macedo et al., 2009; Keshari, Adhikary, 2013). Кроме полисахаридов во внеклеточных оболочках обнаружены гликаны, УФ-абсорбирующие пигменты, белки водного стресса (Pattanaik et al., 2007).

Отмечено, что некоторые водоросли, которые обитают в известняковых пещерах, осаждают кристаллы карбоната кальция ( $CaCO_3$ ) на клеточной оболочке. Например, цианобактерии рода *Scytonema* имеют кальцинированные трихомы.

Такое явление наблюдалось в пещерных зонах с низкой интенсивностью света. Показано, что организмы с кальцифицированными трихомами выживают лучше, чем те, у которых нет отложений  $\text{CaCO}_3$  (Lamprinou et al., 2012).

Исследования ультраструктуры представителей родов *Chroococcidiopsis*, *Cyanosarcina*, *Leptolyngbya*, *Phormidium* и *Pseudocapsa*, выделенных из пещер в Мурсии, Испания (Asencio, Aboal, 2004), свидетельствуют о хорошо развитой системе тилакоидов и о наличии всех наиболее широко известных клеточных включений (карбоксисомы, гранулы гликогена и цианофицина, липиды, глобулы, полифосфатные и полибутилоксимасяные тела).

Была отмечена фототаксическая активность и наличие светоулавливающих глазков, состоящих из каротиноидных глобул и родопсина (Albertano et al. 2000a), у штамма VRUC 135 *Leptolyngbya*, недавно описанного как *Oculatella subterranea* gen. Nov., Sp. Nov (Zammit et al., 2012). Эта сложная фоторецептивная структура может иметь эволюционное значение, поскольку она напоминает хлоропласт зеленых жгутиконосцев.

Описаны различные физиологические адаптации, связанные с недостаточным уровнем фотонных потоков: инициация стадий покоя у диатомовых (Sicko-Goad et al., 1989; McQuoid, Hobson, 1996), формирование цист у динофитовых водорослей (Dale, 1983; Chapman, Pfiester, 1995; Rengefors, Anderson, 1998) и акинет (покоящиеся клетки с утолщённой оболочкой, большим количеством запасных питательных веществ и пигментов) у цианобактерий (Rother, Fay, 1977; Li et al., 1997).

*Модификации в фотосинтетическом аппарате.* Описаны изменения количества пигментов и ассоциированных с ними пигментобразующих белков в ответ на изменение уровня освещенности (Chen et al., 2004; Yentsch, Reichert, 1963; Bunt, Lee, 1972; Tilzer et al., 1977; Murphy, Cowles, 1997; Luder et al., 2002). Например, снижение плотности потока фотонов почти всегда приводит к увеличению концентрации хлорофилла а (Miskiewicz et al., 2000; MacIntyre et al., 2002; Meeks, 1974) и фикобилинов (Grossman et al., 1994; Mulec et al., 2008). Для



зеленых водорослей типичное отношение хлорофилла а к хлорофиллу b составляет 3:1 при  $100 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$  (Kirk, 1983).

Отмечена способность клеток синтезировать вспомогательные фотосинтезирующие пигменты для захвата большего количества доступных фотонов при низкой освещенности (Macedo et al., 2009; Martinez, Asencio, 2010).

Биопленки, в состав которых входят представители рода *Gloeocapsa*, имеют самые различные окраски из-за наличия пигмента глоекапсина. Другой хорошо изученный пигмент сцитонемин вызывает темную окраску цианобактериального мата. Этот желто-коричневый пигмент представляет собой один из УФ-поглощающих компонентов, которые скапливаются во внеклеточной оболочке цианобактерий при воздействии солнечной радиации (Balskus, Walsh, 2008). Преобладание темного окрашивания обычно наблюдается у родов *Scytonema*, *Nostoc* и *Tolypothrix* (Pattanaik et al., 2007).

Giordano et al. (2000) утверждает, что клетки, обитающие в пещерах при низкой освещенности фотонов, могут обеспечить выход свободных фотонов.

Исследования показали, что интенсивность фотосинтеза может служить индикатором степени устойчивости к стрессу, особенно для одноклеточных водорослей (Young, Beardall, 2003). Типичные кривые фотосинтеза для водорослей, адаптированных к условиям низкой освещенности, характеризуются высокой эффективностью фотосинтеза, фотоингибированием фотосинтеза при низком уровне излучения, а также низкой фотосинтетической емкостью (Falkowski, La Roche, 1991; Kirst, Wiencke, 1995).

В литературе приводятся значения углекислотных компенсационных пунктов или точек компенсации  $\text{CO}_2$  для разных таксономических групп. Согласно Ермакову (2005): «Точка компенсации  $\text{CO}_2$ , или углекислотный компенсационный пункт (УКП) — это концентрация углекислого газа, при которой его поглощение в процессе фотосинтеза уравнивается выделением  $\text{CO}_2$  в ходе дыхания». Также в литературе встречается термин compensation point – компенсационная точка (Mules, et al., 2008). Компенсаторная точка для цианобактерий в культуре варьирует от 50 до  $100 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ , в то время как типичное значение

компенсаторной точки составляет 5-6  $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ . Значение компенсационной точки для диатомовых водорослей находятся в пределах от 5 до 6  $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ , в то время как для зеленых водорослей 21  $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$  (Hill, 1996).

Исследования Mules et al. (2008) показали, что большинство водорослей в основном растут при плотности потока фотонов значительно ниже, чем компенсационная точка.

*Миксотрофия.* Большинство микроводорослей и цианобактерий являются облигатными фототрофами. Однако в периоды низкой освещенности некоторые цианобактерии и микроводоросли способны переходить на гетеротрофное питание. Это обеспечивает долгосрочное сохранение жизнеспособности (Adhikary, 2002).

Миксотрофия является объектом исследования различных научных направлений. С точки зрения экологии, миксотрофия – это метаболическая стратегия некоторых организмов, объединяющая в себе черты авто- и гетеротрофии, то есть использование различных источников углерода и энергии (Jones, 1994, 2000). С точки зрения цитофизиологии, миксотрофия – это комплексный тип метаболизма.

Миксотрофный рост представляется весьма энергозатратным, и организм всегда должен поддерживать оптимальный баланс физиологических затрат и выгод. С одной стороны, клетке необходимо поддерживать фотосинтетический аппарат и весь набор ферментов цикла Кальвина, необходимый для фотосинтеза и фиксации неорганического углерода. С другой стороны, для гетеротрофного роста нужны мембранные транспортеры простых органических веществ, зачастую экто- и экзоферменты для внеклеточного гидролиза органических полимеров. (Матанцева, Скарлатто, 2013).

Следует отметить, что гетеротрофное культивирование фототрофов может быть хорошо контролируемым и обеспечивает возможность достижения быстрого роста и высокого выхода ценных продуктов в больших масштабах, что может быть полезным для целей биотехнологии. Существует несколько стратегий для культивирования фототрофных микроорганизмов без света (Chen, Chen, 2006).

Благодаря работам Chodat (1909) с культурами микроскопических водорослей родов *Chlorella* и *Coccomixa*, была определена их способность расти на органическом субстрате. Это было обусловлено гетеротрофным питанием с использованием активной системы поглощения глюкозы. Миксотрофия была описана для ряда фототрофных видов (Chen, Chen, 2006), в том числе для широко распространенной в пещерах *Leptolyngbya boryana* (Gomont) Anagnostidis & Komárek (Raboy, Padan, 1978). Показано использование экзогенных сахаров для гетеротрофного и фотогетеротрофного роста *Scytonema coactile* Montagne ex Bornet & Flahault, выделенной из сумеречной зоны одной из индийских пещер. Эксперимент проходил при разных световых режимах (Lakshmi et al., 2008).

### Заключение к главе 1

Таксономический состав и структура сообществ микробиоты подземных полостей детально изучены во многих странах мира, однако есть регионы, в которых подобные исследования не проводились. Обособленность входных участков пещер, рассматриваемых как экотоны и уникальность параметров среды, в которой развиваются фототрофы, делают важным изучение биоразнообразия этих местообитаний для понимания биоразнообразия регионов в целом и локальных флор в частности.

Обсуждается влияние различных экологических факторов, например температура, влажность, уровень фотонных потоков, на распределение организмов в пещерах. Однако остаются открытыми вопросы об экологических нишах, межвидовых взаимодействиях в сообществах пещер, а также адаптивных возможностях и пределах толерантности видов, обитающих в подземных полостях.

Без ответа также остается вопрос: организмы-колонизаторы пещер адаптируются к жизни в подземных условиях, потому что в этих местах они нашли более благоприятные условия среды, которых нет на поверхности или были вытеснены из поверхностных местообитаний в результате конкуренции?

Зоны входов пещер могут выполнять функции рефугиумов, то есть можно ожидать нахождение в этих местах уникальных видов, редких и исчезающих форм. В связи со значительным антропогенным изменением ландшафтов и сопутствующей этому процессу утратой местообитаний, стабильные и слабо трансформируемые пещерные ландшафты приобретают особую значимость. В то же время и сами пещеры подвержены антропогенному воздействию, которое может быть как опосредованным, связанным с общим изменением биосферы, так и локальным, в том случае, когда происходит хозяйственное использование пещер. Хозяйственная деятельность оказывает влияние на все компоненты экосистем пещер вне зависимости от ее локализации, в пределах карстового массива, где расположена пещера. Что касается непосредственно входной зоны, то ее переустройство, связанное с переоборудованием входа или возрастанием потока посетителей наиболее разрушительно для сообществ обрастаний. Учитывая важную роль карстовых массивов в формировании и сохранении подземных вод, а также тот факт, что входы пещер связывают поверхностные и подземные ландшафты, особую значимость приобретает исследование входных зон и их биоты, как компоненты функционирования карстовых экосистем.

Таким образом, возникает необходимость установления соответствия между подземными сообществами и средой их обитания, а также комплексная оценка адаптивных возможностей видов, развивающихся в условиях подземной среды.

## ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1 Объекты исследования

В качестве объектов исследования были выбраны подземные полости, расположенные в разных географических регионах и заложенные в различных породах (таблица 2.1).

Таблица 2.1.

Список исследованных подземных полостей

	Название полости	Географическое положение	GPS координаты	Высота над уровнем моря (м)
Меловые	<i>Большие Дивы</i>	РФ, Воронежская область	50.96255478°N 39.29778286°E	119
	<i>Малые Дивы</i>	РФ, Воронежская область	50.96255478°N 39.29778286°E	102
	<i>Пещерный комплекс близ с.Костомарово (6 пещер)</i>	РФ, Воронежская область	50.684538°N 39.745927°E	97
Известняковые пещеры	<i>Подземные кельи скального монастыря «Успение Божьей Матери» (Старый Орхей)</i>	Республика Молдова, с. Требушены	47.307651°N 28.954846°E	65
	<i>Ахитырская</i>	РФ, Краснодарский край	3.520610°N 39.995770°E	131
	<i>Новоафонская им. Г.Ш. Смыр</i>	Республика Абхазия, г. Новый Афон	N 43°05.949' E 040°48.766'	219
	<i>Грот Симона Кананита</i>	Республика Абхазия, г. Новый Афон	43.094085°N 40.815220°E	57
	<i>Мааникварская</i>	Республика Абхазия, г. Новый Афон	N43°05.852' E 040°48.896'	126
	<i>Аняшка</i>	Республика Абхазия, с. Лыхны	N 43°08.995' E 040°37.799'	118
	<i>Голова Отапа</i>	Республика Абхазия, с. Отап	N 42°55.335' E 041°32.324'	201

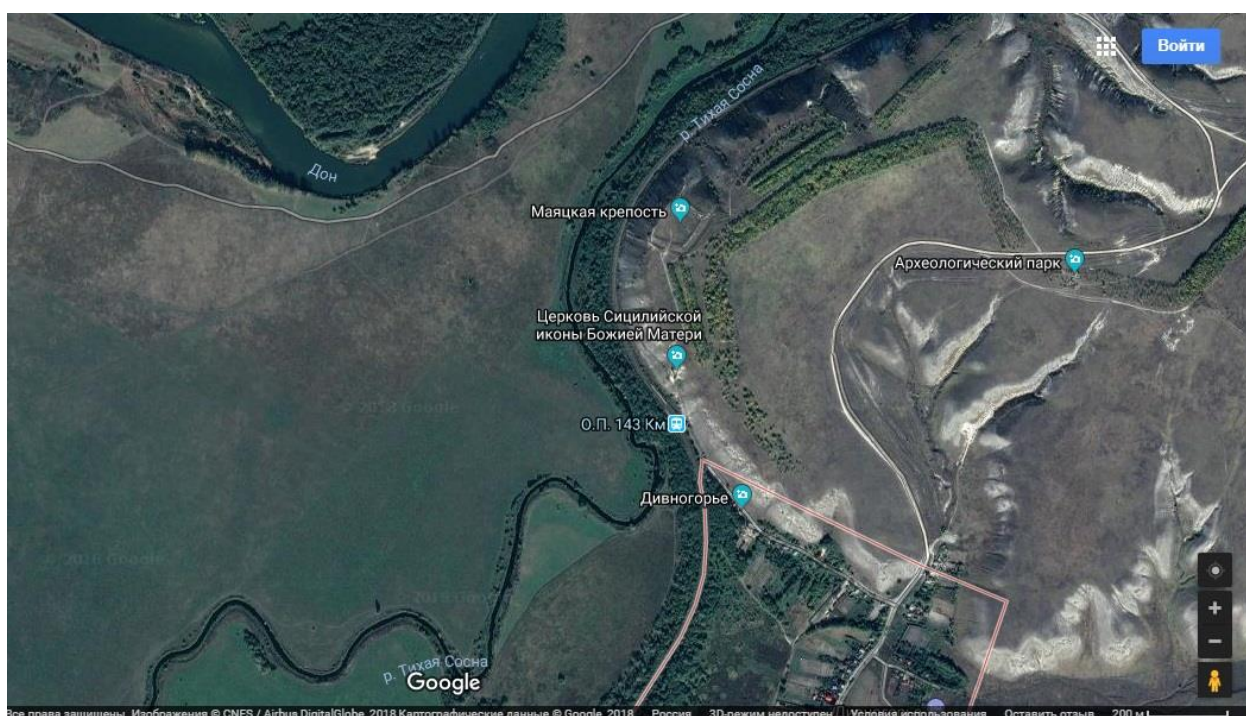
Исследованы полости естественного (пещеры Новоафонская им. Г.Ш. Смыр, Голова Отапа, Аняшка, грот Симона Кананита) и искусственного происхождения (Большие Дивы, Малые Дивы, пещерный комплекс близ с. Костомарово; кельи

Старого Орхья). Выбранные объекты различались по степени антропогенной нагрузки, а также наличию в них водных потоков.

### 2.1.1 Меловые пещеры Воронежской области

Изучены культовые меловые пещеры вблизи хутора Дивногорье: Церковь Сицилийской иконы Божией Матери (Большие Дивы), пещерный Храм Рождества Иоанна Предтечи (Малые Дивы), и полости в селе Костомарово: Пещера №3, где расположены храм Спаса Нерукотворного и храм Веры, Надежды, Любви и матери их Софии; Пещеры №4, 5 и 6 – пещеры-кельи, пещера №7 – храм преподобного Серафима Саровского, и пещера №8 Покаянная. Данные пещеры искусственного происхождения, вырублены в меловых отложениях. Для исследования использовали сборы июля 2012 года (Мазина, Абдуллин), а также материалы собственных экспедиций, которые проводили в апреле 2016 года.

*Церковь Сицилийской иконы Божией Матери (Большие Дивы)* расположена на правом склоне террасы реки Тихая Сосна, в непосредственной близости от северной окраины хутора Дивногорье Лискинского района Воронежской области (рис. 2.1). Вход в полость расположен в основании крупного мелового останца – дивы (Степкин, 2004).



## Рисунок 2.1 – Карта с указанием расположения пещеры

Большие Дивы состоят из храма, нескольких помещений слева от него, а также обходной галереи (рис. 2.2, рис. 2.3).

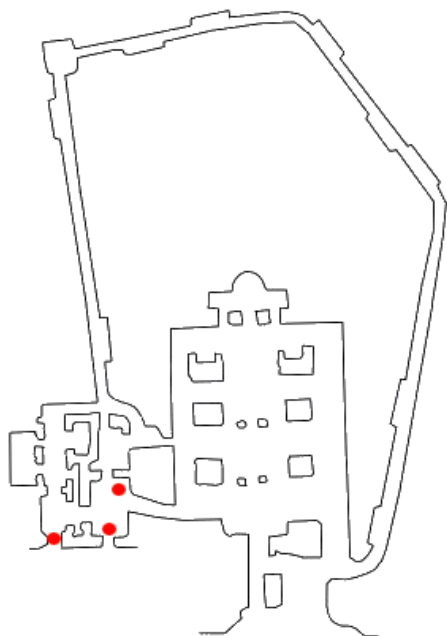


Рисунок 2.2 – Большие Дивы. План-схема с указанием точек отбора проб (Степкин, 2004)



Рисунок 2.3 – Вход в пещерный храм Большие Дивы

Пещеры в Больших Дивах обнаружены в 1831 г. В послереволюционный период они находились в запустении, что приводило к разрушению данного памятника. В 70-80-х годах XX века был создан музей-заповедник «Дивногорье», проведены реставрационные работы, в результате музей стал одним из центров экскурсионно-туристической деятельности.

*Пещерный Храм Рождества Иоанна Предтечи (Малые Дивы)* расположен в меловой толще правого борта балки, прорезающей высокий крутой склон долины р. Дон, в 2 км к северо-востоку от северной окраины хут. Дивногорье Лискинского района, Воронежской области (рис. 2.4).

Название «Малые Дивы» пещеры получили по причине нахождения в этом районе меловых останцев — див. Малыми дивы названы не из-за своего размера, а из-за их количества, в качестве противопоставления многочисленных «Больших

Див», тянущихся неподалеку в юго-западном направлении вдоль склона долины (рис.2.5, рис.2.6). В настоящий момент в пещерном храме ведутся реставрационные работы.



Рисунок 2.4 – Карта с указанием расположения пещеры

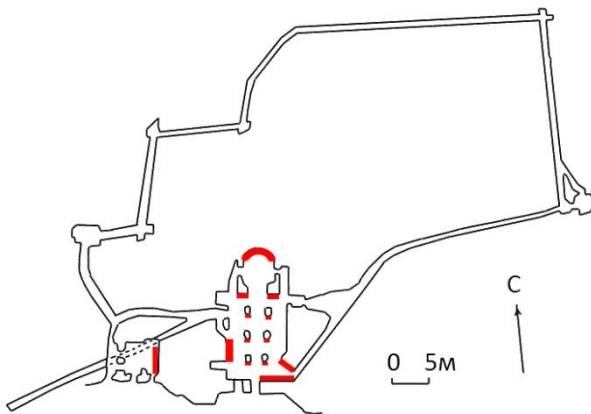


Рисунок 2.5 – Малые Дивы. План-схема с указанием точек отбора проб (Степкин, 2004)



Рисунок 2.6 – Вход в пещерный храм Малые Дивы.



*Пещеры у села Костомарово.* Пещеры находятся на склоне меловой балки, прорезающей высокий правый склон долины реки Дон в районе села Костомарово, Подгоренского района, Воронежской области (рис. 2.7).

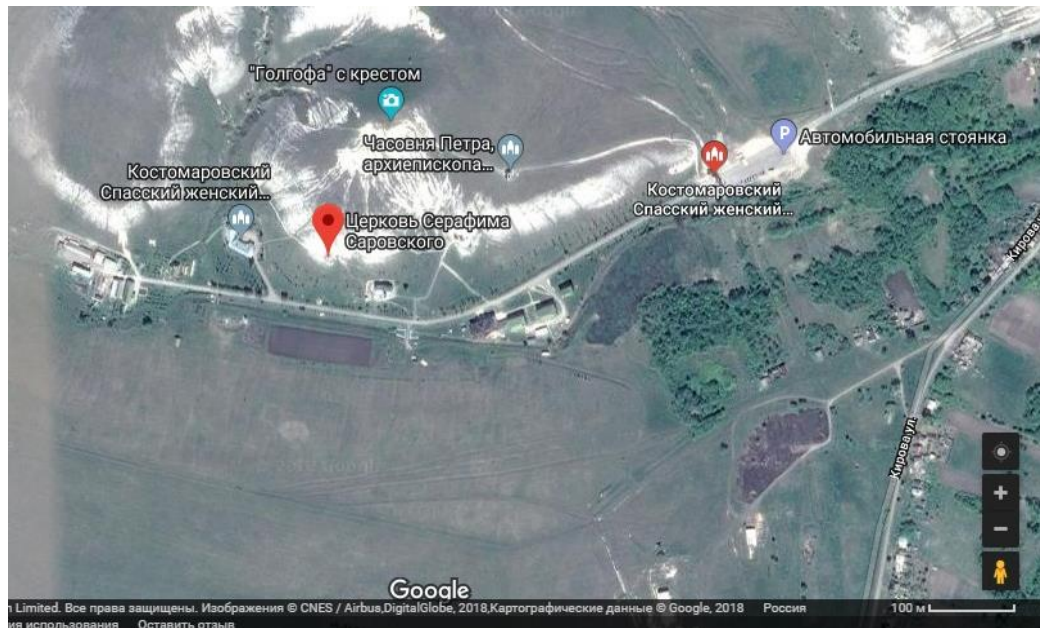


Рисунок 2.7 – Карта с указанием расположения пещерного комплекса

В меловом склоне Костомаровской балки находится восемь пещер, расположенных на небольшом расстоянии друг от друга. Входы в пещеру №1, №2, №3 и №7 сосредоточены в основаниях меловых останцов-див (рис. 2.8).



Рисунок 2.8 – Останец близ пещеры №1

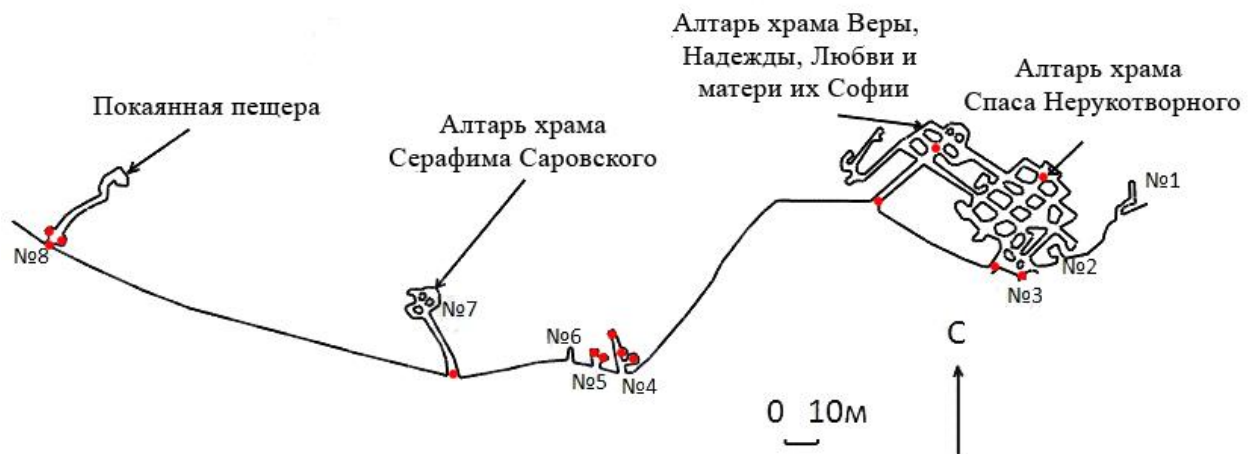


Рисунок 2.9 – План-схема пещер в селе Костомарово с указанием точек отбора проб (Степкин, 2004)

Пещера №3 самая большая по размеру среди Костомаровских подземелий. Вход в нее находится у основания двух див, между которыми располагается действующая колокольня Спасского монастыря. Пещера представляет собой подземный комплекс с кельями, храмами и усыпальницей.

Пещера №4 представляет собой коридор, тянущийся в северном направлении, с двумя ответвлениями к востоку.

Пещера №5 спланирована схожим образом, но в ней одно ответвление, представляющее собой келью. По размеру она меньше описанной ранее.

Пещера №6 отличается от двух предыдущих тем, что келья располагалась не к востоку от коридора, а в его начале, по центру. В настоящее время у этой кельи разрушился потолок и часть стен.

Пещера №7 представляет собой коридор, тянущийся в северо-западном направлении, оканчивающийся подземным храмом. Этот храм был основан в честь преподобного отца Серафима Саровского в 1903 г. (Шамаев, 1996).

Пещера №8 представляет собой коридор, тянущийся в северо-восточном направлении, оканчивающийся небольшим помещением.

Распределение фотосинтезирующих организмов в исследованных полостях дискретно. Фототрофы образовывали визуальные сообщества обрастаний на сводах полостей. В кельях с. Костомарово (№3, 4, 5, 6) ввиду их небольшого размера практически все своды были покрыты фототрофами (рис. 2.10, рис. 2.11).

В других полостях сообщества обрастаний приурочены к освещенной зоне вблизи входов и окон. В Церкви Сицилийской иконы Божией Матери отмечено три участка обрастаний: вблизи входа, у окна кельи второго яруса и напротив входа; в пещерном Храме Рождества Иоанна Предтечи пять участков обрастаний: стены вблизи входа, освещенный зал, ниша у входа, дальняя часть зала, выход крестного хода. В пещере №3 пять участков: два у входа, запасной выход, вход в придел мучениц, придел мучениц. В пещерах №7 (Храм преподобного Серафима Саровского) и пещере №8 (Покаянная) фототрофы приурочены к зоне входа. Точки и зоны отбора проб указаны на планах пещер (рис. 2.2, рис. 2.5, рис. 2.9).



Рисунок 2.10 – Сообщества обрастаний в пещере №6



Рисунок 2.11 – Сообщества обрастаний в пещере №3

Все пещеры заложены в мело-мергельных породах (рН 7,9-8,9), влажность близка к максимальной влагоемкости вследствие высокой влажности воздуха и может снижаться только в летний сезон в засушливый период. Температура в пещерах положительна даже в зимний период и составляет 10 – 16°C. В Покаянной пещере наиболее высокая влажность и происходит интенсивная конденсация влаги на своде полости.

### **2.1.2 Подземные кельи скального монастыря «Успение Божьей Матери» заповедника Старый Орхей**

Скальный монастырь «Успение Божьей Матери», расположенный в историко-археологическом комплексе Старый Орхей (рис. 2.14), находится в 60 км к северо-востоку от Кишинева и входит в состав одноименного природно-культурного заповедника (рис. 2.12).

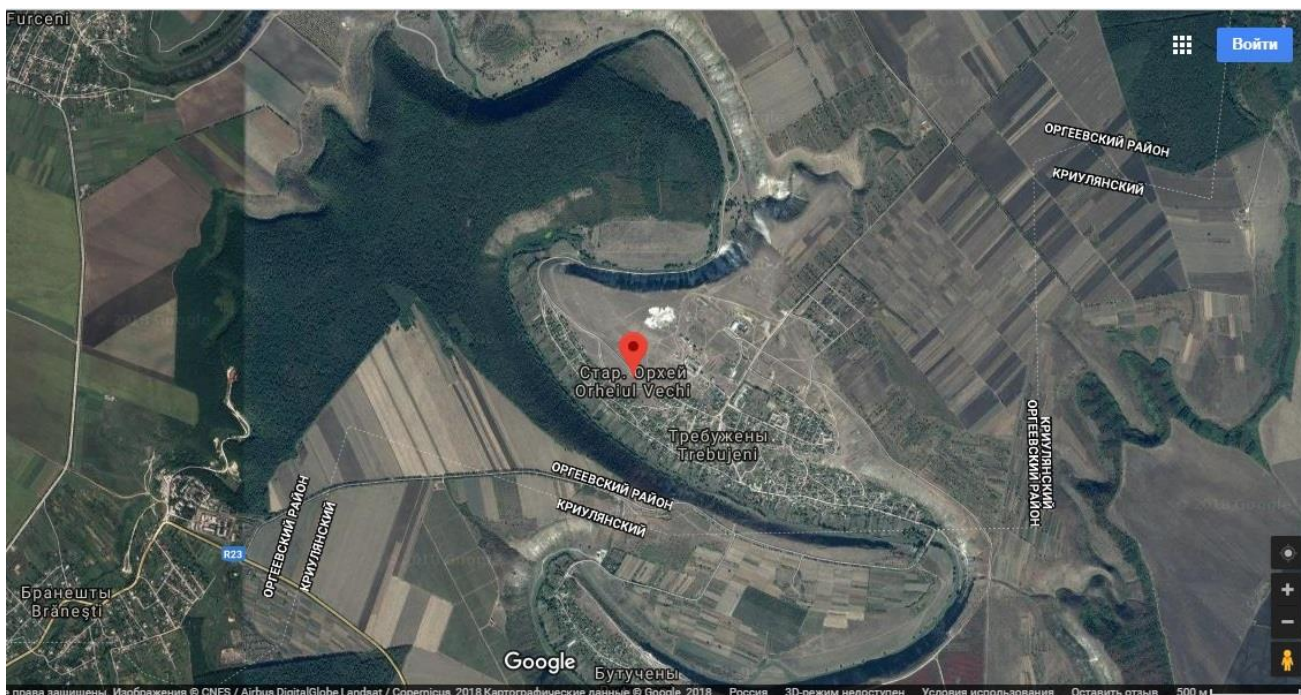


Рисунок 2.12 – Карта местности с указанием расположения келий заповедника Старый Орхей

На территории скального монастыря расположены подземные монашеские кельи (рис. 2.13). Кельи заложены в известняковых породах. Исследование проводили в августе 2016 и июле 2017 годов.

Сообщества обростаний в подземных кельях развивались на освещенных участках сводов, непосредственно на известняке. Температура субстрата в поверхностном слое была равной температуре полости, составляла, влажность 23-3, рН 7,8-8,5. Иных субстратов отмечено не было.



Рисунок 2.13 – Подземные кельи  
Старого Орхея

Рисунок 2.14 – Историко -  
археологический комплекс Старый Орхей

В момент исследования температура воздуха во входной зоне пещеры составляла 20,4°С при влажности 44,5%, а при продвижении вглубь полости – 18,55°С, 63% соответственно. На поверхности температура воздуха составляла 32°С, а влажность 43%.

### 2.1.3 Пещера Ахштырская

Пещера Ахштырская (Большая Казачебродская) расположена в Адлерском районе г. Сочи (Краснодарский край, Россия) на территории Сочинского национального парка (рис. 2.15).

Протяженность пещеры составляет 270 м, проективная длина – 160 м, площадь – 480 м<sup>2</sup>, объем – 1340 м<sup>3</sup>. Полость имеет сравнительно простую конфигурацию и представляет собой то расширяющийся до 4—5 м, то сужающийся до 1,5—2,0 м тоннель (рис. 2.16), заложенный по трещинам с простиранием 270—290° и 0—20°. Высота пещеры 1—5 м. Вход в полость расположен на высоте 185 м над уровнем моря.

Пещера заложена в известняках верхнего мела. На ближайшем ко входу участке на дне полости залегает мощная толща термогравитационных отложений, представленных щебенкой и дресвой известняка, при удалении от входа в грунте пещеры увеличивается содержание глинистой фракции, на глинистом дне располагаются отдельные лужи воды инфильтрационно-конденсационного происхождения. В дальней части полости встречаются редкие кальцитовые натски.

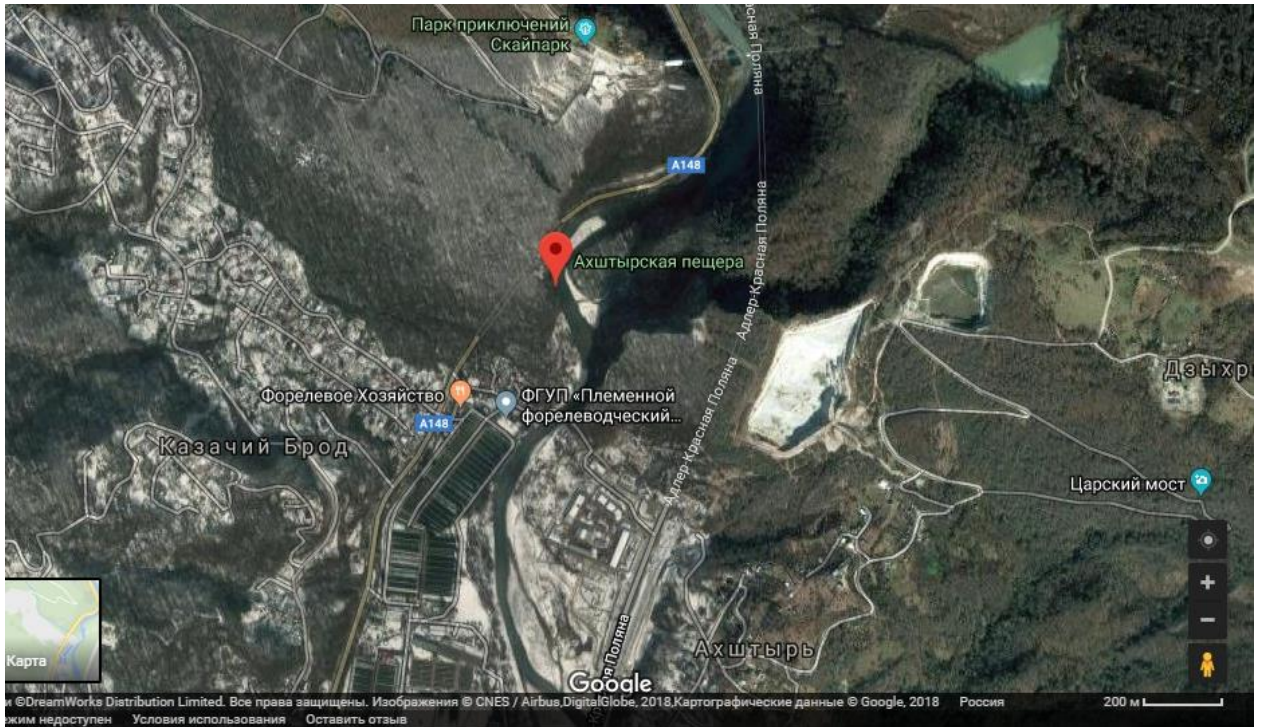


Рисунок 2.15 – Карта местности с указанием расположения пещеры

Пещера использовалась палеолитическим человеком (эпоха мустье) как жилище. В ней обнаружена стоянка первобытного человека, возраст которой насчитывает более 30 тыс. лет. В 1978 г. Ахштырская пещерная стоянка признана уникальным памятником первобытной археологии мирового значения (Клименко и др., 1991).

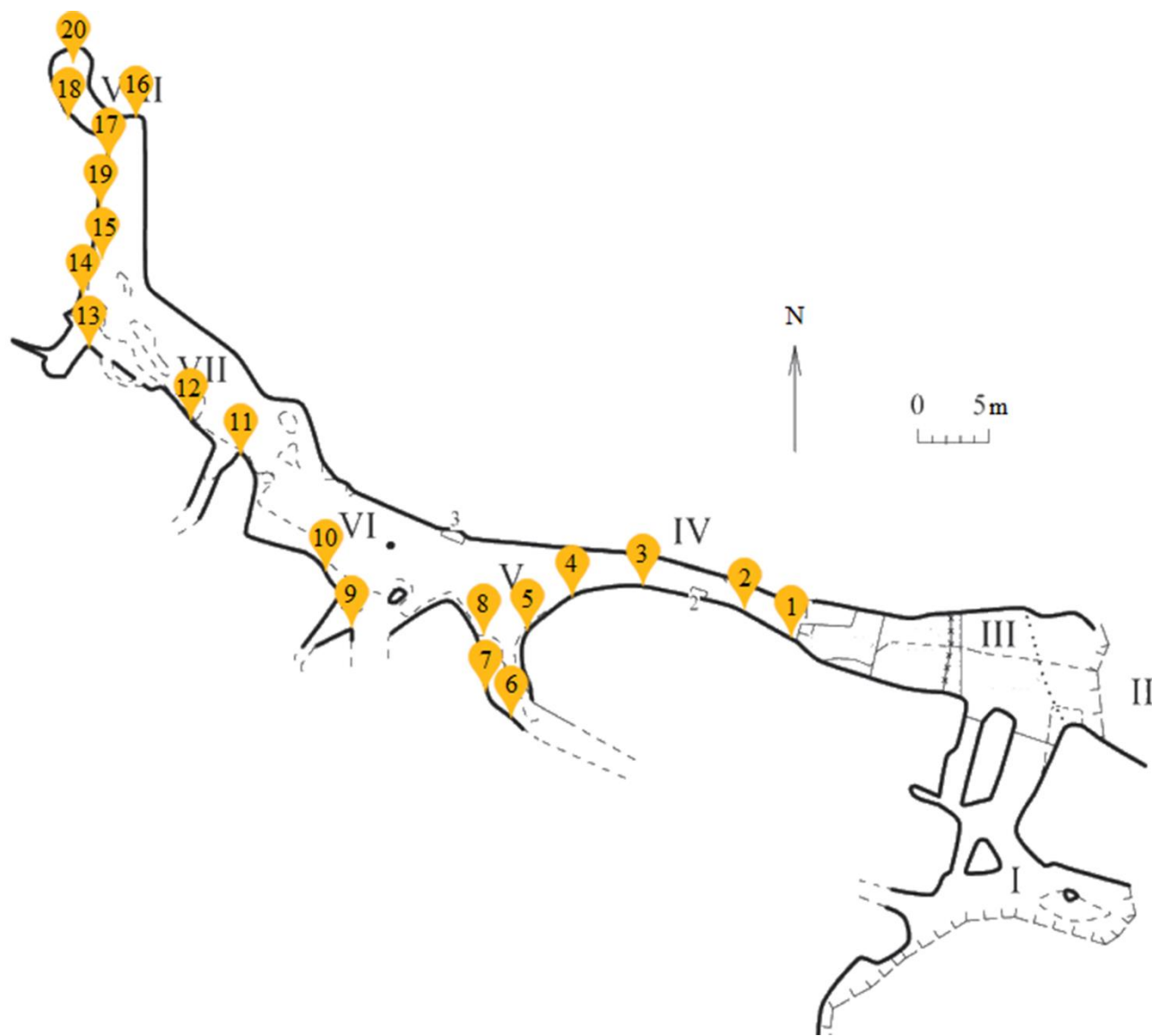


Рисунок 2.16 – Схема пещеры Ахштырская с указанием месторасположения источников искусственного освещения



Пещера оборудована в 2000 г., ее посещение происходит в течение всего года с наибольшей интенсивностью в летние месяцы, освещение включается во время проведения экскурсий (рис. 2.17, рис. 2.18).



Рисунок 2.17 – Ламповая флора

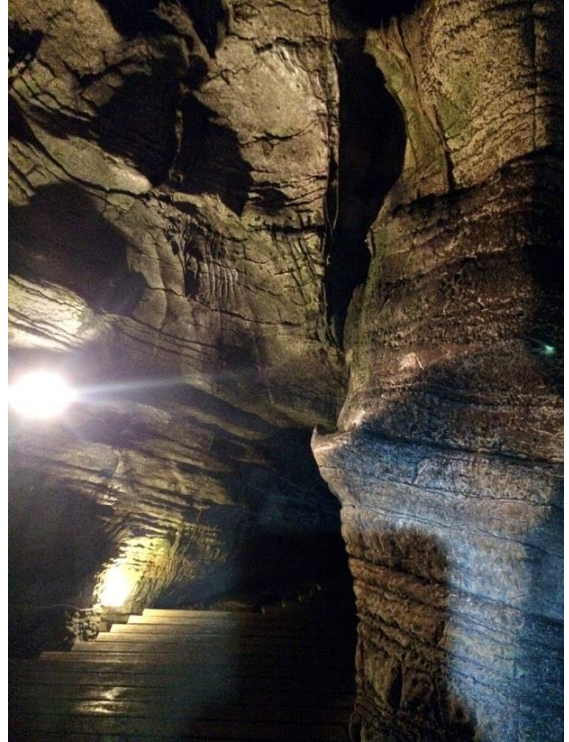


Рисунок 2.18 – Конечный зал пещеры

Данные о биотопах пещеры Ахштырская приводятся по работе Мазиной и Максимова (2011).

Сообщества фотосинтезирующих организмов развивались на следующих субстратах:

1. *Известняк:*

- плотный;
- плотный известняк с тонким слоем глинистых отложений;
- увлажняемый потоками известняк.

2. *Кальцитовые отложения.*

3. *Глинистые отложения.*

## 2.1.4 Пещера Голова Отапа

Пещера Голова Отапа (абх. Уатап ахы) – обводненная полость предгорной полосы южного склона Большого Кавказа. Пещера принадлежит к Гумишкинско-Панавскому спелеорайону Центральной Абхазии (Дублянский и др., 1987). Протяженность пещеры составляет 1500 м (Дублянский, 1987). Абсолютная высота входа 222 м над уровнем моря ( $42^{\circ} 55' 17.8''$  с.ш.,  $41^{\circ} 32' 18.8''$  в.д.). Пещера имеет обширную гротовую часть, водоток активно контактирует с поверхностными водами.

Пещера заложена в слоистых верхнемеловых известняках по трещинам напластования, ее длина свыше 1000 м. Полость открывается большой аркой (рис. 2.19), расположенной в ущелье р. Уатапахы, вытекающей из п. Голова Отапа и впадающей в р. Отап. Расход вытекающей реки оценивается примерно в 30 л/сек. В 70 м от входа в пещеру расположено озеро. Несколько дальше находится зал, соединяющийся с поверхностью вертикальным колодцем (рис. 2.20). С 2013 г. начата эксплуатация пещеры как экскурсионного объекта.

Пещера Голова Отапа является источником и имеет мощный водный поток, вследствие сложной морфологии входного участка, проведено выделение зон по степени обводненности и ландшафтному фактору.

1. *Своды входной зоны*, освещенные естественным дневным светом (прямым или отраженным):

- известняк;
- кальцит;
- маломощные глинистые отложения;
- среднемощные глинистые отложения.

2. *Каменистые субстраты в водных потоках*, освещенные естественным дневным светом (прямым или отраженным):

- известняк;
- некарстующиеся породы и отложения (галька, гравий);

3. *Орошаемая зона* между сводом пещеры и потоком:

- известняк;
- кальцит;
- маломощные глинистые отложения;
- среднемощные глинистые отложения.

#### 4. Поток:

- известняк;
- кальцит;
- некарстующиеся породы (галька).

Также выделены зоны по типу и интенсивности освещения:

- своды пещеры, освещенные естественным светом,
- своды пещеры, освещенные искусственным светом, где развивается ламповая флора.

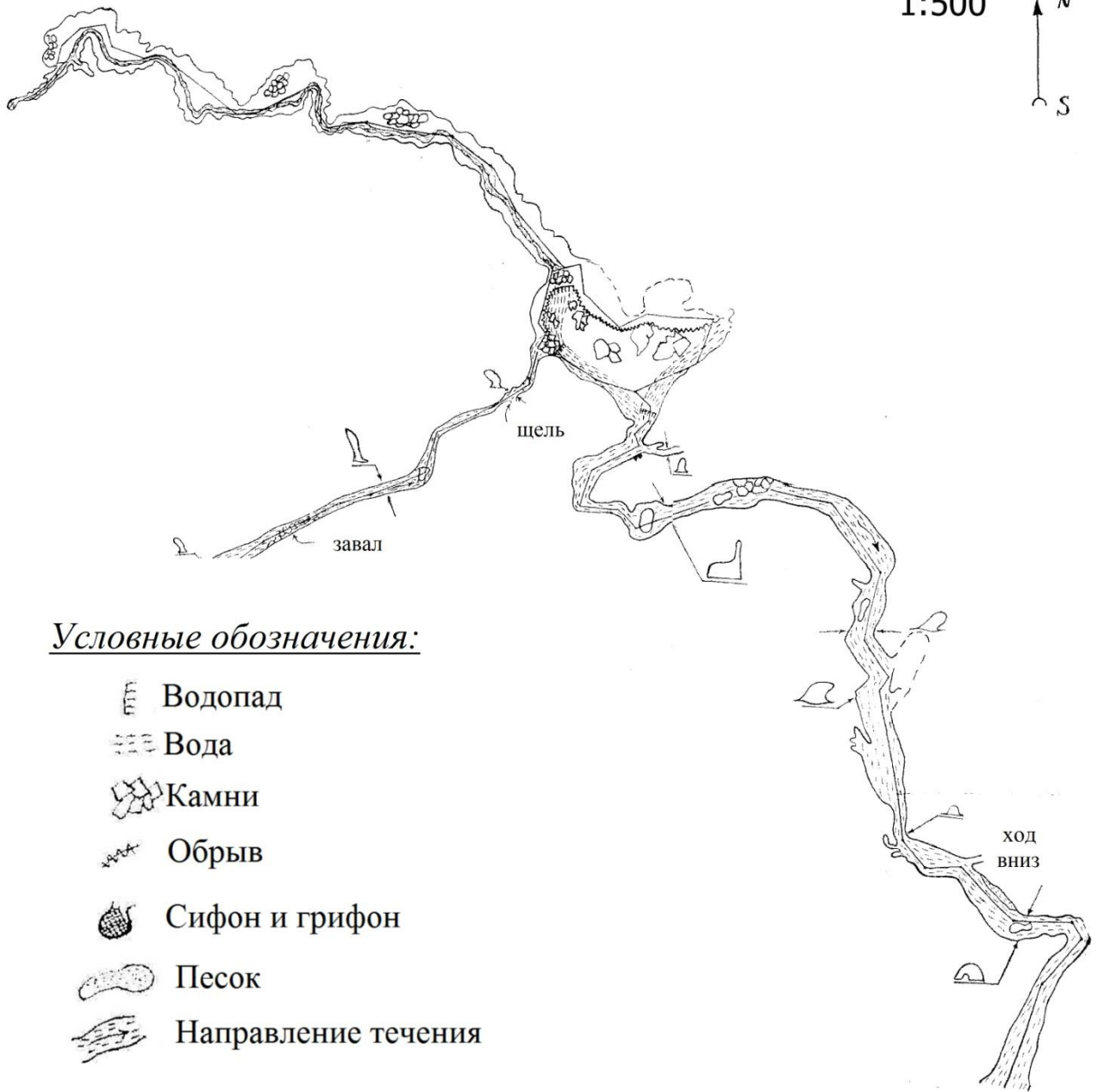
Температура воздуха в пещере составляет 16,2 °С, при влажности 72%.  
Температура воды - 13,3 °С. Концентрация диоксида углерода – до 1500 ppm.



Рисунок 2.19 – Вход в пещеру Голова Отапа

## Пещера Голова Отапа. План.

1:500

Условные обозначения:

-  Водопад
-  Вода
-  Камни
-  Обрыв
-  Сифон и грифон
-  Песок
-  Направление течения

Рисунок 2.20 – План – схема пещеры Голова Отапа

## 2.1.5 Новоафонская пещера имени Г.Ш. Смыр

Новоафонская пещера расположена в Гудаутском районе, Гумишхинский массив, водораздел рек Псырцха и Мааниквара (рис. 2.21).

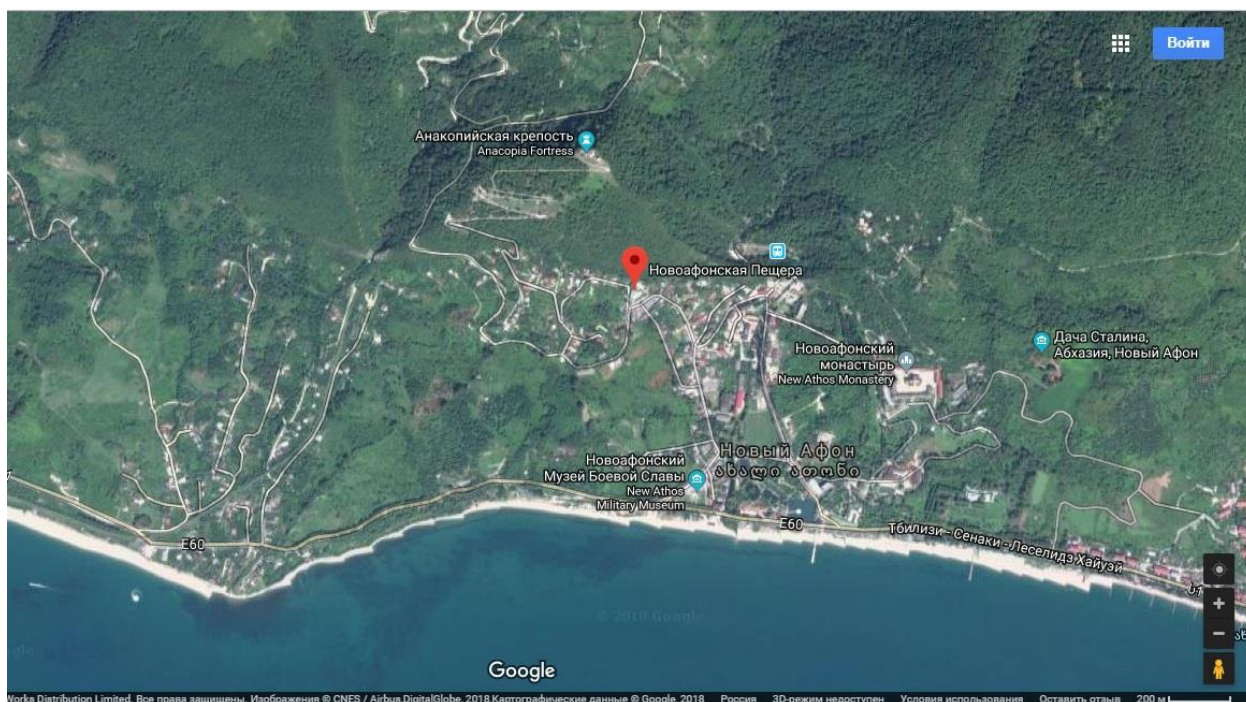


Рисунок 2.21 – Карта местности с указанием расположения пещеры

Пещера открыта в 1961 г. Г.Ш. Смыр и исследована в 1961-1970 гг. экспедициями Института географии им. Вахушти АН ГССР и спелеологами Грузии (А. Окроджанашвили, Б. Гергедава, Г.Ш. Смыр, З.К. Тинтилозов).

Высота входа 220 м. Естественный вход расположен в карстовой воронке на правом склоне р. Мааниквара. Пещера вскрыта тоннелем на высоте 60 м. Протяженность пещеры составляет 1900 м, глубина - 183 м, площадь 38800 м<sup>2</sup>, объем 1700000 м<sup>3</sup>. Полость заложена в нижнемеловых толстослоистых известняках в ядре пологой антиклинальной структуры.

Пещера состоит из двух морфологически и генетически отличных частей. Входная вертикальная шахта глубиной 142 м имеет вид крутонаклонной спирали и состоит из вертикальных уступов высотой 15-40 м и наклонных трещинных ходов. Шахта открывается в купольной части горизонтальной системы узким каналом.

Пещерная система состоит из семи крупных залов. Наличие на дне южных залов (Анакопия, Махаджиров, Нартаа) воронкообразных углублений, выполненных глыбово-обвальными и глинистыми отложениями, обуславливает неровность дна пещеры (рис. 2.22). Северная часть пещеры ровнее. Перепад высоты между отметками высшей и низшей точек основных галерей полости достигает 61 м, а ширина галерей варьирует в пределах 20-70 м. Высота залов по оси хода колеблется от 9 до 90 м. В присводовых частях залов и галерей начинаются боковые галереи, ведущие в верхние слабоизученные части пещеры, наибольшая из которых система Арсена.

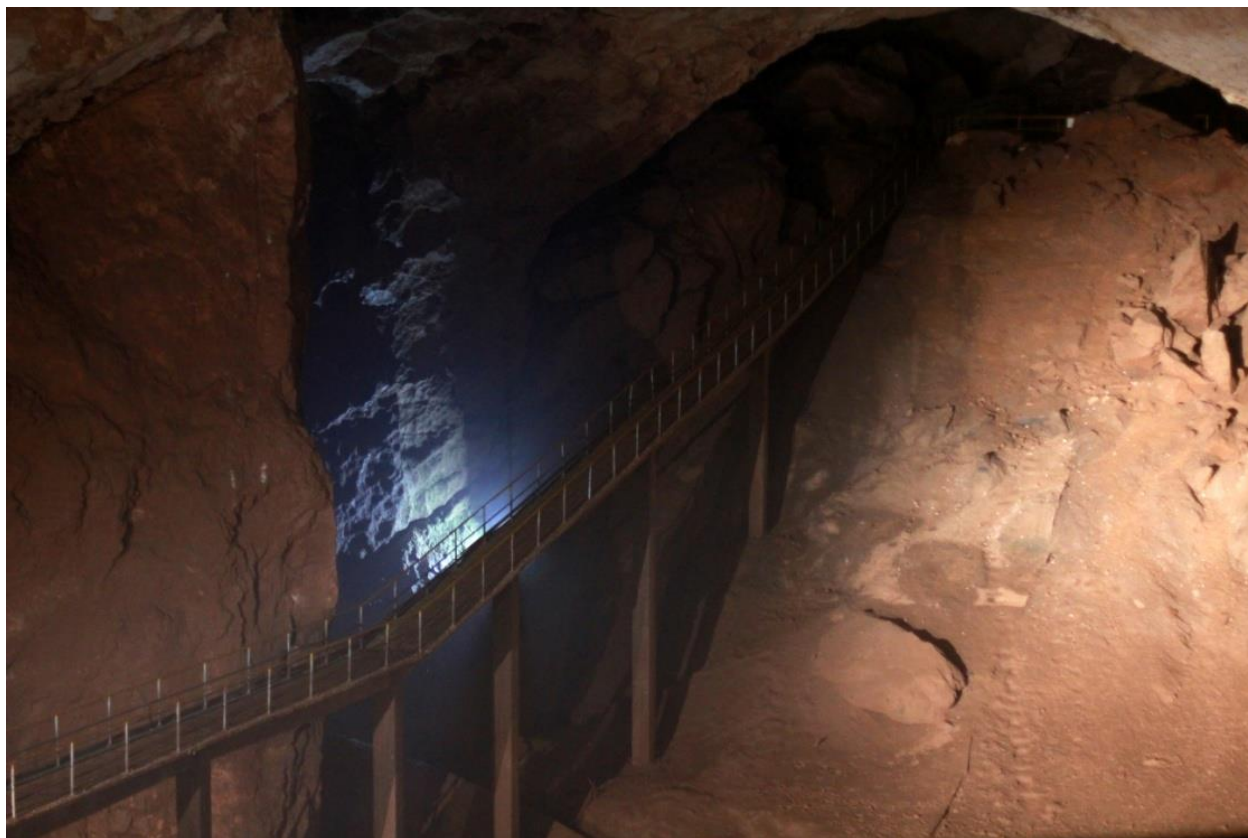


Рисунок 2.22 – Зал Махаджиров, Новоафонская пещера имени Г.Ш. Смыр

Южная часть пещеры во время снеготаяния в горах и ливневых дождей подтапливается на высоту до 40 м, есть предположение, что поступление воды происходит через сифонные каналы в донных частях залов, через которые впоследствии происходит разгрузка в источнике на р. Мааниквара. Центральные участки пещеры необводненные, отмечается инфильтрационный капеж в зале

Спелеологов, аналогичные периодические инфильтрационные потоки, значительно возрастающие в периоды дождей и снеготаяния, наблюдаются зале Апсны и галерее ведущей в зал.

В пещере в южных залах преобладают отложения обвального и водномеханического типа, а в северных залах - различные кальцитовые образования, такие как сталактиты, сталагмиты, сталагматы, геликтиты, гуры (рис. 2.23).



Рисунок 2.23 – Натечные образования в зале Апсны

В пещере был реализован крупнейший проект оборудования пещеры, проведена ее электрификация, был оборудован искусственный вход, в котором проложена линия метро, в 1975 г. закончена музеефикация пещеры и она открыта для посещений.

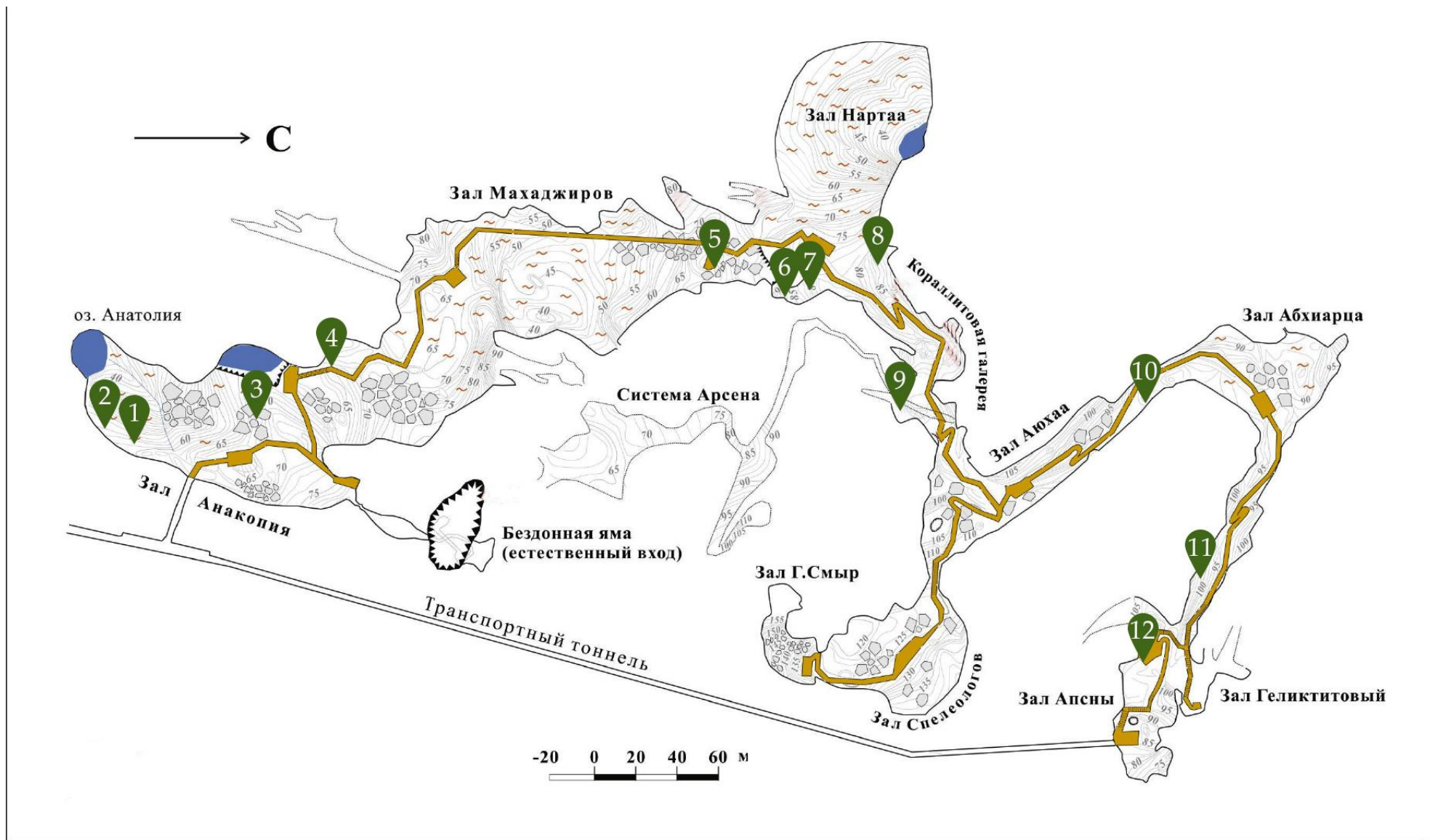


Рисунок 2.24 – Схема Новоафонской пещеры с указанием точек отбора проб



Температура воздуха в пещере варьирует от 11 до 16 °С при влажности воздуха 96-98%. рН субстратов 7,4-8,9. Данные о биотопах приводятся по работе Мазиной (2015), на сегодняшний момент проведены дополнения по биотопам Новоафонской пещеры имени Г.Ш. Смыр. Сообщества фотосинтезирующих организмов развивались на следующих субстратах:

*1. Глинистые отложения:*

- *сильно увлажненные обширные глинистые отложения по пути паводковых потоков;*

- *локальные глинистые отложения небольшого объема, расположенные на известняке (смесь глины и известняка) без доступа свободно текущей воды;*

- *локальные глинистые отложения на известняке, толщиной до 1 см;*

- *глинистые отложения на кальците.*

*2. Известняк:*

- *плотный известняк, увлажняемый конденсационной влагой без водных потоков;*

- *плотный известняк, увлажняемый паводковыми потоками или фильтрационными водами;*

- *плотный известняк с тонким (до 3мм) слоем глинистых отложений;*

- *плотный известняк с тонкими трещинами, заполненными глинистыми отложениями;*

- *рыхлый известняк, увлажняемый конденсационной влагой. Такой тип известняка характерен для участков пещеры, где отсутствовали водные потоки или ниш в верхних частях галерей и залов с замедленным током воздуха, стен и потолка полости.*

*4. Кальцит:*

- *кальцитовые отложения, периодически увлажняемые паводковыми водами, представлены натечными корами, сталактитами, сталагмитами, гуровыми ванночками. В периоды паводков в местах отложения кальцита проходили водные потоки, в том числе с большим количеством взвеси;*

- трещины на поверхности натечных кор, заполненные глинистыми отложениями;

- струйчатые потоки, протекающие по поверхности кальцитовых отложений;

- гуровые ванночки со слабым течением, постоянно заполненные водой.

5. *Лунное молоко.*

### 2.1.6 Пещера Мааникварская

Пещера Мааникварская расположена на правом крутом склоне отмершего ущелья р. Псырцха в г. Новый Афон Республики Абхазия в 135 м над уровнем моря. П. Мааникварская представляет собой трехярусный пещерный комплекс и, вероятно, является составной частью Новоафонской пещерной системы. Вход в пещеру представляет собой колодец глубиной 25 м, диаметром около 1,5 м (рис. 2.25).

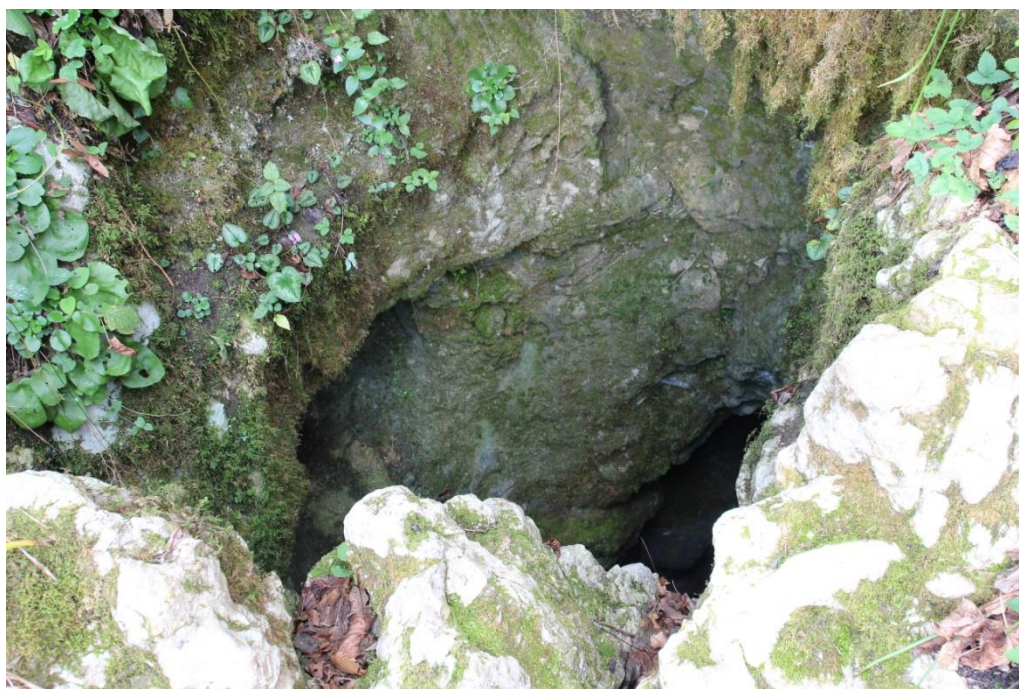


Рисунок 2.25 – Вход в п. Мааникварская

Пещера заложена в сильнотрещиноватых нижнемеловых известняках и заканчивается на глубине 88 м, где ее продолжением являются непроходимые

коридоры, выполненные мощными пластичными глинистыми отложениями (Тинтилозов, 1983).

В залах верхнего яруса отмечены мощные натечно-капельные образования (сталактиты, сталагмиты, занавеси и др.) (Тинтилозов, 1983).

Исследование проводили в марте 2017 года. Развитие фотосинтезирующих организмов было отмечено в зоне входа, освещенным прямым или отраженным естественным светом. Микроклиматические параметры изменяются в зависимости от времени года, так, например, в летний период температура воздуха достигает  $+30\text{ }^{\circ}\text{C}$ , в то время как в зимой  $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Влажность воздуха составляет 86-100%, pH субстратов 7,6-7,9.

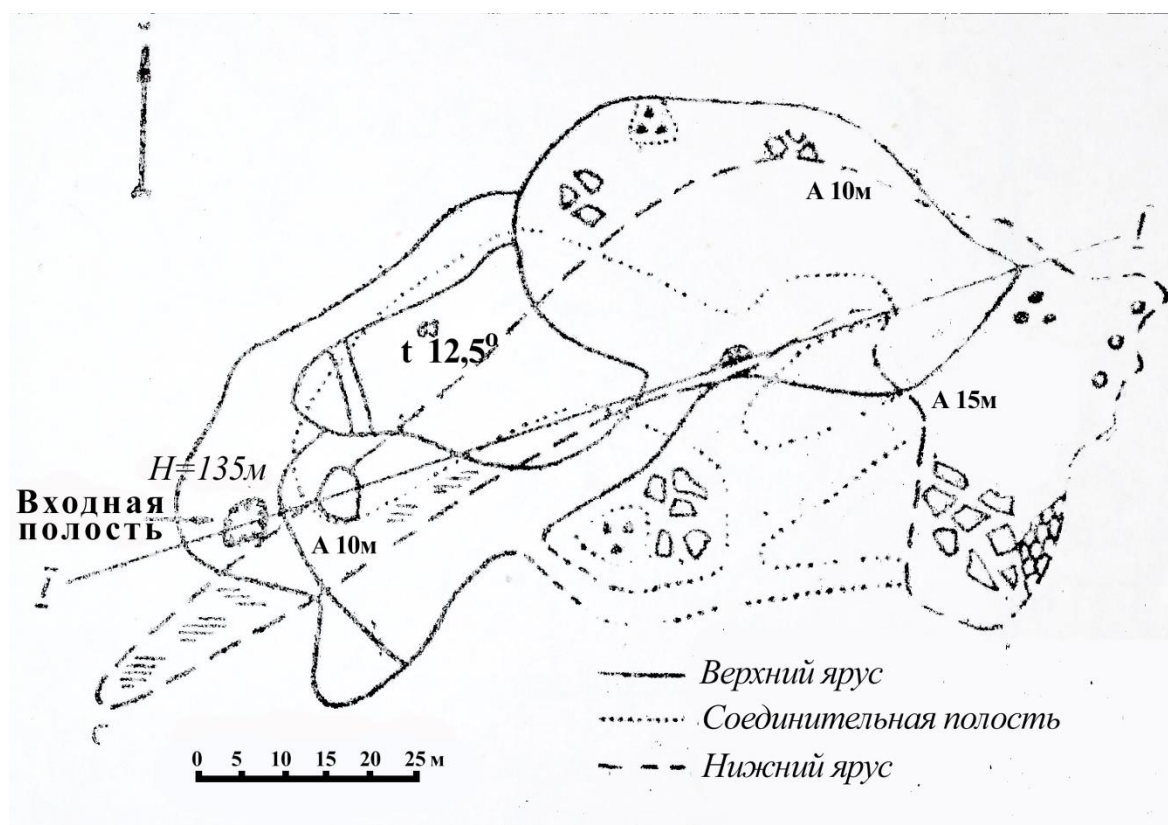


Рисунок 2.26 – План Мааникварской пещеры (Тинтилозов, 1983)

### 2.1.7 Грот Симона Кананита

Грот Симона Кананита расположен на правом берегу реки Псырцха в г. Новый Афон Республики Абхазия (рис. 2.27). Входная гротовая часть оканчивается небольшой обводненной пещерой (рис. 2.28). Грот заложен в барремских известняках (Мавлюдов и др., 2017).

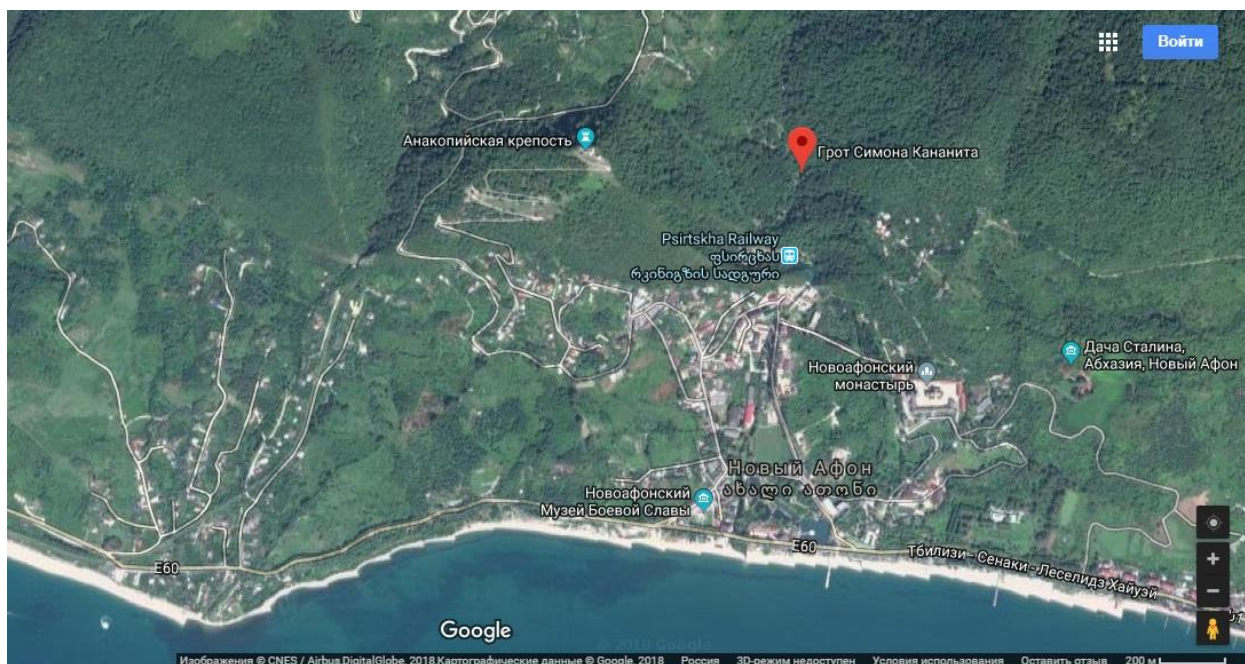


Рисунок 2.27 – Карта местности с указанием расположения пещеры

Исследование проводилось во входной освещенной зоне в мае 2017 года. Температура воздуха в полости зависит от температуры поверхности. В зимний период температура воздуха достигает  $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ , в летний период  $+30$ . Влажность воздуха варьирует от 20 до 100%. pH субстрата 7,8-8,3.

Сообщества обрастаний развиваются во входной зоне, освещенной дневным светом. Выделены следующие биотопы:

#### 1. Освещенные естественным светом своды грота:

- известняк;
- маломощные глинистые отложения на известняке;
- среднемощные отложения на известняке (ниши на своде).

## 2. Освещенный естественным светом пол пещеры:

- известняк;
- глинистые отложения.

## 3. Постоянный (исчезает только при длительной засухе) поток сочащейся воды по своду пещеры:

- сочащаяся вода, кальцит;
- сочащаяся вода, известняк.



Рисунок 2.28 – Вход в грот Симона Кананита

### 2.1.8 Пещера Аняшка

Пещера Аняшка расположена в селе Лыхны, Республика Абхазия. В отличие от других пещер этого региона п. Аняшка, практически не посещается и мало известна. На поверхности в районе расположения пещеры отсутствуют возделываемые угодья, поэтому можно говорить об отсутствии прямого или косвенного антропогенного влияния от сельскохозяйственной деятельности.

Пещера открывается на поверхность небольшим высотой 1,2 м (рис. 2.29). В период межени поток занимает не менее  $1/20$  части сечения.

Пещера представляет собой длинный туннель. В дальней части свод смыкается с полом, образуя небольшую щель, заполненную кальцитовыми отложениями, из которой поступает вода (рис. 2.30). Вся пещера в ее дальней части покрыта кальцитовыми отложениями на протяжении нескольких метров. Далее обнажается известняк на части сводов пещеры. Пол пещеры покрыт обломочным материалом разной степени окатанности. Большая часть обломков слабо окатаны или мало окатаны, что свидетельствует об их недавнем обрушении со сводов пещер. На некоторых участках потока отмечены гуровые ванны. Натечные образования представлены сталактитами, сталагмитами, занавесями, оторочками, флагами. План пещеры представлен на рисунке 2.31.



Рисунок 2.29 – Вход в пещеру Аняшка

Исследование проводили в мае 2017 г. Развитие фототрофов было приурочено к входной зоне пещеры. Выделены следующие биотопы:

- своды входного участка, освещенные естественным дневным светом (прямым или отраженным);
- каменистые субстраты в водных потоках, освещенные естественным дневным светом (прямым или отраженным);
- орошаемая зона между сводом пещеры и потоком воды;
- своды пещеры в темной, неосвещенной зоне, где развиваются хемолитоавтотрофные микроорганизмы.



Рисунок 2.30 – Пещерная галерея

Температура воздуха в привходовой и входной зоне составляла  $17^{\circ}\text{C}$ , влажность воздуха – 51%. Температура водного потока  $15,35^{\circ}\text{C}$ . Концентрация диоксида углерода в привходовой зоне составляла 630 ppm, в сумеречной зоне – 1,51%, а при продвижении вглубь пещеры – до 2,37%. Химический состав воды представлен на рисунке 2.32.

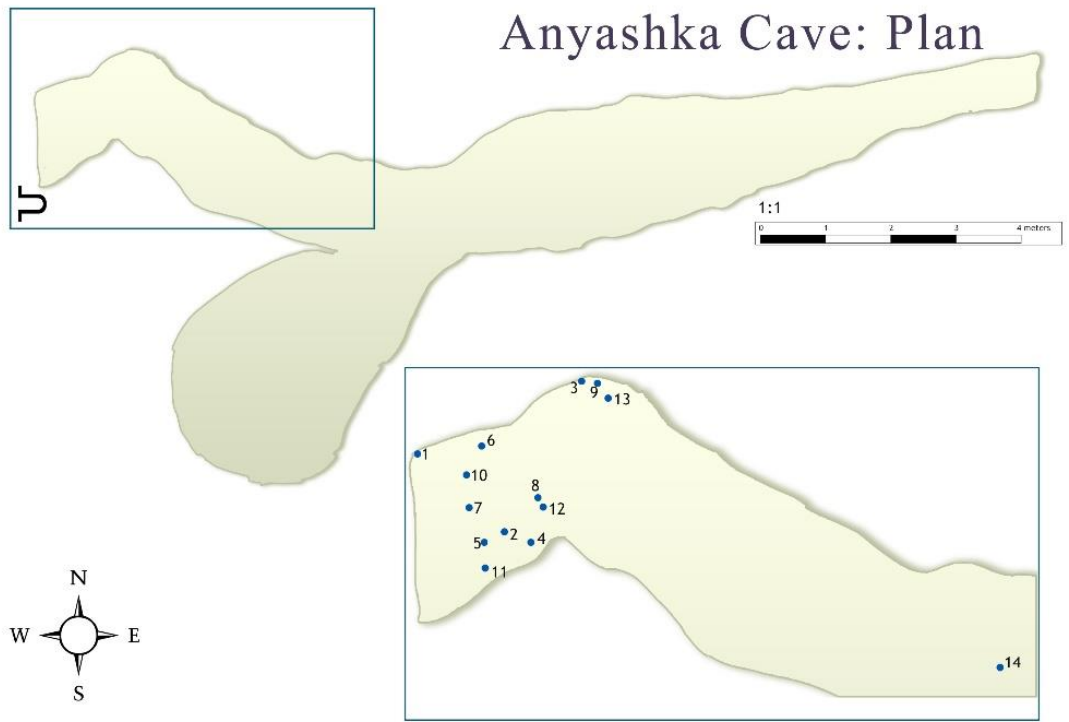


Рисунок 2.31 – План пещеры Аняшка с указанием точек отбора проб

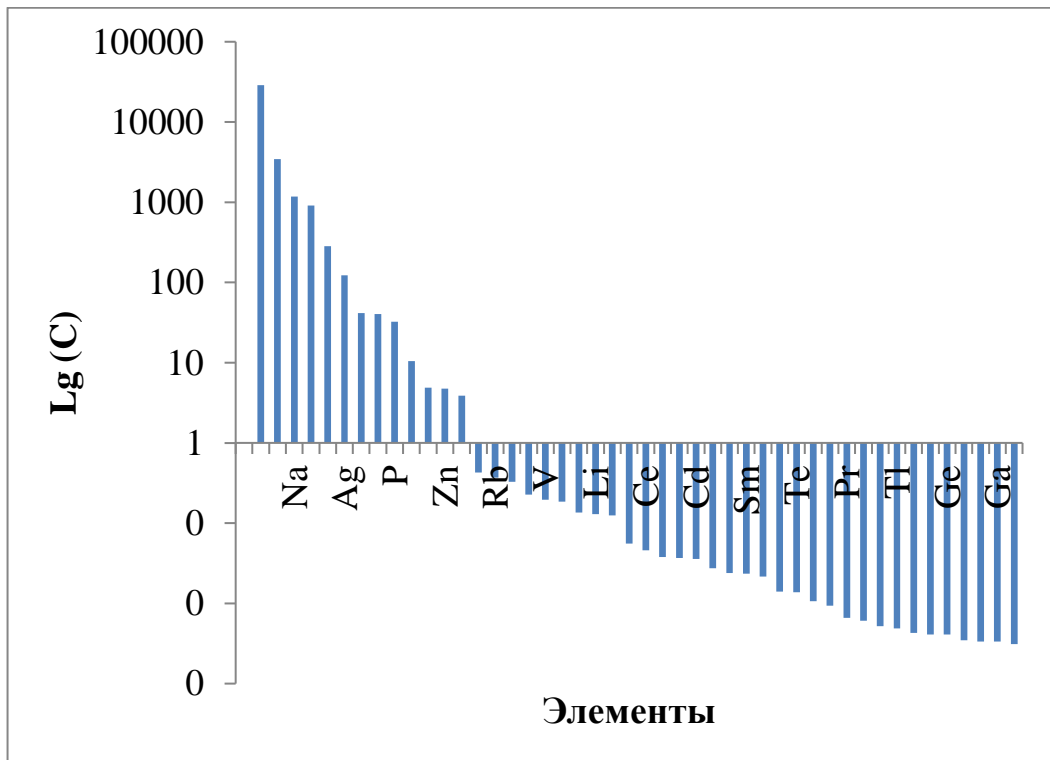


Рисунок 2.32 – Химический состав воды в водном потоке п. Аняшка

Микроклиматические параметры местообитаний изученных объектов представлены в Таблице 2.2.



Таблица 2.2.

## Микроклиматические параметры местообитаний изученных объектов

	ГО	НА (лф)	АХ (лф)	АХ (вход)	Ан	НА (вход)	СК	Кос	МД	БД	СО	Маа
<b>CO<sub>2</sub></b> (ppm)	500- 800	300- 800	300- 500	500	12100	200- 300	300	-	-	200	300	800- 1200
<b>T</b> (°C)	12-13	11-16	8-14	10-25	14-12	-2 +30	-2 +30	10-16	12-15	12-15	17-20	12-13
<b>H<sub>возд</sub></b> (%)	72-86	96-98	65-100	60-65	96-100	60-100	20-100	50-90	40-60	60-80	45-65	86-100
<b>pH</b> субстра та	7,8-8,7	7,4-8,9	7,8-8,2	7,8-8,3	7,8-8,5	7,8-8,2	7,8-8,3	7,8-8,9	7,9-8,7	8,2-8,6	7,8-8,5	7,6-7,9

\* Примечания. ГО – п. Голова Отапа, НА – Новоафонская пещера, АХ – Ахштырская пещера, Ан – п. Аняшка, СК – грот Симона Кананита, Кос – пещеры-кельи с. Костомарово, МД – Малые Дивы, БД – Большие Дивы, СО – кельи Старого Орхея, Маа – Мааникварская пещера, лф – ламповая флора.

## 2.2 МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.2.1 Методы анализа видового состава и структуры сообществ обрастаний подземных карстовых полостей

Отбор образцов проводили из каждого сообщества обрастаний, вырезая полоску шириной 0,5-1 см по диаметру обрастания вместе с субстратом, на котором располагались фототрофы, или делая соскоб, в зависимости от типа субстрата. Сообщества отбирали на каждом субстрате, на всех формах рельефа, на различных субстратах. Образцы отбирали в стерильные герметично закрывающиеся емкости. При наличии в сообществе мохообразных, дополнительно проводили сбор мхов из каждой куртины.

До момента анализа пробы сохраняли при температуре полости. Просмотр образцов под микроскопом осуществляли не позднее чем через 7 дней после отбора проб. Обрастания разделяли на фрагменты по 2-5 мм<sup>2</sup>, которые исследовали методами световой микроскопии (микроскоп Leica DMLS, Германия), отдельно просматривали папоротники и мохообразные с целью выявления обитающих на них водорослей и цианобактерий. Структуру сообществ, особенности морфологии клеток и определение диатомовых водорослей проводили с применением методов сканирующей электронной микроскопии (микроскоп JSM-25 S).

*Анализ видового состава сообществ обрастаний.* Водоросли и цианобактерии выделяли и культивировали с целью определения или уточнения их таксономической принадлежности на среде Бристоля и Громова №6 (Гайсина и др., 2008). Применяли метод стекол обрастаний, плотные агаровые среды и культивирование в жидкой среде в стандартных условиях (Нетрусов, 2005).

Водоросли и цианобактерии определяли с использованием определителей отечественных и зарубежных авторов (Забелина и др., 1951; Голлербах и др., 1953; Мошкова, Голлербах, 1986; Андреева, 1998; John et al., 2002; Whitton, 2011; Komárek, Anagnostidis, 2005). Мохообразные определяли по Игнатову, Игнатовой

(2003, 2004). Систематика цианобактерий и водорослей приведена по базе данных <http://www.algaebase.org> (дата обращения 25.11.2020).

Чистые культуры водорослей и цианобактерий выделяли на плотных агарозных средах методом истончающегося штриха (Гайсина и др., 2008), использовали выделение клеток с применением микрокапилляра.

Проводили выявление видового состава микромицетов из сообществ обрастаний, используя методы анализа, рекомендованные для почв (Нетрусов, 2005). Посев и культивирование микромицетов проводили на среде Чапека-Докса с концентрацией сахарозы 10 г/л, раскладывая небольшие комочки субстратов с сообществами обрастаний на среде. По мере образования колоний микромицетов, их выделяли в чистую культуру, просмотр образцов проводили в течение 2 недель. Определение видов проводили с использованием определителей (Domsch et al., 2007; Ramirez, 1982). Систематика дана по базе данных <http://www.mycobank.org>. Проводили культивирование при температуре пещеры и 24°C.

*Анализ структуры сообществ обрастаний.* Представленность видов оценивали по показателям относительного обилия, относительной встречаемости видов, обилия и встречаемости видов.

Определяли частоту появления вида в пробах как при микроскопическом анализе, так и при посеве на культуральные среды. Поскольку каждая проба соответствовала одному участку обрастаний, то встречаемость вида определяли как соотношение частоты появления вида к общему числу проб.

Оценку обилия видов в пробах проводили методом световой микроскопии с применением окуляр-микрометра и камеры Горяева. При высокой плотности организмов в образце, из фрагментов обрастания готовили суспензию, при оценке обилия учитывали разведение. Обилие видов оценивали по 5-бальной шкале (аналог шкалы Браун-Бланке) и усредняли для каждого участка обрастания в каждый момент времени проведения исследования. Эти данные легли в основу расчета относительного обилия видов. Поскольку установлено, что при культивировании искажаются реальные результаты обилия водорослей в сообществе (Мазина, Концеева, 2015), то обилие рассчитывали по данным прямой

микроскопии. Относительную встречаемость (обилие) определяли как соотношение суммарной встречаемости (обилия) вида к суммарной встречаемости (обилию) всех видов.

Для оценки альфа-разнообразия применяли методы построения графиков ранг/обилие и расчет индексов биоразнообразия. Использовали индексы Симпсона  $D$  (1) и Шеннона  $H$  (2):

$$D = \sum p_i^2 \quad (1)$$

$$H = -\sum p_i \ln p_i \quad (2)$$

где,  $p_i$  – доля особей  $i$ -го вида ( $p_i = n_i / N$ ).

Для выделения доминантных видов использован индекс доминирования Паляя-Ковнацкого  $D_i$  (Шитиков, Розенберг, 2003)

$$D_i = 100 \times p_i \times N_i / N_s$$

где  $p_i$  – встречаемость;  $p_i = m_i / M$ ,  $m_i$  – число проб, в которых был найден вид  $i$ ,  $M$  – общее число проб,  $N_i$  – число особей  $i$ -го вида,  $N_s$  – общее число особей в биоценозе.

Сравнение видового состава и видовой структуры сообществ обрастаний в подземных полостях с аналогичными сообществами на поверхности, сообществ обрастаний в разных зонах одной пещеры, а также сравнение сообществ исследованных полостей между собой проводили при помощи индексов сходства Жаккара (Шмидт, 1980).

$$I_j = \frac{a}{a+b+c}$$

где  $a$  - число общих видов для двух сообществ,  $b$  - число видов, имеющих только во втором сообществе,  $c$  - число видов, имеющих только в первом сообществе.

**Статистический анализ.** Кластерный анализ сходства сообществ, основанный на видовом составе, проводили с помощью STATISTICA10 и SPSS Statistics. Для построения кластеров применяли метрику Евклидова расстояния, на основе значений встречаемости видов. При этом для оценки сходства видового

состава использовали индекс Жаккара и фи-квадрата (Шмидт, 1980). Для дальнейшего анализа строили диаграммы рассеяния по данным двух индексов сходства для каждого кластера.

Для определения связи (корреляции) между переменными, относящихся к интервальным шкалам и подчиняющиеся закону нормального распределения, использовали t-тест для независимых выборок Стьюдента. Различия между группами признаны значимыми на уровне статистической достоверности  $p < 0,05$ . При обработке данных использовался статистический пакет SPSS Statistics.

Для оценки значимости линейной корреляции использовали шкалу Чеддока: слабая связь 0,1-0,3; умеренная 0,3-0,5; заметная 0,5-0,7; высокая 0,7-0,9; весьма высокая более 0,9.

### **2.2.2 Совместное культивирование водорослей или цианобактерий с микромицетами**

В качестве объектов исследования были выбраны штаммы цианобактерий, водорослей, выделенных из входных и темновых зон пещер различных регионов. Список штаммов представлен в таблицах 2.3 и 2.4.

Выделение цианобактерий и водорослей проводили на среде Громова №6 при температуре +20°C и освещенности 2500-3000 лк.

В качестве тест-объектов использовали штаммы микромицетов, выделенных из фототрофных сообществ входной зоны пещер. Данные виды доминировали в сообществах среди микромицетов и были термотолерантами (диапазон роста 5-24°C). Для экспериментов выбраны линии с оптимумом роста при +20°C, культивирование микромицетов проводили на среде Чапека-Докса (Нетрусов и др., 2005).

Эксперимент по совместному культивированию водорослей или цианобактерий с микромицетами проводили в двух вариантах (рис. 2.33).

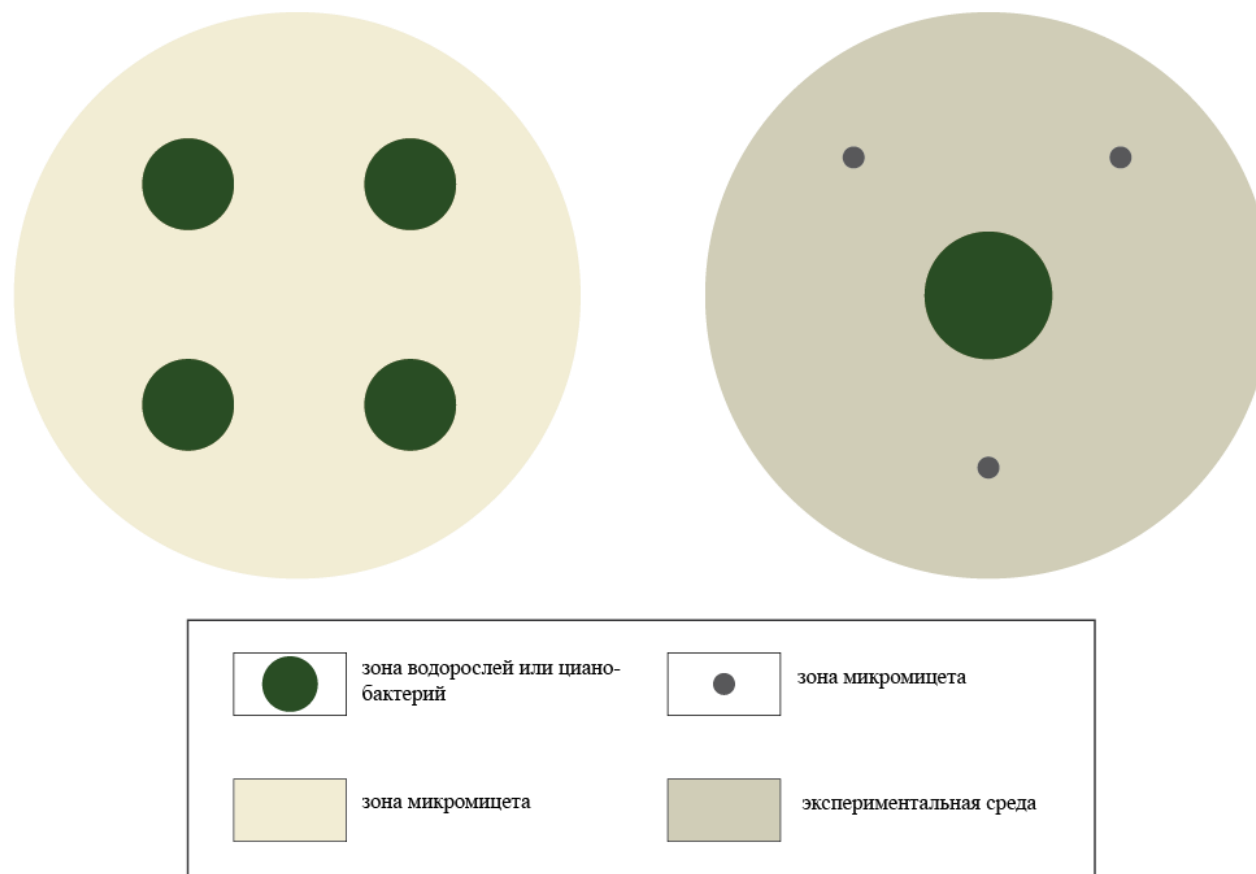


Рисунок 2.33 – Два варианта совместного культивирования водорослей или цианобактерий с микромицетами

*Вариант 1: совместное культивирование микромицетов и водорослей или цианобактерий, выделенных из сообществ одной пещеры.* Для исследования использовали шесть штаммов *Chlorella vulgaris* Beyerinck, пять штаммов *Leptolyngbya foveolaria* (Gomont) Anagnostidis & Komárek, три штамма *Nostoc punctiforme* Hariot. В качестве тест-объектов использовали штаммы микромицетов, выделенных из фототрофных сообществ входовой зоны: четыре штамма *Sporotrichum pruinosum* Gilman & Abbott, пять штаммов *Penicillium chrysogenum* Thom и три штамма *Penicillium purpurogenum* Stoll.

Совместное культивирование микромицетов и водорослей проводили на среде Чапекса-Докса с добавлением минеральных и ростовых добавок из среды Громова №6, концентрация сахарозы составляла 0,3%. Аксенизацию культур проводили без применения антибиотиков при помощи добавления олеата натрия с последующим центрифугированием и очисткой при помощи бидистиллята (Жубанова, 2013; Elango, 2008). Культуру водорослей наносили в центр чашки Петри в объеме 0,3 мкл, отступив 1 см от края площади, занятой водорослями, наносили микромицеты методом укола по три точки вокруг водорослей. Культивирование проводили в темноте в течение 7 дней. Оценивали характер роста колоний микромицетов.

*Вариант 2: совместное культивирование микромицетов и водорослей или цианобактерий, выделенных из пещер различных регионов (для данного эксперимента штаммы водорослей и цианобактерий предоставлены Ш.Р. Абдуллиным и В.Б. Багмет).*

В исследовании использовали два штамма цианобактерий *Nostoc punctiforme* Hariot, один штамм *Calothrix elenkinii* Kossinsk, два штамма *Leptolyngbya boryana* (Gom.) Anagn. & Kom., пять штаммов зеленых водорослей вида *Mychonastes homosphaera* (Skuja) Kalina & Punc, а также три клона вида *Nitzschia palea* (Kutz.) W. Sm., один клон *Nitzschia sp.*

В качестве тест-объектов использовали штаммы микромицетов, выделенных из фототрофных сообществ входной зоны пещер: два штамма *Sporotrichum pruinosum* Gilman & Abbott, *Penicillium purpurogenum* Stoll, штамм из сообщества

ламповой флоры *Penicillium chrysogenum* Thom и штаммы *Penicillium* sp7, *Penicillium* sp8.

Эксперимент по совместному культивированию штаммов цианобактерий и микромицетов проводили на опытной смешанной 2%-й агарозной картофельно-сахарозной среде (Сеги, 1983) и Громова №6 в соотношении 1:1. Среды смешивали при комнатной температуре, после стерилизации, непосредственно перед проведением эксперимента. За сутки до эксперимента проводили аксенизацию культур с применением растворов флуконазола (концентрация 100 мкг/мл) и ципролета (концентрация 30 мкг/мл). В культуру цианобактерий, находящуюся в среде Громова №6 объемом 2 мл добавляли последовательно растворы флуконазола и ципролета, инкубировали в течение суток при +20°C и освещенности 2500-3000 лк, после чего растворы сливали и трехкратно промывали культуру средой Громова №6 (Рябова и др., 2015). По поверхности среды распределяли суспензию микромицетов объемом 0,1 мл, предварительно подсчитав концентрацию спор в суспензии в световом микроскопе с применением камеры Горяева. Численность спор составляла от  $0,11 \times 10^6$  до  $0,5 \times 10^6$ . Затем методом капли (Нетрусов и др., 2005) вносили в четыре равноудаленных точки опытных чашек Петри суспензию цианобактерий в среде Громова.

Образцы экспонировали в течение 7 суток без освещения при +20°C. Контролем служили штаммы микромицетов и цианобактерий, культивированные по отдельности на опытной среде в условиях, одинаковых с опытом. Оценивали характер развития колоний цианобактерий и микромицетов, морфологию клеток цианобактерий и гиф грибов, количество спор на единицу поверхности среды, а также особенности пограничной зоны между цианобактериями и микромицетами. Подсчет спор и контроль морфологии клеток проводили с использованием светового микроскопа Микмед-1 (ЛОМО, Россия).

Для осуществления количественного анализа все варианты взаимодействий между водорослями (цианобактериями) и микромицетами, которые по морфологическим признакам были идентифицированы как факультативный



симбиоз, суммировали; аналогично суммировали варианты антибиоза, вычисляли вероятность наступления события.

Таблица 2.3.

## Штаммы зеленых водорослей и цианобактерий

Название штамма	Название полости	Местоположение полости
<b>Вариант 1</b>		
<i>Chlorella vulgaris</i> Гот.2017	пещера Голова Отапа	Республика Абхазия, с. Отап
<i>Chlorella vulgaris</i> НА.2017	Новоафонская им. Г.Ш. Смыр	Республика Абхазия, г. Новый Афон
<i>Chlorella vulgaris</i> Ан.2017	пещера Аняшка	Республика Абхазия, с. Лыхны
<i>Chlorella vulgaris</i> СО.2016	Подземные кельи скального монастыря «Успение Божьей Матери» (Старый Орхей)	Республика Молдова, с. Требушены
<i>Chlorella vulgaris</i> ВО.2016	Пещера №3 с. Костомарово	РФ, Воронежская область
<i>Chlorella vulgaris</i> Ах.2017	пещера Ахштырская	РФ, Краснодарский край
<i>Leptolyngbya foveolara</i> Гот.2017	пещера Голова Отапа	Республика Абхазия, с. Отап
<i>Leptolyngbya foveolara</i> НА.2017	Новоафонская им. Г.Ш. Смыр	Республика Абхазия, г. Новый Афон
<i>Leptolyngbya foveolara</i> Ан.2017	пещера Аняшка	Республика Абхазия, с. Лыхны
<i>Leptolyngbya foveolara</i> ВО.2016	Пещера №3 с. Костомарово	РФ, Воронежская область
<i>Leptolyngbya foveolara</i> Ах.2017	РФ, Краснодарский край	РФ, Краснодарский край
<i>Nostoc punctiforme</i> ГОТ	пещера Голова Отапа	Республика Абхазия, с. Отап
<i>Nostoc punctiforme</i> НА.2017	Новоафонская им. Г.Ш. Смыр	Республика Абхазия, г. Новый Афон
<i>Nostoc punctiforme</i> ВО	Пещера №3 с. Костомарово	РФ, Воронежская область
<b>Вариант 2</b>		
<i>Nostoc punctiforme</i> Крб	пещера Гондурас	РФ, Красноярский край
<i>Nostoc punctiforme</i> Св31ж	пещера Северная	РФ, Свердловская область
<i>Calothrix elenkinii</i> Пр23	пещера Шумящий попор	РФ, Челябинская область
<i>Leptolyngbya boryana</i> Бс15ч/б	пещера Баскунчакская	РФ, Астраханская область
<i>Leptolyngbya boryana</i> Пк19ж	пещера Российская	РФ, Пермский край
<i>Mychonastes homosphaera</i> Вл12	пещера Белый Дворец	РФ, Приморский край
<i>Mychonastes homosphaera</i> Че35р	пещера Эссюмская	РФ, Челябинская область
<i>Mychonastes homosphaera</i> Шт101-2	пещера Дудкинская штольня	РФ, Республика Башкортостан

<i>Mychonastes homosphaera</i> Бс30	пещера Баскунчакская	РФ, Крым
-------------------------------------	----------------------	----------

Таблица 2.3 (продолжение)

<i>Mychonastes homosphaera</i> Пк27ж	пещера Геологов-2	РФ, Пермский край
<i>Nitzschia palea</i> Пк9ж	пещера Геологов-2	РФ, Пермский край
<i>Nitzschia palea</i> Ию11	пещера Новая Мурадыновская	РФ, Республика Башкортостан
<i>Nitzschia palea</i> Че70р	пещера Аленушка	РФ, Челябинская область
<i>Nitzschia palea</i> Св26ж	пещера Северная	РФ, Свердловская область

Таблица 2.4

## Штаммы микромицелиальных грибов

Название штамма	Название полости	Местоположение полости
<b>Вариант 1</b>		
<i>Sporotrichum pruinosum</i> Гот.2017	Голова Отапа	Республика Абхазия, с. Отап
<i>Penicillium chrysogenum</i> Гот.2017	Голова Отапа	Республика Абхазия, с. Отап
<i>Penicillium purpurogenum</i> Гот.2017	Голова Отапа	Республика Абхазия, с. Отап
<i>Sporotrichum pruinosum</i> НА.2017	Новофонская им. Г.Ш. Смыр	Республика Абхазия, г. Новый Афон
<i>Penicillium chrysogenum</i> НА.2017	Новофонская им. Г.Ш. Смыр	Республика Абхазия, г. Новый Афон
<i>Penicillium purpurogenum</i> НА.2017	Новофонская им. Г.Ш. Смыр	Республика Абхазия, г. Новый Афон
<i>Sporotrichum pruinosum</i> СО.2016	Подземные кельи скального монастыря «Успение Божьей Матери» (Старый Орхей)	Республика Молдова, с. Требушены
<i>Penicillium chrysogenum</i> СО.2016	Подземные кельи скального монастыря «Успение Божьей Матери», (Старый Орхей)	Республика Молдова, с. Требушены
<i>Sporotrichum pruinosum</i> МД.2016	Малые Дивы	РФ, Воронежская область
<i>Penicillium chrysogenum</i> МД.2016	Малые Дивы	РФ, Воронежская область
<i>Penicillium purpurogenum</i> МД.2016	Малые Дивы	РФ, Воронежская область
<i>Penicillium chrysogenum</i> ВО2016	Пещера №3, с. Костомарово	РФ, Воронежская область
<b>Вариант 2</b>		
<i>Sporotrichum pruinosum</i> Акш.2016	пещера Акшаша	Республика Абхазия
<i>Sporotrichum pruinosum</i> Кут-С.2016	пещера Кутук-Сумган	Республика Башкортостан
<i>Penicillium purpurogenum</i> Акш.2016	пещера Акшаша	Республика Абхазия
<i>Penicillium purpurogenum</i> НА.2016	Новофонская им. Г.Ш. Смыр	Республика Абхазия, г. Новый Афон
<i>Penicillium chrysogenum</i> Ох.2016	Пещера Охотничья	РФ, Иркутская обл.

<i>Penicillium chrysogenum</i> Кр.2016	пещера Красная	Республика Крым
<i>Penicillium</i> sp7	Пещера Кунгурская	РФ, Пермский край
<i>Penicillium</i> sp8	пещера Охотничья	РФ, Иркутская обл.

### 2.2.3 Определение миксотрофии фотосинтезирующих видов доминантов

В качестве объектов исследования были выбраны штаммы видов фототрофов-доминантов, выделенных из сообществ обрастаний пещер: *Chlorella vulgaris* НА.05.2018 (ламповая флора, Новоафонская пещера), *Stichococcus bacillaris* Ах.05.2019 (ламповая флора, пещера Ахштырская), *Leptolyngbya foveolaria* НА.05.2018 (ламповая флора, Новоафонская пещера), *Scytonema drilosiphon* НА.05.2018 (ламповая флора, Новоафонская пещера) – культивируемая форма без карбонатных чехлов.

Аксенизацию культур проводили без применения антибиотиков при помощи добавления олеата натрия с последующим центрифугированием и очисткой при помощи бидистиллята (Жубанова, 2013; Elango, 2008).

Исследовали возможность использования водорослями и цианобактериями в качестве источника углерода следующих органических веществ: глюкоза, мальтоза, глицерин, малат, ацетат. Водоросли предварительно культивировали на среде Бристоля. В начале эксперимента отбирали пробы для определения исходной клеточной плотности, содержания белка и пигментов (исходная точка). Одновременно отбирали аликвоты культур для вариантов эксперимента:

- а) без добавления органических веществ, на свету и в темноте (контроль);
- б) с добавлением органических веществ, на свету и в темноте (опыт).

Все органические вещества использовали в концентрации 0,5% (масса/объем). Через десять суток инкубацию завершали и проводили измерения: клеточной плотности при помощи спектрофотометрии (Shimadzu UV-1280). Используя полученные измерения, рассчитывали удельную скорость роста  $\mu$ :

$$\mu = (N_t - N_0) / t$$

где  $N_t$  и  $N_0$  – оптическая плотность клеток в начале и в конце эксперимента,  $t$  - продолжительность эксперимента.

#### 2.2.4 Определение температурных оптимумов фототрофных видов, выделенных из пещер

Для исследования выделены штаммы *Chlorella vulgaris* из входных зон пещер с различными диапазонами изменения температур и штаммы водорослей из рек (табл. 2.3). Отбирали пробы водорослей в пещерах и в реках. Культуры выделяли на среде Бристолья, культивирование отобранных образцов проводили при температуре 4 °С для штаммов из п. Иллюзия (Абхазия), п. имени Меженного (Абхазия), п. имени Крубера (Крым), п. Куйбышевская (Абхазия), п. Кастере (Крым), при температуре 12 °С для речных образцов и при температуре 9 °С для штаммов из п. Воронцовская (Сочи, РФ), п. Ахштырская (Сочи, РФ), Новоафонская (Новый Афон, Абхазия), грота Симон Канонит (Новый Афон, Абхазия), п. Голова Отапа (с. Отап, Абхазия). После из смешанных культур выделали чистые культуры, которые поддерживали при температуре выделения.

Таблица 2.3.

Список штаммов, использованных в эксперименте по выявлению температурных оптимумов

Название штамма	Пещера (место отбора проб, регион)	T (°C) в месте отбора пробы	Дата отбора пробы
<i>Chlorella vulgaris</i> Вор.Р.08.19	п. Воронцовская (Сочи, РФ)	12	08.2019
<i>Chlorella vulgaris</i> Мз.Р.08.19	Мзымта (Сочи, РФ)	8	08.2019
<i>Chlorella vulgaris</i> Пс.Р.08.19	Псырцха (Афон, Абхазия)	8	08.2019
<i>Chlorella vulgaris</i> Хаб.Р.08.19	Хабю (в устье, Абхазия)	12	08.2019
<i>Chlorella vulgaris</i> Мч.Р.08.19	Мчишта (в устье, Абхазия)	9	08.2019

<i>Chlorella vulgaris</i> Вор.08.19	Воронцовская (Сочи, РФ)	8	08.2019
<i>Chlorella vulgaris</i> Ах.04.19	Ахштырская (Сочи, РФ)	9	4.2019
<i>Chlorella vulgaris</i> НА.08.19	Новоафонская (Новый Афон, Абхазия)	12	4.2019
<i>Chlorella vulgaris</i> СК.04.19	грот Симон Канонит (Новый Афон, Абхазия)	10	4.2019

Таблица 2.3 (продолжение).

<i>Chlorella vulgaris</i> Гот.04.19	п. Голова Отапа (с. Отап, Абхазия)	11	4.2019
<i>Chlorella vulgaris</i> Ил.07.19	Иллюзия (Абхазия)	4	7.2019
<i>Chlorella vulgaris</i> Меж.07.19	п. имени Меженного (Абхазия)	4	7.2019
<i>Chlorella vulgaris</i> Кру.05.19	п. имени Крубера (Крым)	5	5.2019
<i>Chlorella vulgaris</i> Куй.09.19	п. Куйбышевская (Абхазия)	5	9.2019
<i>Chlorella vulgaris</i> Кас.05.19	п. Кастере (Крым)	5	5.2019

Для эксперимента проводили культивирование выделенных штаммов в линейке температур от 2 до 46 °С с шагом 2 °С. Для чего аликвоту 1 мл высевали на среду, помещали в термостатируемую ячейку с заданной температурой (точность 0,1 °С). Оценивали среднюю скорость роста, сравнивая численность в 1 и 15 день культивирования. Для исследования брали культуры, находящиеся в стадии экспоненциального роста. Численность клеток оценивали спектрофотометрическим методом с использованием Shimadzu UV-1280. Используя полученные измерения, рассчитывали удельную скорость роста  $\mu$ :

$$\mu = (N_t - N_0) / t$$

где  $N_t$  и  $N_0$  – оптическая плотность клеток в начале и в конце эксперимента,  $t$  - продолжительность эксперимента.

Схема эксперимента представлена на рисунке 2.34.

### 2.2.5 Методика определения пределов освещенности для распространения фототрофов

В пещере находили конечную точку распространения исследуемого вида (сообщества, группы видов). Для мохообразных визуально определяли распространение видов. Для водорослей и цианобактерий распространение видов определяли, анализируя образцы субстратов.

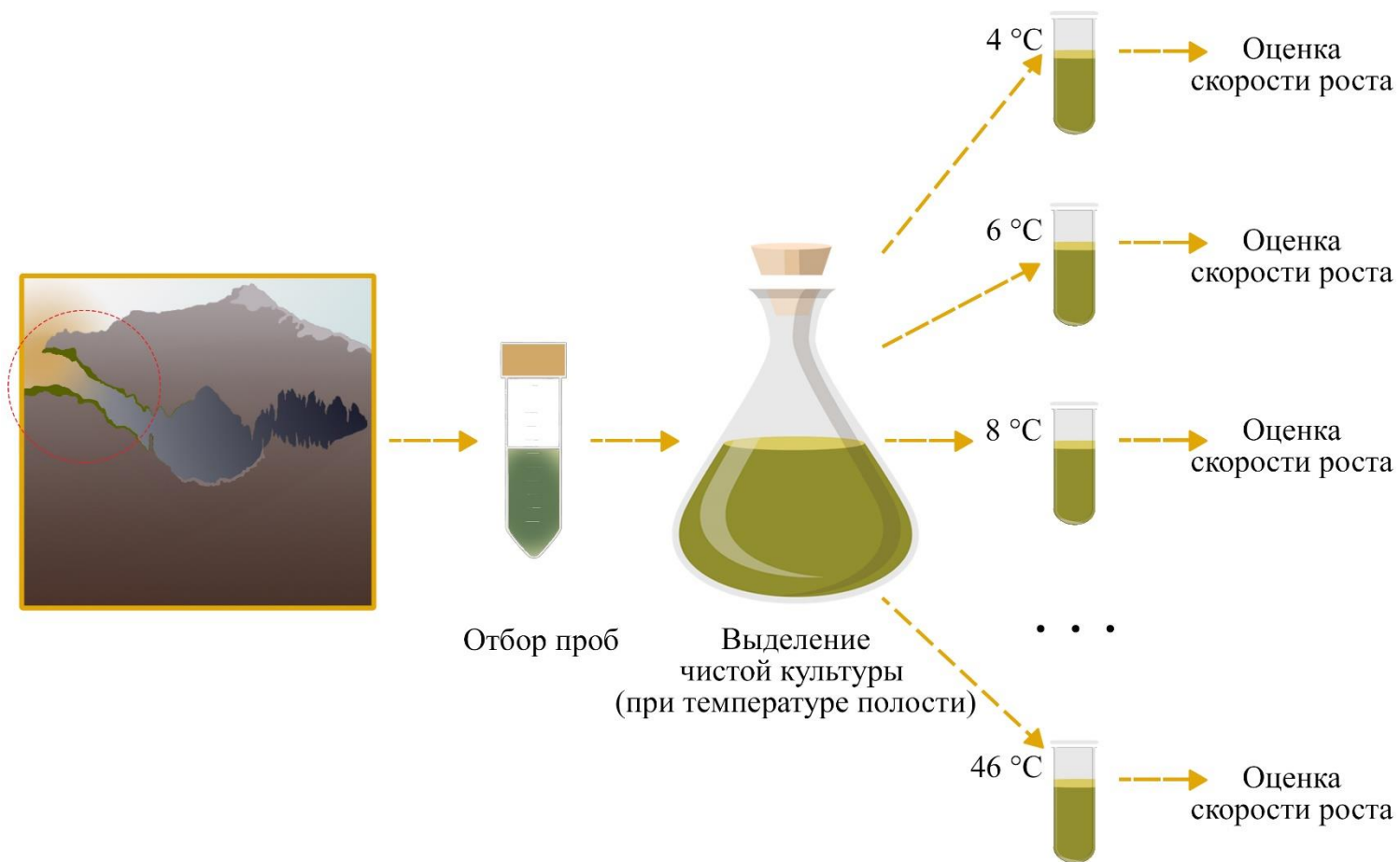


Рисунок 2.34 – Схема эксперимента по определению температурных оптимумов фототрофных видов, выделенных из пещер

На конечной точке распространения проводили измерение освещенности (Testo 540). Измерения проводили в различные годы и сезоны в пасмурные и ясные дни в разное время суток. В итоге было получено большое количество наблюдений, которые были ранжированы и выбрано для каждой точки и для каждой группы видов наиболее часто встречающееся значение, которое определили как нижний предел освещенности.

Зона оптимума определяли как наивысшее обилие или доминирование для многих видов мохообразных, цианобактерий, зеленых водорослей. На этих участках проводили измерение освещенности (Testo 540).



### 2.3 Алгоритм исследования



Рисунок 2.33 – Логическая схема исследования экологических особенностей сообществ обрастаний фототрофов подземных полостей

### ГЛАВА 3. БИОРАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ ОБРАСТАНИЙ ФОТОТРОФОВ ПОДЗЕМНЫХ ПОЛОСТЕЙ

#### 3.1 Таксономический анализ сообществ обрастаний фототрофов пещер

##### 3.1.1 Меловые пещеры Воронежской области

*Малые Дивы.* Выявлено 25 видов фотосинтезирующих организмов (рис. 3.1), из которых Bryophyta - 4 вида (16 % от видового состава), Cyanobacteria - 9 видов (36 %), Bacillariophyta - 3 вида (12 %), Chlorophyta - 9 видов (36 %). Представителей Magnoliophyta и Polypodiophyta в составе фототрофов пещер не обнаружено. Список видов приведен в Приложении 1.

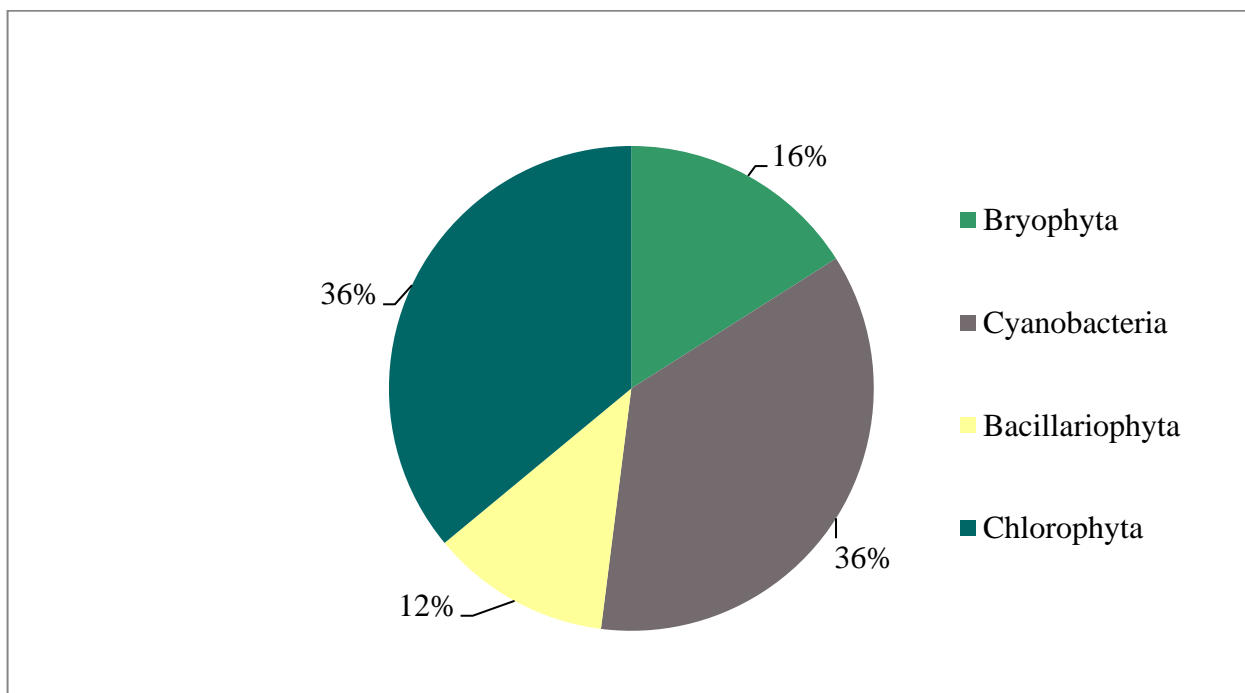


Рисунок 3.1 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам

Доминирующими группами организмов были Cyanobacteria и Chlorophyta. Соотношение отделов, классов, семейств, родов и числа видов представлены в Таблице 3.1. Анализ таксономической структуры показал преобладание представителей порядка Synechococcales (семейства Pseudanabaenaceae,

Leptolyngbyaceae) среди цианобактерий, представителей порядков Chlamydomonadales (семейства Chlamydomonadaceae, Chlorococcaceae) и Sphaeropleales (семейства Mychonastaceae, Bracteacoccaceae, Radiococcaceae) среди зеленых водорослей.

Таблица 3.1.

## Таксономическая структура сообществ фототрофов

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов
<i>Bryophyta</i>	Bryopsida	Grimmiales	Seligeriaceae	Seligeria	2
		Bryales	Bartramiaceae	Plagiopus	1
		Hypnales	Brachytheciaceae	Sciurohypnum	1
<i>Cyanobacteria</i>	Cyanophyceae	Chroococcales	Chroococcaceae	Chroococcus	1
			Microcystaceae	Microcystis	1
				Gloeocapsa	1
		Synechococcales	Pseudanabaenaceae	Jaaginema	1
			Leptolyngbyaceae	Leptolyngbya	3
		Nostocales	Nostocaceae	Anabaena	1
Nostoc	1				
<i>Bacillariophyta</i>	Bacillariophyceae	Bacillariales	Bacillariaceae	Hantzschia	1
		Naviculales	Diadesmidaceae	Humidophila	1
		Tabellariales	Tabellariaceae	Tabellaria	1
<i>Chlorophyta</i>	Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Chlamydomonadaceae	Chlamydomonas	1
			Chlorococcaceae	Chlorococcum	2
		Sphaeropleales	Mychonastaceae	Mychonastes	1
			Bracteacoccaceae	Bracteacoccus	1
			Radiococcaceae	Sporotetras	1
	Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	Chlorella	1
				Muriella	1
		Prasiolales	Prasiolaceae	Stichococcus	1

В сообществах фотосинтезирующих организмов в Малых Дивах доминантами были *Chlorella vulgaris* Beyerinck [Beijerinck] (индекс Паляя-Ковнацки – 9,93) и протонема мхов (П.-К. – 9,27). Субдоминировали цианобактерии *Leptolyngbya boryana* (Gomont) Anagnostidis & Komárek (П.-К. – 6,36), *Anabaena minutissima* Lemmermann (П.-К. – 4,24) и *Nostoc punctiforme* f.

*populorum* (Geitler) Hollerbach (П.-К. – 4,24) и зеленая водоросль *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Meneghini (П.-К. – 4,77). Кривая рангового распределения обилий видов представлена на рис. 3.2.

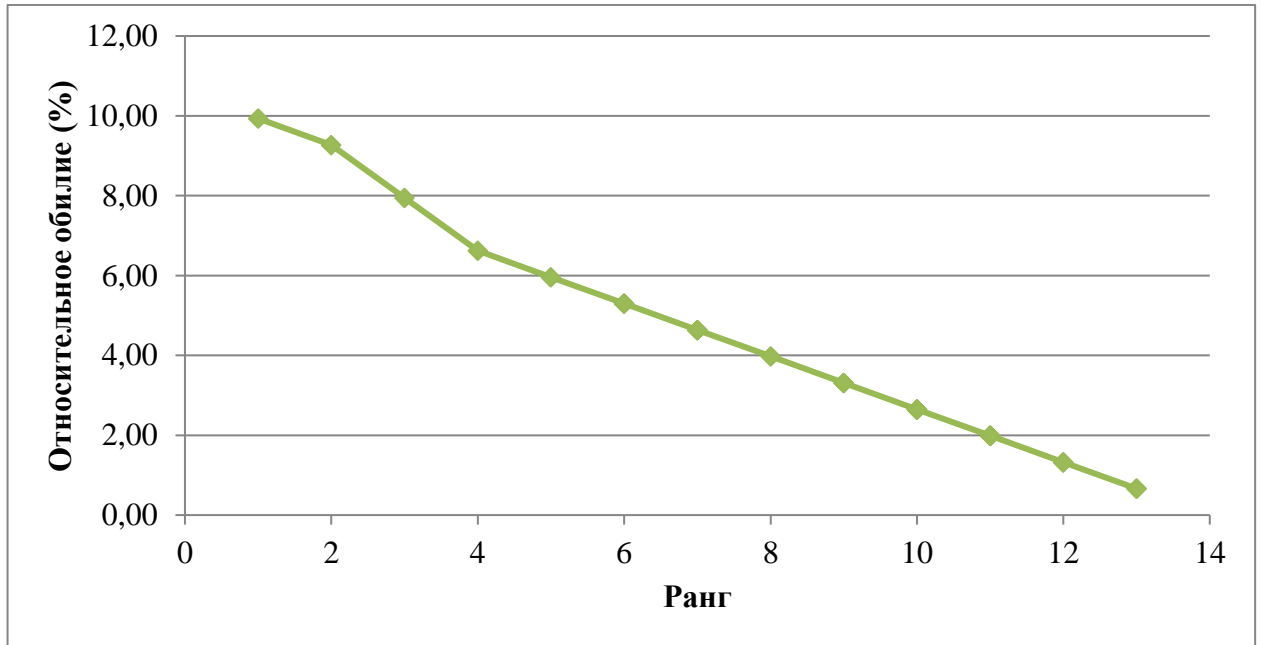


Рисунок 3.2 – Кривая рангового распределения обилий видов

**Большие Дивы.** Выявлено 18 видов фотосинтезирующих организмов (рис. 3.3), из которых Bryophyta – 3 вида (16,67 % от видового состава), Cyanobacteria – 7 видов (38,89 %), Chlorophyta – 8 видов (44,44 %). Список видов представлен в Приложении 2.

В таксономической структуре преобладали представители отдела Cyanobacteria. Наибольшую встречаемость имели виды, принадлежащие порядку Chroococcales (семейства Chroococcaceae, Microcystaceae). Среди зеленых водорослей доминировали представители порядка Chlamydomonadales (семейства Chlorococcaceae, Sospitoxaceae, Chlorosarcinaceae). Соотношение порядков, классов, семейств, родов и числа видов представлены в Таблице 3.2.

В сообществах фотосинтезирующих организмов в Больших Дивах доминантами были мох *Seligeria calcarea* (Hedw.) (П.-К. – 14,61), протонема мхов (П.-К. – 10,11), цианобактерии *Leptolyngbya boryana* (П.-К. – 10,11), зеленые водоросли *Chlorococcum minutum* R.C.Starr (П.-К. – 10,11) и *Stichococcus minor*

Nägeli (П.-К. – 10,11). Кривая рангового распределения обилий видов представлена на рис. 3.4.

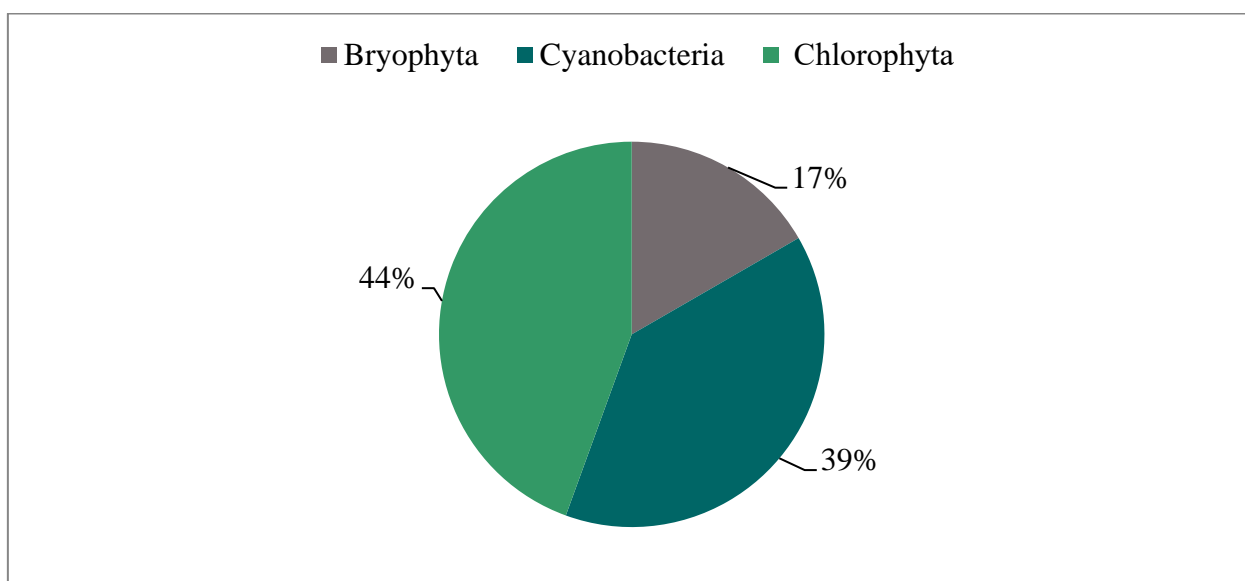


Рисунок 3.3 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам

Таблица 3.2.

Таксономическая структура сообществ фототрофов

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов
<i>Bryophyta</i>	Bryopsida	Grimmiales	Seligeriaceae	Seligeria	2
		Bryales	Bartramiaceae	Plagiopus	1
<i>Cyanobacteria</i>	Cyanophyceae	Chroococcales	Chroococcaceae	Chroococcus	1
			Microcystaceae	Microcystis	1
				Gloeocapsa	1
		Synechococcales	Leptolyngbyaceae	Leptolyngbya	2
		Nostocales	Nostocaceae	Anabaena	1
Nostoc	1				
<i>Chlorophyta</i>	Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Chlorococcaceae	Chlorococcum	1
			Coccomyxaceae	Choricystis	1
			Chlorosarcinaceae	Chlorosarcina	1
		Sphaeropleales	Mychonastaceae	Mychonastes	1
			Radiococcaceae	Sporotetras	1
		Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	Muriella
	Chlorella				1
	Prasiolales	Prasiolaceae	Stichococcus	1	

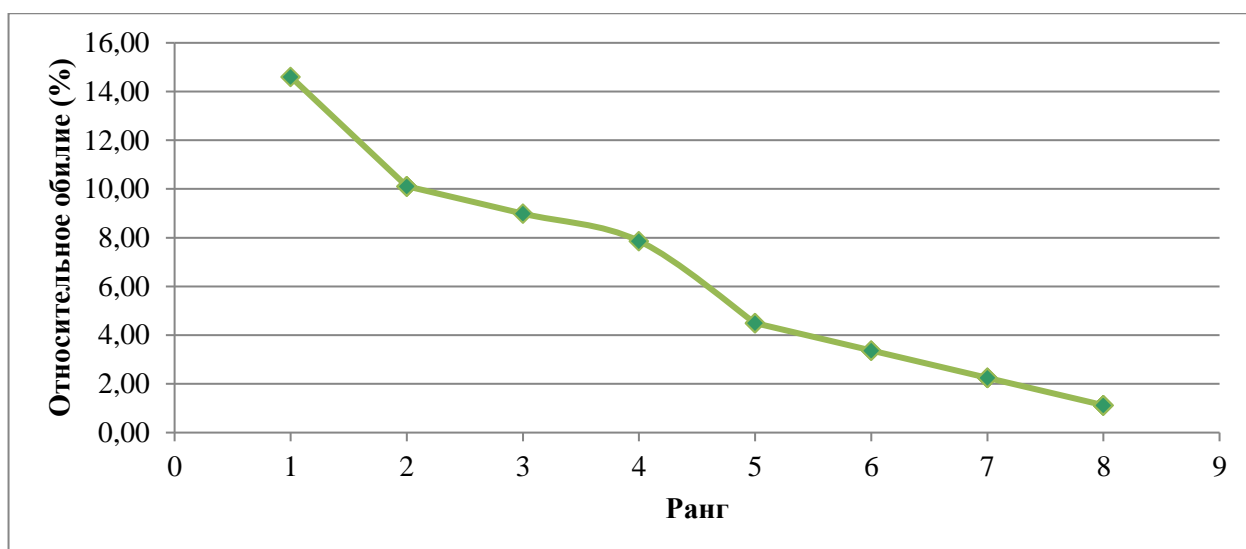


Рисунок 3.4 – Кривая рангового распределения обилий видов

**Пещера №3.** Выявлено 24 вида фотосинтезирующих организмов (рис. 3.5), из которых Bryophyta - 2 вида (8,33 % от видового состава), Cyanobacteria - 8 видов (33,33 %), Bacillariophyta - 2 вида (8,33 %), Chlorophyta - 12 видов (50 %). Список видов представлен в Приложении 3, а таксономическая структура – в Таблице 3.3.

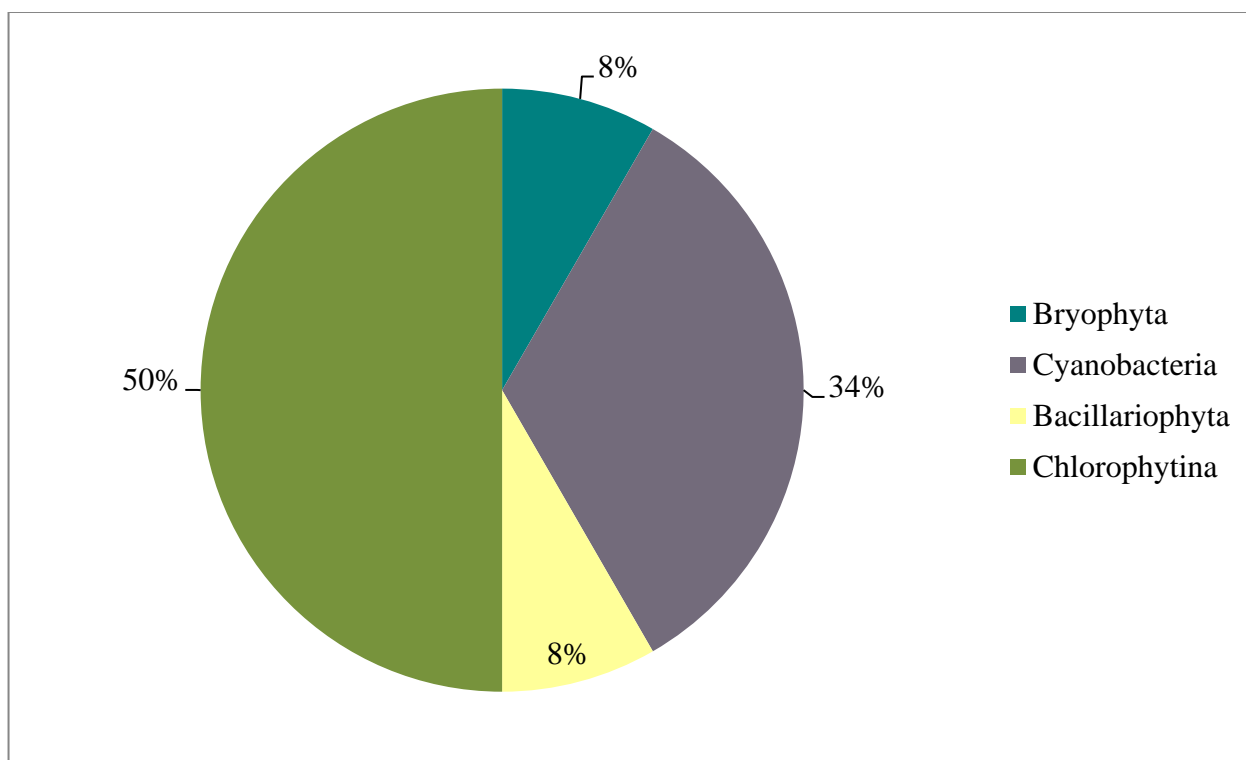


Рисунок 3.5 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам

Таблица 3.3.

## Таксономическая структура сообществ фототрофов

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов
<i>Bryophyta</i>	Bryopsida	Grimmiales	Seligeriaceae	Seligeria	2
<i>Cyanobacteria</i>	Cyanophyceae	Chroococcales	Chroococcaceae	Chroococcus	1
			Microcystaceae	Microcystis	1
				Gloeocapsa	1
		Nostocales	Nostocaceae	Anabaena	1
		Synechococcales	Pseudanabaenaceae	Nostoc	1
				Jaaginema	1
<i>Bacillariophyta</i>	Bacillariophyceae	Bacillariales	Leptolyngbyaceae	Leptolyngbya	2
		Naviculales	Bacillariaceae	Hantzschia	1
<i>Chlorophyta</i>	Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Diadesmidaceae	Humidophila	1
			Chlamydomonadaceae	Chlamydomonas	1
			Chlorococcaceae	Chlorococcum	2
		Sphaeropleales	Coccomyxaceae	Choricystis	1
			Mychonastaceae	Mychonastes	1
			Bracteacoccaceae	Bracteacoccus	1
			Radiococcaceae	Gloeocystis	1
	Sporotetras	1			
	Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	Muriella	2
				Chlorella	1
Prasiolales		Prasiolaceae	Desmococcus	1	

Анализ таксономической структуры показал преобладание представителей Chlorophyta. Наибольшую встречаемость имели виды порядков Chlamydomonadales (семейства Chlamydomonadaceae, Chlorococcaceae, Coccomyxaceae) и Sphaeropleales (семейства Mychonastaceae, Bracteacoccaceae, Radiococcaceae).

В сообществах фотосинтезирующих организмов в пещере №3 доминировали протонема мхов (П.-К. – 14,46) и цианобактерия *Leptolyngbya foveolarum* (Gomont) Anagnostidis & Komárek (П.-К. – 11,74). Субдоминантами были *Chlorella vulgaris* (П.-К. – 5,94) и *Seligeria calcarea* (П.-К. – 5,59). Кривая рангового распределения обилий видов представлена на рис. 3.6.

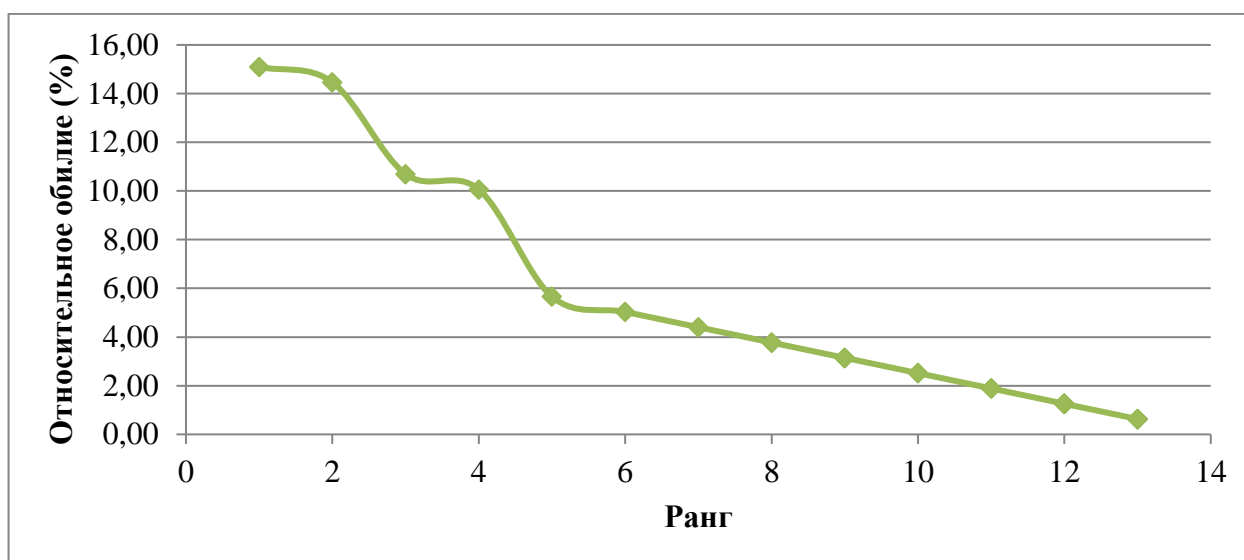


Рисунок 3.6 – Кривая рангового распределения обилий видов

**Пещера №4.** Выявлено 14 видов фотосинтезирующих организмов (рис. 3.7), из которых Bryophyta – 2 вида (14,29 % от видового состава), Cyanobacteria – 7 видов (50 %), Chlorophyta – 5 видов (35,71 %). Список видов представлен в Приложении 4.

В таксономической структуре сообществ преобладали цианобактерии. Виды порядка Synechococcales (семейства Pseudanabaenaceae, Leptolyngbyaceae) имели наибольшую встречаемость. Соотношение отделов, классов, порядков, семейств, родов и числа видов представлен в Таблице 3.4.



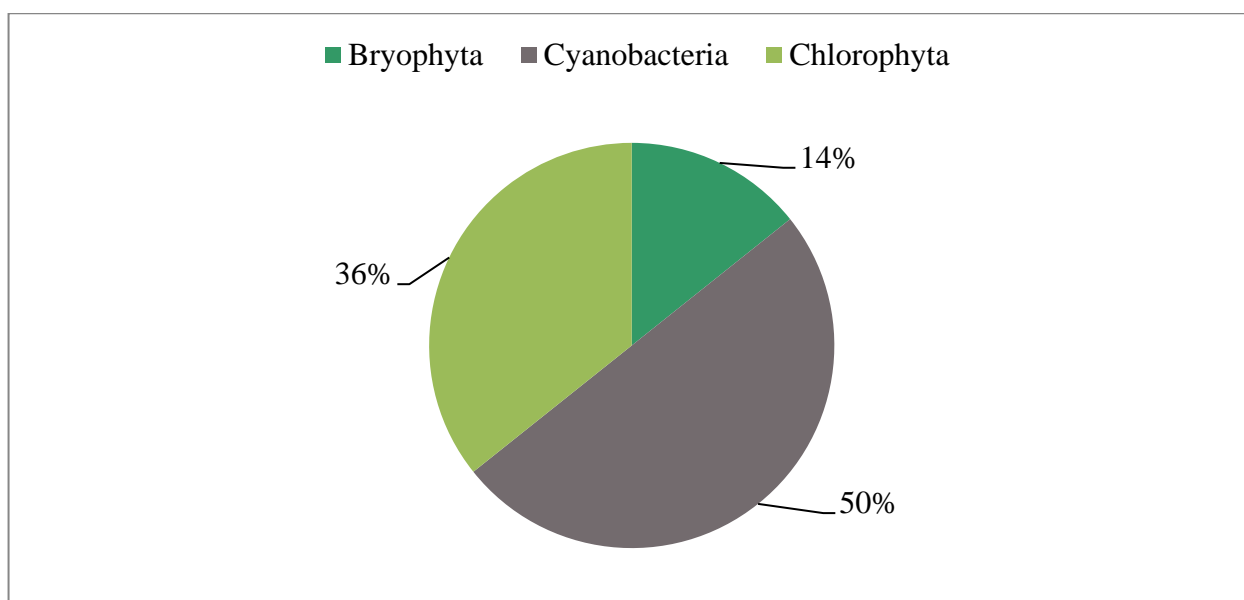


Рисунок 3.7 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам

Таблица 3.4.

Таксономическая структура сообществ фототрофов

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов
<i>Bryophyta</i>	Bryopsida	Grimmiales	Seligeriaceae	Seligeria	2
<i>Cyanobacteria</i>	Cyanophyceae	Chroococcales	Chroococcaceae	Chroococcus	1
			Microcystaceae	Microcystis	1
		Synechococcales	Pseudanabaenaceae	Jaaginema	1
			Leptolyngbyaceae	Leptolyngbya	2
		Nostocales	Nostocaceae	Anabaena	1
				Nostoc	1
<i>Chlorophyta</i>	Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Chlamydomonadaceae	Chlamydomonas	1
			Chlorococcaceae	Chlorococcum	1
		Sphaeropleales	Bracteacoccaceae	Bracteacoccus	1
	Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	Chlorella	1
		Prasiolales	Prasiolaceae	Stichococcus	1

В сообществах фотосинтезирующих организмов в пещере №4 доминантами были цианобактерия *Leptolyngbya foveolarum* (П.-К. – 17,14) и протонема мхов (П.-К. – 11,42). Субдоминантами были *Leptolyngbya tenuis* (Gomont) Anagnostidis &

Komárek (П.-К. – 8,57), *Seligeria calcarea* (П.-К. – 7,14), *Jaaginema subtilissimum* (Kützing ex Forti) Anagnostidis & Komárek (П.-К. – 5,71), *Chlorella vulgaris* (П.-К. – 4,29). Кривая рангового распределения обилий видов представлена на рис. 3.8.

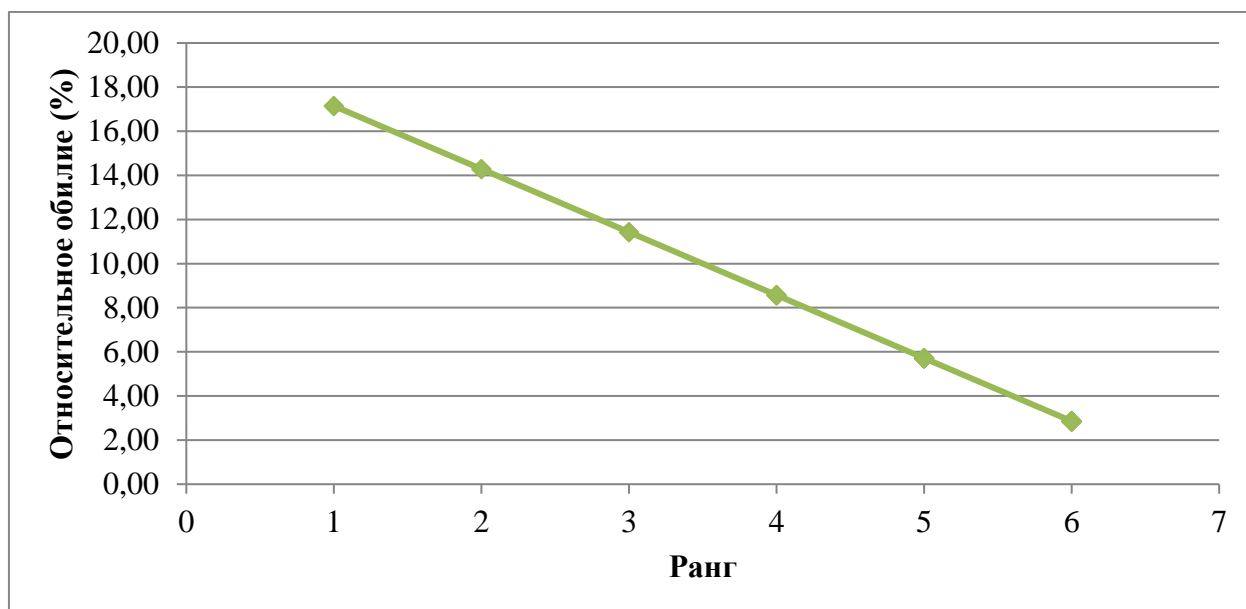


Рисунок 3.8 – Кривая рангового распределения обилий видов

**Пещера №5.** Выявлено 12 видов фотосинтезирующих организмов (рис. 3.9), из которых Bryophyta – 2 вида (16,67 % от видового состава), Cyanobacteria – 6 видов (50 %), Chlorophyta – 4 видов (33,33 %). Список видов представлен в Приложении 5, а таксономическая структура – в таблице 3.5.

Анализ таксономической структуры показал, что в пещере №5 преобладали представители Cyanobacteria. Наибольшую встречаемость имели виды, принадлежащие к порядку Synchococcales (семейства Pseudanabaenaceae, Leptolyngbyaceae).

Среди зеленых водорослей доминировали представители порядка Chlamydomonadales (семейства Chlamydomonadaceae, Chlorococcaceae).

В сообществах фотосинтезирующих организмов в пещере №5 доминантами были цианобактерия *Leptolyngbya foveolarum* (П.-К. – 20) и протонема мхов (П.-К. – 11,43). Субдоминантами были *Seligeria calcarea* (П.-К. – 7,14), *Jaaginema subtilissimum* (П.-К. – 5,71), *Leptolyngbya tenuis* (П.-К. – 5,71), *Anabaena minutissima*

(П.-К. – 5,71). Кривая рангового распределения обилий видов представлена на рис. 3.10.

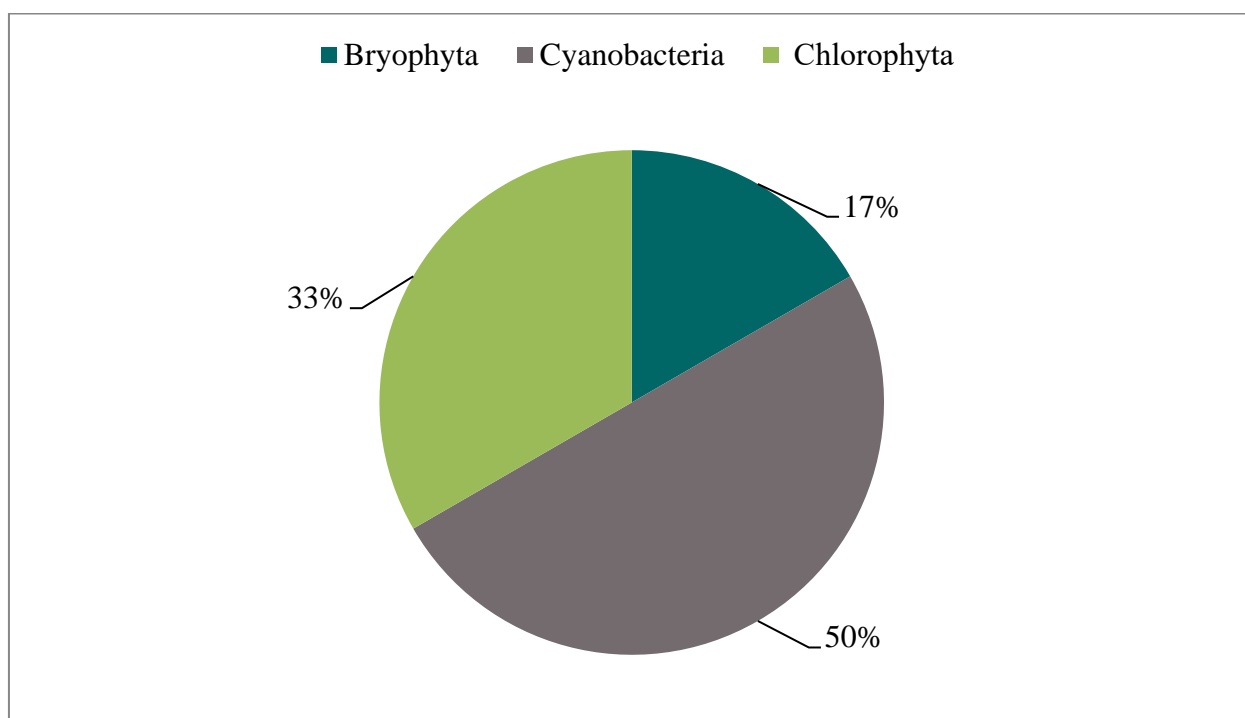


Рисунок 3.9 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам

Таблица 3.5.

Таксономическая структура сообществ фототрофов

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов
<i>Bryophyta</i>	Bryopsida	Grimmiales	Seligeriaceae	Seligeria	2
<i>Cyanobacteria</i>	Cyanophyceae	Chroococcales	Chroococcaceae	Chroococcus	1
			Microcystaceae	Microcystis	1
		Synechococcales	Pseudanabaenaceae	Jaaginema	1
			Leptolyngbyaceae	Leptolyngbya	2
		Nostocales	Nostocaceae	Anabaena	1
<i>Chlorophyta</i>	Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Chlamydomonadaceae	Chlamydomonas	1
			Chlorococcaceae	Chlorococcum	1
		Sphaeropleales	Bracteacoccaceae	Bracteacoccus	1
	Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	Chlorella	1

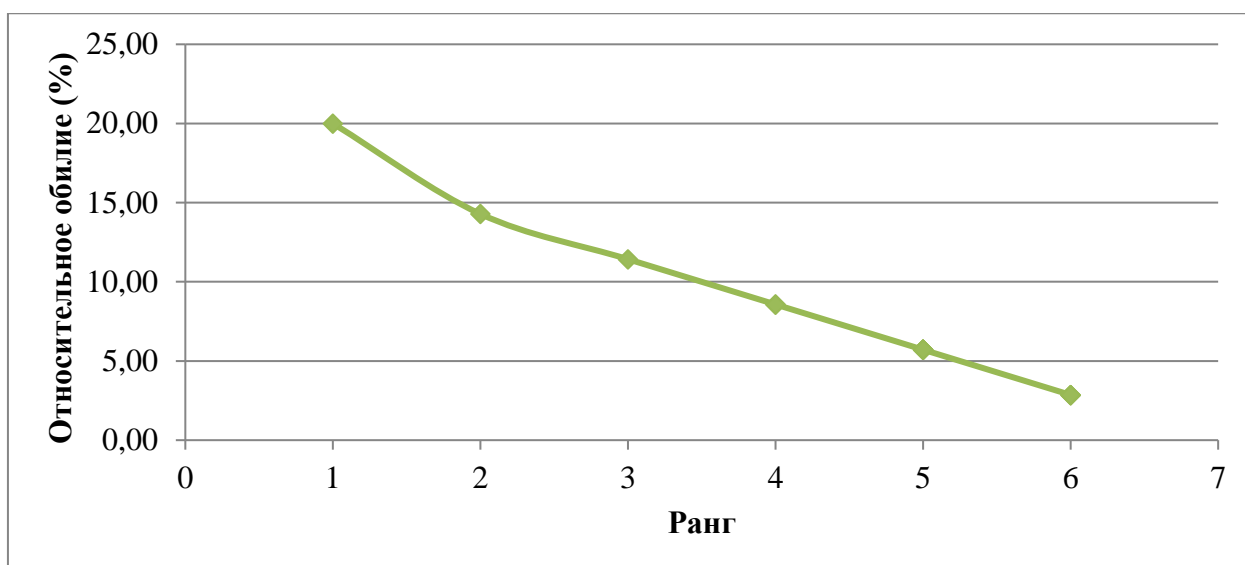


Рисунок 3.10 – Кривая рангового распределения обилий видов

**Пещера №6.** Выявлено 11 видов фотосинтезирующих организмов (рис. 3.11), из которых Bryophyta - 2 вида (18,18 % от видового состава), Cyanobacteria - 6 видов (54,55 %), Chlorophyta - 3 видов (27,27 %). Список видов представлен в Приложении №6, а таксономическая структура - в Таблице 3.6.

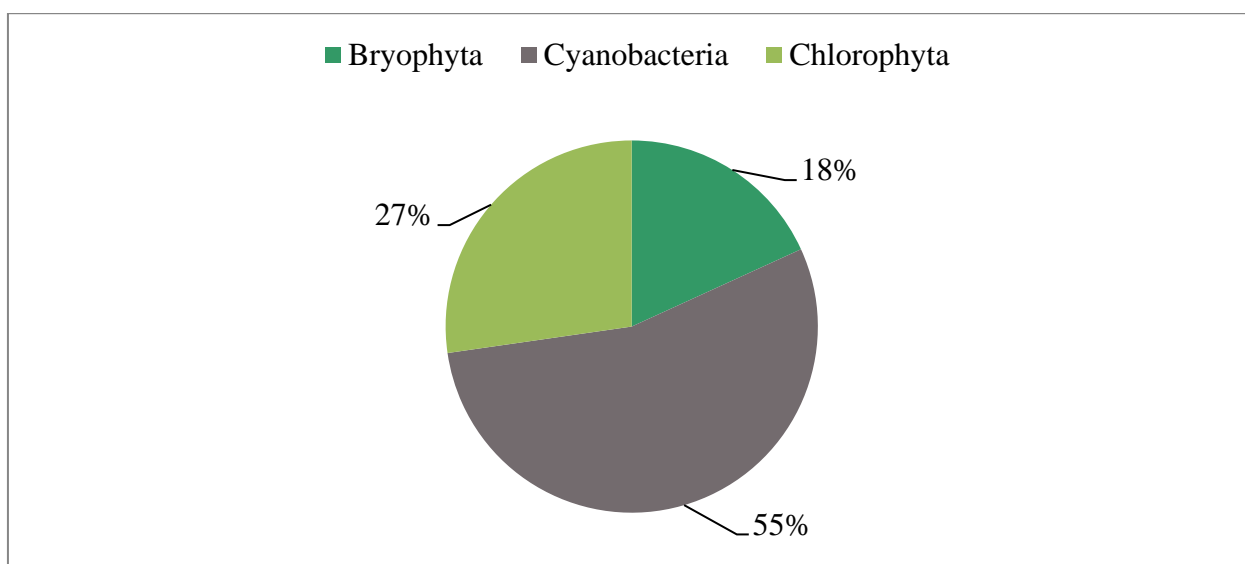


Рисунок 3.11 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам

В таксономической структуре преобладали цианобактерии. Наиболее представленным был порядок *Synechococcales* (семейства *Pseudanabaenaceae*, *Leptolyngbyaceae*).

Таблица 3.6.

## Таксономическая структура сообществ фототрофов

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов
<i>Bryophyta</i>	Bryopsida	Grimmiales	Seligeriaceae	Seligeria	2
<i>Cyanobacteria</i>	Цианобактерии	Chroococcales	Chroococcaceae	Chroococcus	1
			Microcystaceae	Microcystis	1
		Synechococcales	Pseudanabaenaceae	Jaaginema	1
			Leptolyngbyaceae	Leptolyngbya	2
		Nostocales	Nostocaceae	Anabaena	1
<i>Chlorophyta</i>	Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Chlamydomonadales	Chlamydomonas	1
			Chlorococcaceae	Chlorococcum	1
		Sphaeropleales	Bracteacoccaceae	Bracteacoccus	1
	Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	Chlorella	1

В сообществах фотосинтезирующих организмов в пещере №6 доминантами были цианобактерия *Leptolyngbya foveolarum* (П.-К. – 17,14), протонема мхов (П.-К. – 14,29) и *Jaaginema subtilissimum* (П.-К. – 11,42). Субдоминантами были *Seligeria calcarea* (П.-К. – 7,14), *Leptolyngbya tenuis* (П.-К. – 5,71), *Chlorella vulgaris* (П.-К. – 4,29). Кривая рангового распределения обилий видов представлена на рис. 3.12.

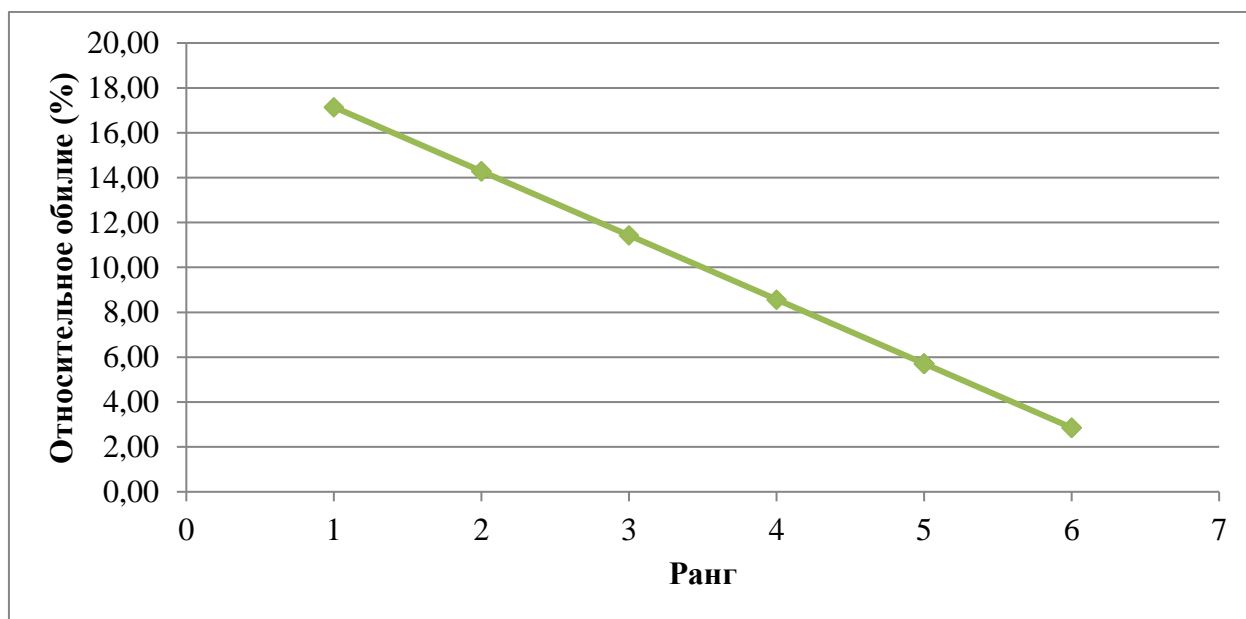


Рисунок 3.12 – Кривая рангового распределения обилий видов

**Пещера №7.** Выявлено 12 видов фотосинтезирующих организмов (рис. 3.13), из которых Bryophyta - 2 вида (16,67 % от видового состава), Cyanobacteria - 4 видов (33,33 %), Chlorophyta - 6 видов (50 %). Список видов представлен в приложении №7, а таксономическая структура - в Таблице 3.7.

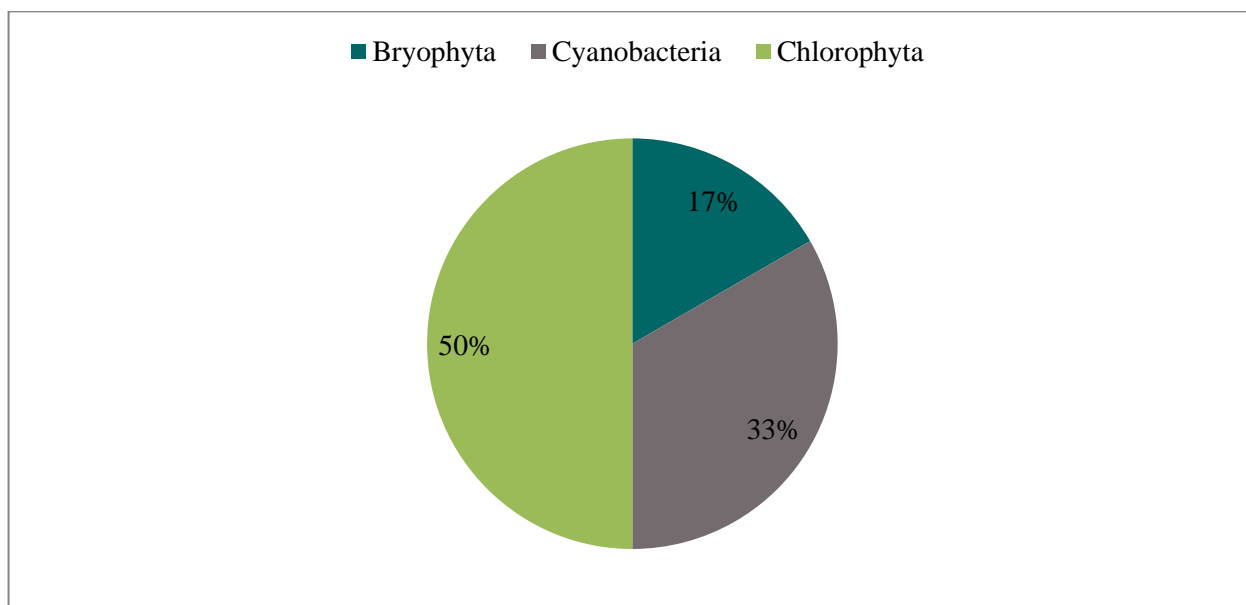


Рисунок 3.13 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам

В таксономической структуре преобладали зеленые водоросли. Распределение видов по порядкам Chlamydomonadales, Chlorellales, Prasiolales внутри отдела Chlorophyta было равномерным.

Таблица 3.7.

Таксономическая структура сообществ фототрофов

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов
<i>Bryophyta</i>	Bryopsida	Grimmiales	Seligeriaceae	Seligeria	2
<i>Cyanobacteria</i>	Cyanophyceae	Chroococcales	Chroococcaceae	Chroococcus	1
		Synechococcales	Leptolyngbyaceae	Leptolyngbya	2
		Nostocales	Nostocaceae	Anabaena	1
<i>Chlorophyta</i>	Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Chlorococcaceae	Chlorococcum	2
	Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	Muriella	1
				Chlorella	1

		Prasiolales	Prasiolaceae	Stichococcus	2
--	--	-------------	--------------	--------------	---

В сообществах фотосинтезирующих организмов в пещере №7 доминантами были цианобактерия *Leptolyngbya foveolarum* (П.-К. – 14,63) и протонема мхов (П.-К. – 12,19). Субдоминантами были *Leptolyngbya tenuis* (П.-К. – 7,32), *Seligeria calcarea* (П.-К. – 6,1), *Anabaena minutissima* (П.-К. – 4,88), *Chlorella vulgaris* (П.-К. – 4,88). Кривая рангового распределения обилий видов представлена на рис. 3.14.

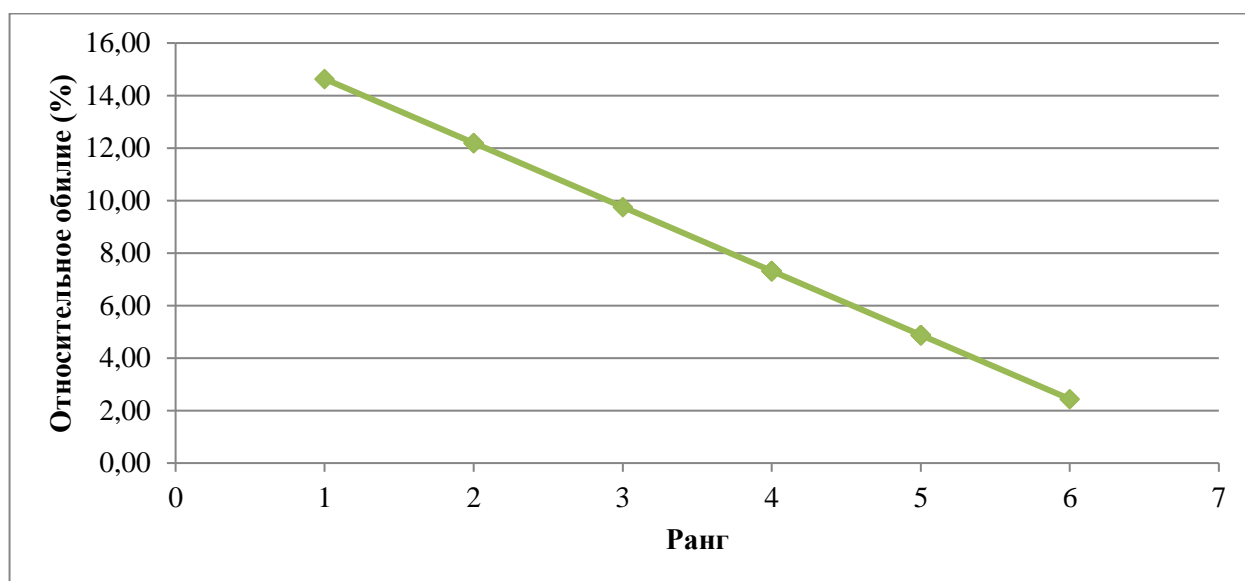


Рисунок 3.14 – Кривая рангового распределения обилий видов

**Пещера №8.** Выявлено 17 видов фотосинтезирующих организмов (рис. 3.15), из которых Bryophyta – 1 вид (6,25 % от видового состава), Cyanobacteria – 7 видов (43,75 %), Bacillariophyta – 2 вида (12,5 %), Chlorophyta – 6 видов (37,5 %). Список видов представлен в приложении №8, а таксономическая структура – в таблице 3.8.

В таксономической структуре преобладали виды отдела Cyanobacteria. Наиболее представленным был порядок Synechococcales (Pseudanabaenaceae, Leptolyngbyaceae). Среди зеленых водорослей наибольшую встречаемость имели представители порядка Chlamydomonadales (семейства Chlamydomonadaceae, Chlorococcaceae).

В пещере доминировали протонема мхов (П.-К. – 11,9), зеленая водоросль *Chlorella vulgaris* (П.-К. – 11,9), субдоминировали *Chroococcus minutus* (Kützing)

Nägeli (П.-К. – 7,14), *Jaaginema subtilissimum*, (7,14), *Leptolyngbya foveolarum* (П.-К. – 7,14), *Anabaena minutissima* (П.-К. – 7,14). Кривая рангового распределения обилий видов представлена на рис. 3.16.

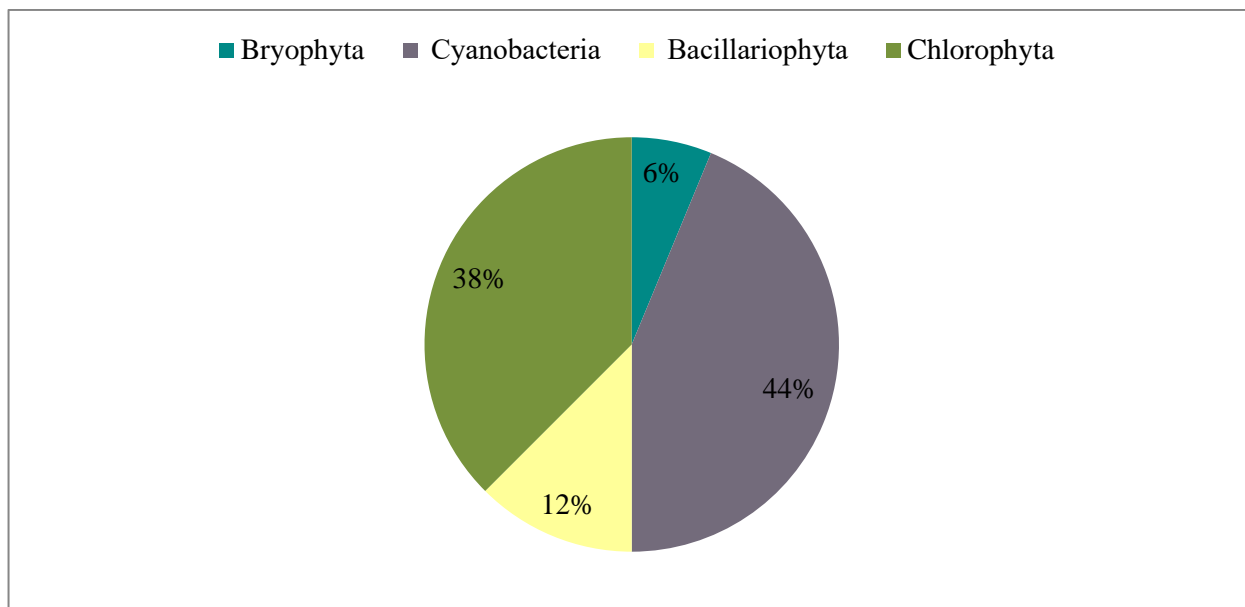


Рисунок 3.15 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам

Таблица 3.8.

Таксономическая структура сообществ фототрофов

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов
<i>Bryophyta</i>	Bryopsida	Grimmiales	Seligeriaceae	Seligeria	1
<i>Cyanobacteria</i>	Cyanophyceae	Chroococcales	Chroococcaceae	Chroococcus	1
			Microcystaceae	Microcystis	1
		Synechococcales	Pseudanabaenaceae	Jaaginema	1
			Leptolyngbyaceae	Leptolyngbya	2
		Nostocales	Nostocaceae	Anabaena	1
Nostoc	1				
<i>Bacillariophyta</i>	Bacillariophyceae	Bacillariales	Bacillariaceae	Hantzschia	1
		Naviculales	Diadesmidaceae	Humidophila	1
<i>Chlorophyta</i>	Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Chlamydomonadaceae	Chlamydomonas	1
			Chlorococcaceae	Chlorococcum	2
	Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	Muriella	1
				Chlorella	1
Prasiolales	Prasiolaceae	Stichococcus	1		



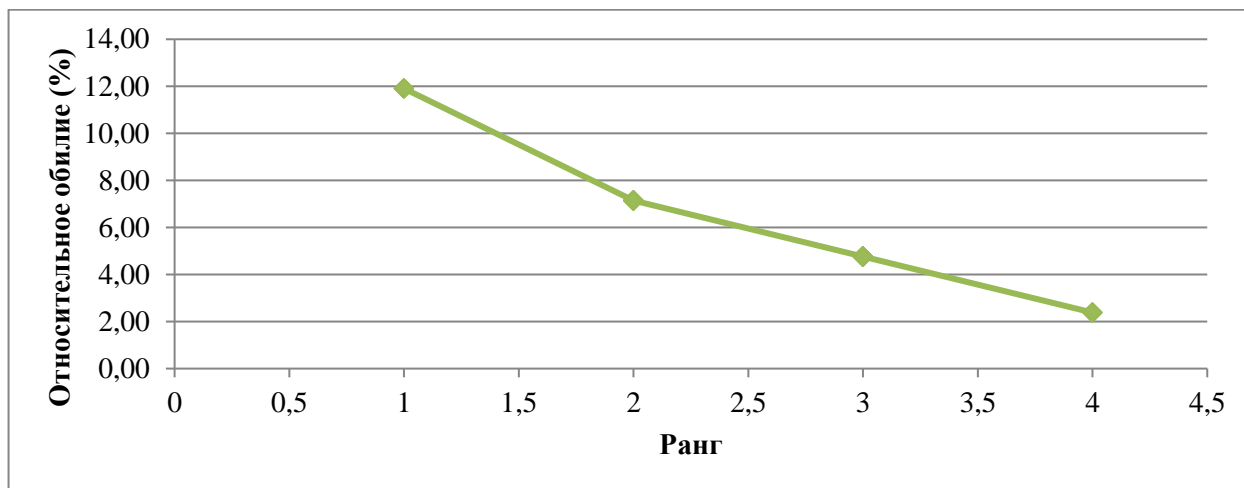


Рисунок 3.16 – Кривая рангового распределения обилий видов

В результате исследований, проведенных в подземных полостях Дивногорья и Костомарово, выявлено, что представители отдела Bryophyta обнаружены во всех исследованных подземных полостях (табл. 3.9). Вид *Seligeria calcarea* (рис. 3.17) встречался во всех изученных пещерах, он был выделен из всех концентрических сообществ обрастаний со сводов и стен полостей. В сообществах пещеры Большие Дивы, на участках, где доминировал мох *Seligeria calcarea* в небольшом количестве присутствовал мох *Seligeria donniana* (Sm.) Muell. Hal. *Seligeria calcarea* – вид, приспособленный к росту в условиях высокой влажности, характеризуются теневыносливостью (Игнатов, Игнатова, 2004), и описывается как характерный для меловых субстратов Воронежской области (Попова, 2015). Встречается на затененных мелких камнях, особенно в меловых ямах, иногда на оолитовом известняке (Atherton et al, 2010). Распространен в степных и лесостепных районах, на выходах относительно плотного мела, как на сильно затененных стенках пещер, так и иногда на открытых вертикальных поверхностях останцов (несколько увлажненных) (Игнатов, Игнатова, 2003). В отличие от него вид *Seligeria donniana* встречается на затененных известняковых породах, на скалах, валунах и в трещинах, реже на известняковых песчаниках, очень редко на мелах (Atherton et al, 2010). Возможно, что появление *Seligeria donniana* в этих сообществах вторично и связано с трансформацией субстратов, а именно преобразованием мела,

появлением отложений органического вещества, то есть с формированием первичных почвоподобных тел.

Мхи *Plagiopus oederianus* (Sw.) Crum et Anderson и *Sciuro-hypnum* sp. отмечены только на одном участке – в пещерном Храме Рождества Иоанна Предтечи на выходе с Крестного хода. *Plagiopus oederianus* встречается в основном на скалах и уступах (Atherton et al, 2010), также на неплотно задернованных крутых луговых склонах; преимущественно на карбонатных породах и почвах (Игнатов, Игнатова, 2003). Бокоплодные мхи обнаружены в местообитаниях, имевших наибольшую освещенность, как по интенсивности, так и по продолжительности.



Рисунок 3.17 – *Seligeria calcarea*



Рисунок 3.18 – *Stichococcus minor*

В течение периода исследования образование спорофитов у мхов не обнаружено.

В пещерах кельях Костомарово №4, 5 и 6, где фототрофы образовывали единые, занимающие практически все своды, обрастания, обнаружено преобладание представителей отдела Cyanobacteria. В пещере №8 аналогичная ситуация, однако, фототрофы занимали только входную зону, данная пещера отличалась повышенной влажностью с образованием конденсата на сводах полости. Цианобактерии *Nostoc punctiforme* f. *populorum* и *Anabaena minutissima*, наблюдались на участках, удаленных от входа, освещенных рассеянным светом, в частности на удаленных стенах келий в виде небольших скоплений. Только в

Храме Рождества Иоанна Предтечи цианобактерии образовывали значительные обрастания в глубине пещеры, в состав которых входили еще и виды *Microcystis pulverea* (H.C.Wood) Forti и *Leptolyngbya boryana*.

В Малых Дивах и пещере №8 доминатом был вид *Chlorella vulgaris*, а *Chlorococcum minutum* и *Leptolyngbya boryana* субдоминировали, эти виды образовывали разрастания на мелах, и встречались в массе других водорослей и мхов, причем *Chlorella vulgaris* имела 100% встречаемость на всех участках с фототрофами. Аналогичное распространение имел еще один субдоминант *Chlorococcum infusionum*, часто встречающийся на участках вместе с *Chlorococcum minutum*. Сходное с *Chlorella vulgaris* обилие имела и протонема мхов, которая встречалась не только на участках со мхами, но и среди водорослей и цианобактерий.

В Больших Дивах, пещерах №3, 4, 5, 6, 7 доминировали протонема мхов и *Leptolyngbya foveolara*, которые формировали характерные пленки обрастаний на поверхности субстратов. В меньшем количестве присутствовала *Leptolyngbya tenuis*. Вид *Chroococcus minutus*, встречался на участках вблизи входов и окон в массе водорослей *Chlorella vulgaris*.

Более крупные пещеры БД, №3, 7, где отмечено несколько участков обрастаний, как правило, приуроченных к зонам входов и окнам и где наблюдалось изменение интенсивности освещения на разных участках полостей выявлено преобладание представителей отдела Chlorophyta (табл. 3.10). В МД таксономическая значимость отделов была равной, но при этом доминировали представители Chlorophyta. Наблюдалась дискретность в расположении сообществ обрастаний и различие в видовом составе пятен фототрофов.

Представители Bacillariophyta (табл. 3.12) обнаружены преимущественно на горизонтальных участках в летне-осенний период и только в Малых Дивах, в пещерах №3 и №8. Общими видами были *Hantzschia amphioxys* (Ehrenberg) Grunow и *Humidophila contenta* (Grunow) Lowe, Kociolek, J.R.Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová. Диатомовые водоросли отмечены в сообществах, в состав которых входили мхи, и где была повышенная влажность. С помощью

микроскопического анализа удалось выявить преимущественное расположение диатомей на побегах мохообразных.

Протонема мхов, *Seligeria calcarea* и два вида цианобактерий *Chroococcus minutus*, *Leptolyngbya tenuis* и два вида зеленых водорослей *Chlorococcum minutum* и *Chlorella vulgaris* обнаружены во всех пещерах.

Данные о биоразнообразии сообществ фотосинтезирующих организмов, выявленных в подземных полостях Дивногорья и села Костомарово опубликованы в статье Мазина и др. (2016).

Сравнительный таксономический анализ пещер представлен в таблицах 3.9, 3.10, 3.11, 3.12 и на рисунке 3.19.

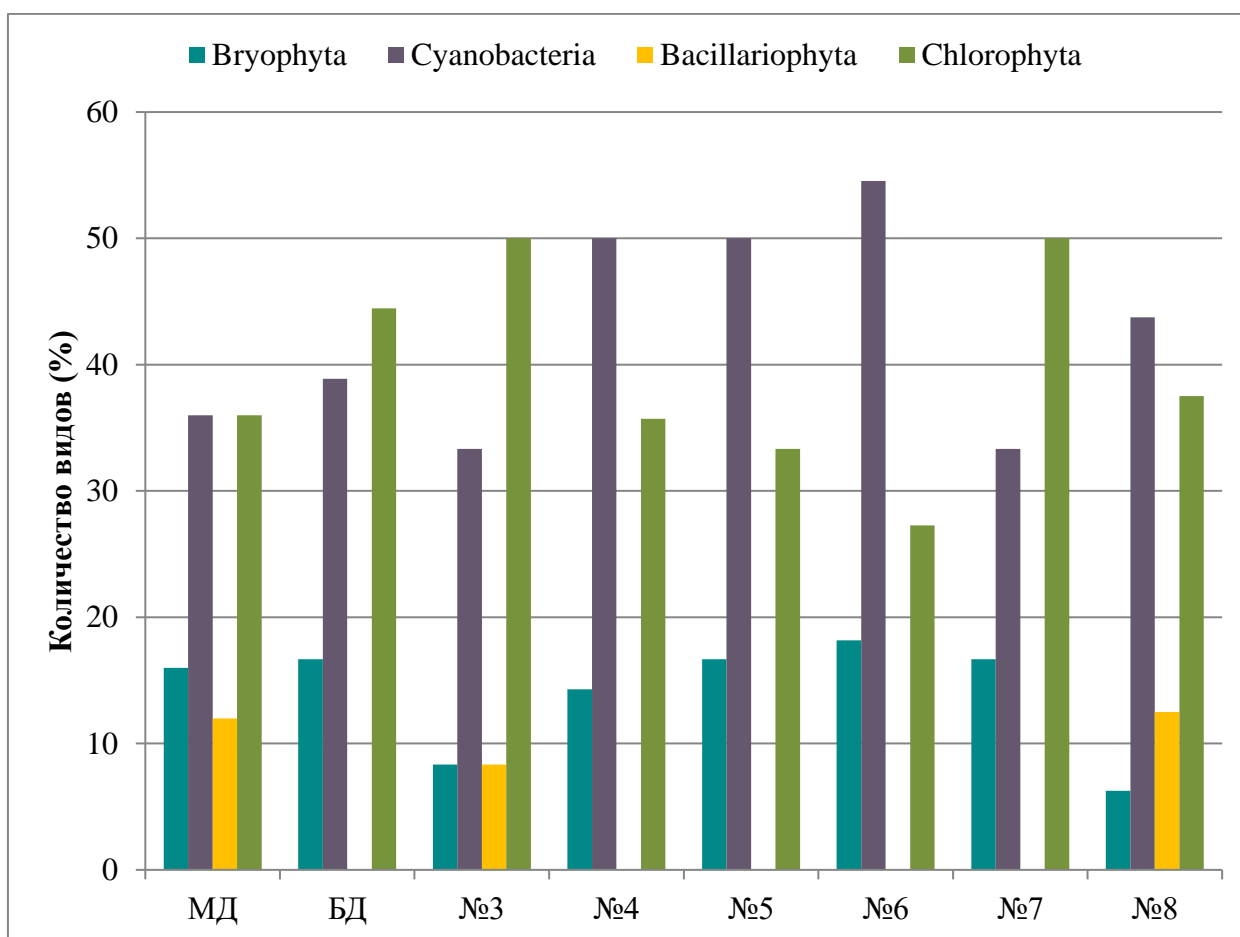


Рисунок 3.19 – Сравнение таксономического состава исследованных меловых пещер

Примечание\* МД – Малые Дивы, БД – Большие Дивы, № 3, 4, 5, 6, 7, 8 – пещеры № 3, 4, 5, 6, 7, 8 (Костомарово)

Таблица 3.9.

## Сравнение таксономического состава пещер. Отдел Bryophyta

Класс	Порядок	Семейство	МД	БД	№3	№4	№5	№6	№7	№8
			Число видов							
Bryopsida	Grimmiales	Seligeriaceae	2	2	2	2	2	2	2	1
	Bryales	Bartramiaceae	1	1	0	0	0	0	0	0
	Нупнаles	Brachytheciaceae	1	0	0	0	0	0	0	0

Таблица 3.10.

## Сравнение таксономического состава пещер. Отдел Chlorophyta

Класс	Порядок	Семейство	М	Б	№3	№4	№5	№6	№7	№8
			Д	Д	3	4	5	6	7	8
			Число видов							
Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Chlamydomonada-ceae	1	0	1	1	1	0	0	1
		Chlorococcaceae	2	1	2	1	1	1	2	2
		Coccomyxaceae	0	1	1	0	0	0	0	0
		Chlorosarcinaceae	0	1	0	0	0	0	0	0
	Sphaeropleales	Mychonastaceae	1	1	1	0	0	0	0	0
		Bracteacoccaceae	1	0	1	1	1	1	0	0
		Radiococcaceae	1	1	2	0	0	0	0	0
Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	2	2	3	1	1	1	2	2
	Prasiolales	Prasiolaceae	1	1	1	1	0	0	2	1

Таблица 3.11.

## Сравнение таксономического состава пещер. Отдел Cyanobacteria

Класс	Порядок	Семейство	М	Б	№3	№4	№5	№6	№7	№8
			Д	Д	3	4	5	6	7	8
			Число видов							
Cyanophyceae	Chroococcales	Chroococcaceae	1	1	1	1	1	1	1	1
		Microcystaceae	2	2	2	1	1	1	0	1
	Synechococcales	Pseudanabaenaceae	1	0	1	1	1	1	0	1
		Leptolyngbyaceae	3	2	2	2	2	2	2	2
	Nostocales	Nostocaceae	2	2	2	2	1	1	1	2

Таблица 3.12.

## Сравнение таксономического состава пещер. Отдел Bacillariophyta

Класс	Порядок	Семейство	М	Б	№	№	№	№	№	№
			Д	Д	3	4	5	6	7	8
			Число видов							
Bacillariophyceae	Bacillariales	Bacillariaceae	1	0	1	0	0	0	0	1
	Naviculales	Diadesmidaceae	1	0	1	0	0	0	0	1
	Tabellariales	Tabellariaceae	1	0	0	0	0	0	0	0

Анализ таксономического состава пещер показал, что большинство семейств представлены одним родом и одним видом. Среднее число видов в семействе: Bryophyta – 1, Cyanobacteria – 1.2, Bacillariophyta - 1, Chlorophyta – 1.3. Среднее число видов в роде составляло: Bryophyta – 1.3, Cyanobacteria – 1.3, Bacillariophyta – 1, Chlorophyta – 1.25.

Согласно Толмачеву (1974) низкая насыщенность видами семейств и родов с преобладанием моновидовых родов, может быть показателем иммиграции видов фотосинтезирующих организмов из сопредельных территорий. Существует в дополнение мнение, что аналогичная таксономическая структура локальной альгофлоры может характеризовать условия местообитаний как неблагоприятные (Гецен, 1985).

Анализ рангового распределения видов (рис. 3.20) показывает, что в сообществах обрастаний фотосинтезирующих организмов в МД и пещере №3 высокая выравненность обилий видов, что свидетельствует о стабильности сообществ. В остальных полостях наблюдается выраженное доминирование одного или группы видов, что свидетельствует о нестабильности сообществ. Это может быть связано с периодическими чистками флоры.

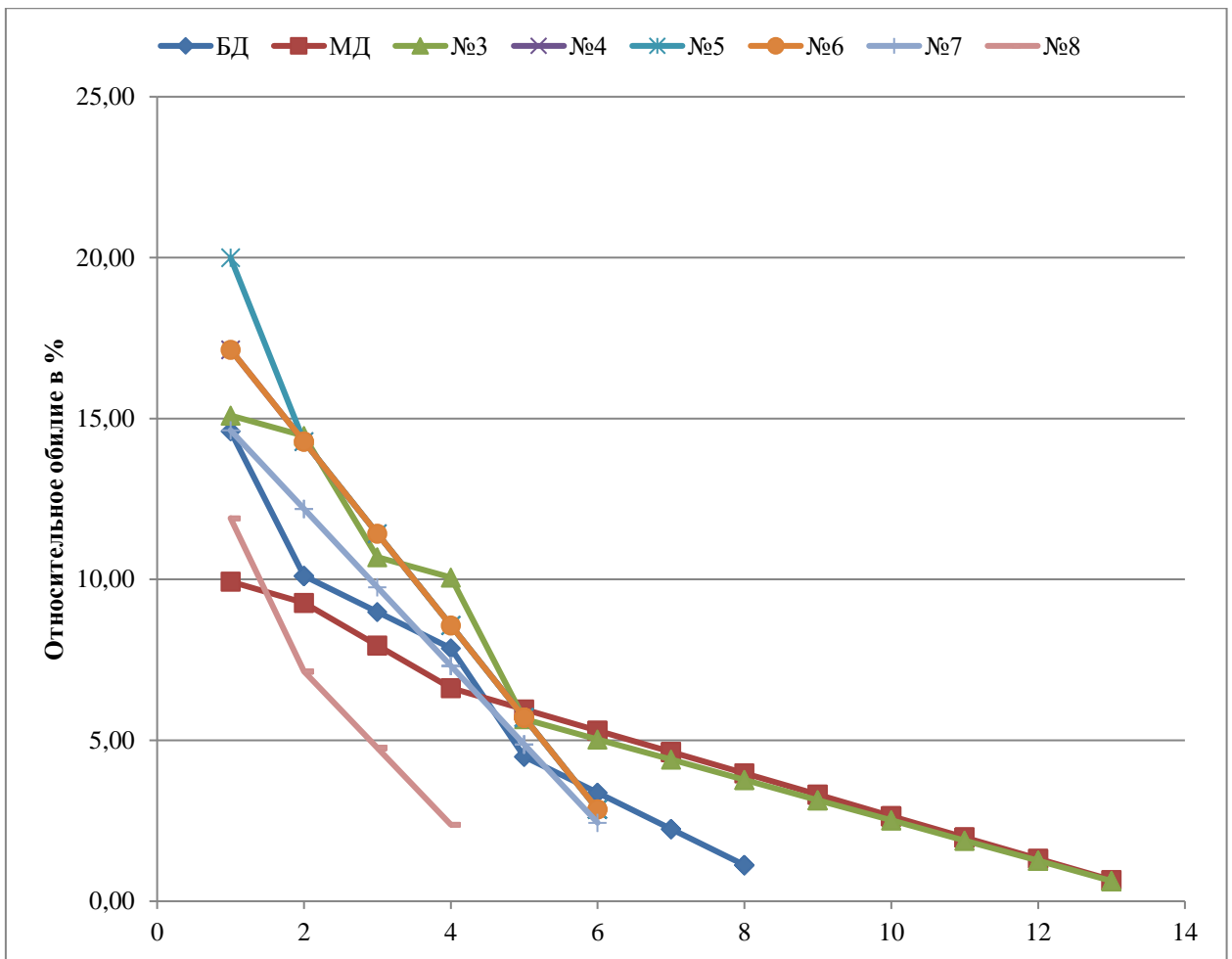


Рисунок 3.20. Кривая рангового распределения обилий видов

### 3.1.2 Известняковые пещеры Молдавии

В результате проведенного исследования в кельях скального монастыря «Успение Божьей Матери» выявлено 15 видов фотосинтезирующих организмов (рис. 3.21), из которых Bryophyta – 2 вида (13,3 % от видового состава), Cyanobacteria – 10 видов (66,6%), Bacillariophyta – 2 вида (13,3%), Chlorophyta – 1 вид (6,6 %). Представители отделов Magnoliophyta и Pteridophyta не обнаружены, что может свидетельствовать о недостатке освещения для развития представителей данных таксонов. Список видов представлен в приложении №9, а таксономическая структура – в таблице 3.13.

В сообществах фототрофов доминировали представители отдела Cyanobacteria. Наиболее представленным были порядок Synechococcales (2 семейства, 3 рода, 4 вида).

Анализ таксономической структуры показал, что большинство семейств представлены одним родом и одним видом, за исключением Merismopediaceae, Pseudanabaenaceae.

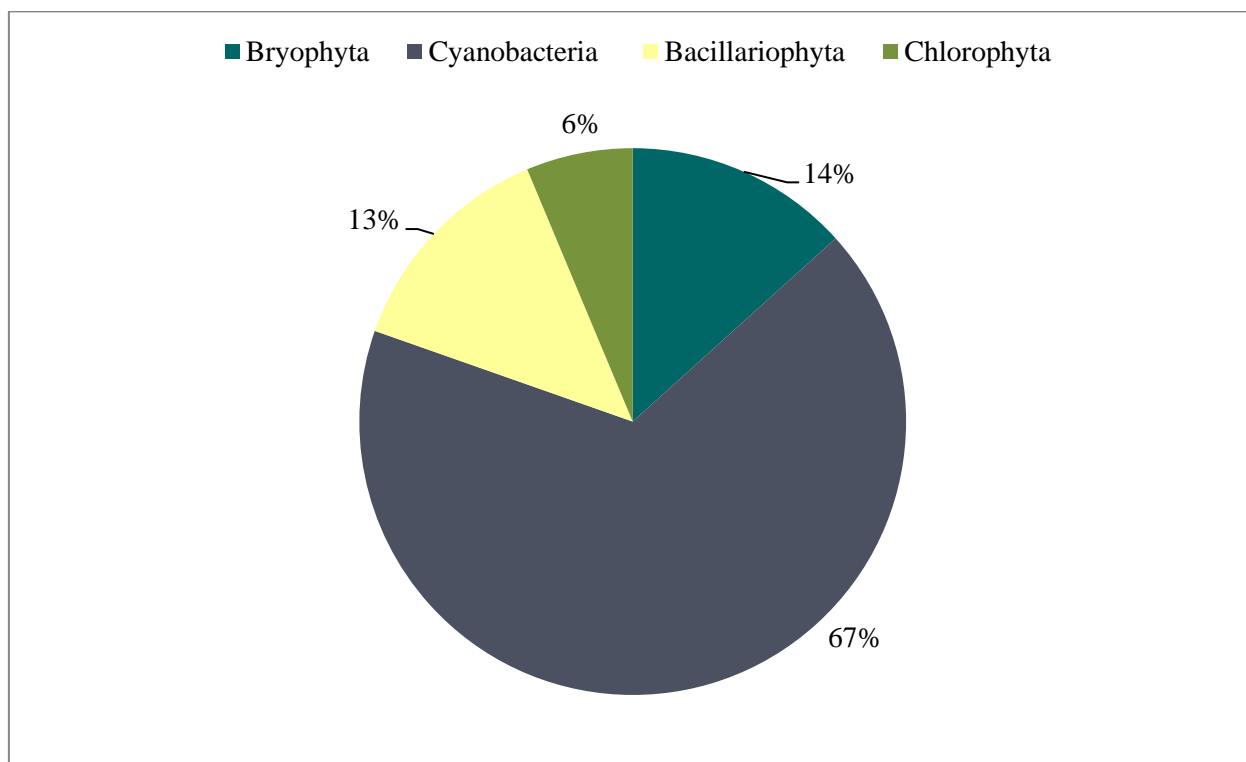


Рисунок 3.21 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам



Таблица 3.13.

## Таксономическая структура сообществ фототрофов келий Старого Ореха

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов
<i>Bryophyta</i>	Bryopsida	Hypnales	Brachytheciaceae	Homalothecium	1
		Timmiales	Timmiaceae	Timmia	1
<i>Cyanobacteria</i>	Cyanophyceae	Synechococcales	Merismopediaceae	Aphanocapsa	1
				Synechocystis	1
			Pseudanabaenaceae	Jaaginema	2
		Oscillatoriales	Coleofasciculaceae	Anagnostidinema	1
			Oscillatoriaceae	Phormidium	1
		Nostocales	Nostocaceae	Anabaena	1
			Aphanizomenonaceae	Nodularia	1
		Chroococcales	Microcystaceae	Gloeocapsa	1
Chroococcaceae	Chroococcus		1		
<i>Bacillariophyta</i>	Bacillariophyceae	Naviculales	Naviculaceae	Navicula	1
		Bacillariales	Bacillariaceae	Nitzschia	1
<i>Chlorophyta</i>	Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	Chlorella	1

В кельях доминировал вид цианобактерий *Gloeocapsa punctata* Nägeli (рис. 3.23, 3.24) (П.-К. 11,34), субдоминантами являлись представители диатомовых водорослей – *Nitzschia* sp. (рис. 3.26) (П.-К. 5,31) и цианобактерий – *Aphanocapsa muscicola* (Meneghini) Wille (П.-К. 4,26), *Jaaginema angustissimum* (West & G.S.West) Anagnostidis & Komárek (П.-К. 4,26). Среди мохообразных наибольшее обилие имел вид *Timmia bavarica* Hessel. (рис. 3.25). Кривая рангового распределения обилий видов представлена на рис. 3.22.

В поверхностных местообитаниях в сообществах обрастаний выявлено 8 видов водорослей и цианобактерий из обнаруженных в пещере, а также лишайник *Caloplaca* sp. На поверхности доминировали мох *Homalothecium philippeanum* (Spruce) B.S.G., лишайник *Caloplaca* sp., цианобактерия *Synechocystis pevalekii* Ercegovic, к субдоминантам относились *Anabaena minima* Chernov [Tschernov] и протонема мхов, при этом все виды имели в поверхностных сообществах

встречаемость 50%. Сравнение видового состава подземных местообитаний с поверхностными показало, что, за исключением лишайника, новых видов на поверхности не обнаружено. Это позволяет сделать предварительный вывод о том, что видовой состав фототрофов в подземных местообитаниях определяется в первую очередь видами, обитающими на поверхности вблизи пещеры.

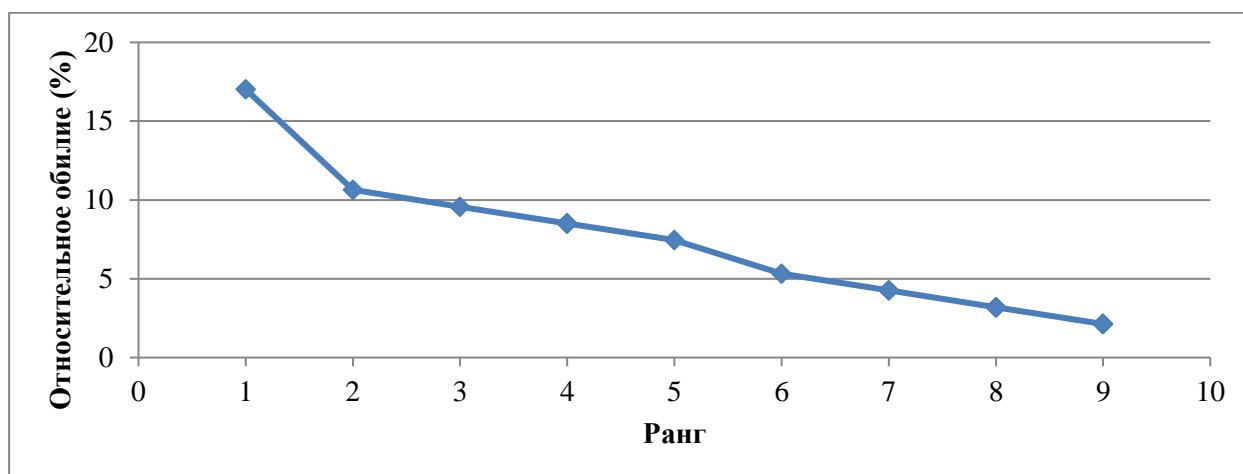


Рисунок 3.22 – Кривая рангового распределения обилий видов



Рисунок 3.23 – Сообщества фототрофов на известняке

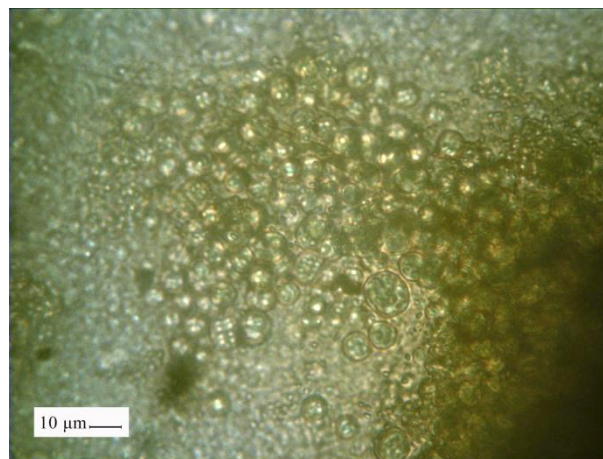


Рисунок 3.24 – *Gloeocapsa punctata*

Доминирующая в кельях цианобактерия *Gloeocapsa punctata* широко распространена в Европе и была выявлена в сообществах фототрофов пещер в Сербии (Porovic et al., 2015), Украине (Виноградова, Михайлюк, 2009), Чехии (Pouličková, Hašler, 2007), Словении (Ettl, Gärtner, 1995; Mulec, Kosi, 2008),

Словакии (Uher, Kováčik, 2002), Венгрии (Buczko, Rajczy, 1989; Kol, 1964), Великобритании (Pentecost, Zhaohui, 2001).

Данные о биоразнообразии сообществ фототрофов келий Старого Ореха опубликованы в статье Мазиной, Попковой (2017).



Рисунок 3.25 – Мох *Timia bavarica*

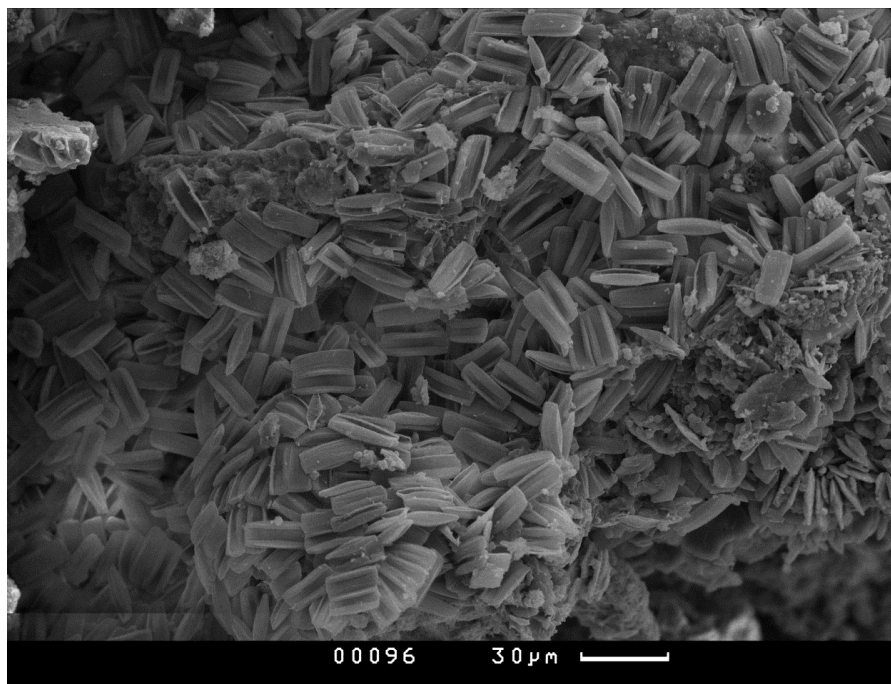


Рисунок 3.26 – Популяции *Nitzschia* sp. и *Navicula* sp.

### 3.1.3 Известняковые пещеры Абхазии и Краснодарского края

**Пещера Голова Отана.** В пещере выявлено 77 видов фотосинтетических организмов (рис. 3.27), из которых Magnoliophyta – 1 вид (1,29 %), Pteridophyta – 2 вида (2,59 %), Bryophyta – 12 видов (15,58 %), Cyanobacteria – 41 видов (53,25 %), Bacillariophyta – 12 вида (15,58 %), Chlorophyta – 6 вида (7,79 %), Ochrophyta – 2 вида (3,59 %), Rhodophyta – 1 вид (1,29 %). Список видов представлен в приложении 10, а таксономическая структура – в таблице 3.14.

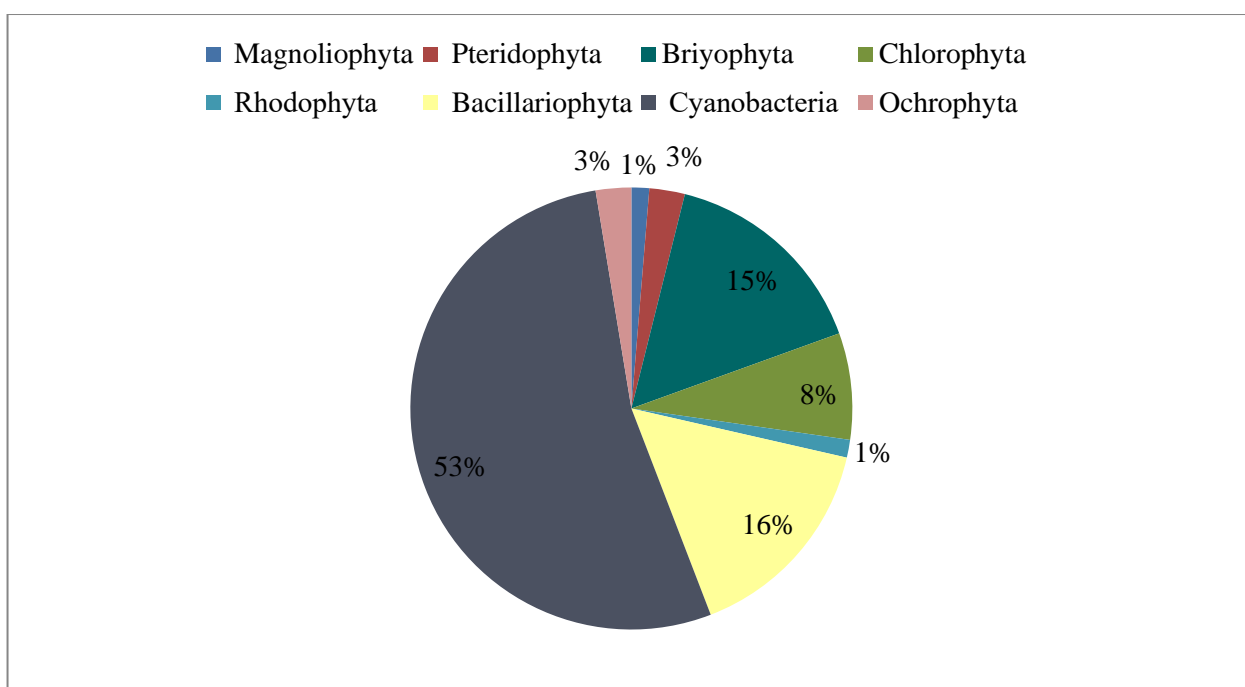


Рисунок 3.27 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам

Визуальные обрастания фототрофов выявлены во входной зоне пещеры. В мае 2017 года, несмотря на наличие стационарных источников освещения, на момент обследования обрастаний фототрофов, приуроченных к лампам не было обнаружено, то есть можно было говорить об отсутствии ламповой флоры, что свидетельствовало о щадящем эксплуатационном режиме пещеры. Однако в июне 2018 года вокруг двух ламп обнаружены сообщества обрастаний ламповой флоры, в состав которых входили *Chlorella vulgaris* и *Fissidens bryoides* Hedw.

Таблица 3.14.

## Таксономическая структура сообществ фототрофов

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов	
<i>Cyanobacteria</i>	Cyanophyceae	Chroococcales	Microcystaceae	Gloeocapsa	6	
				Microcystis	1	
			Chroococcaceae	Chroococcus	4	
				Gloeocapsopsis	1	
				Aphanotheceae	Aphanothece	2
		Nostocales	Nostocaceae	Gleothece	2	
				Nostoc	2	
			Scytonemataceae	Scytonema	1	
			Stigonemataceae	Stigonema	1	
		Oscillatoriales	Tolypothrichaceae	Tolypothrix	1	
				Oscillatoriaceae	Oscillatoria	4
					Phormidium	4
			Potamolinea		1	
			Cyanothecaceae	Cyanothece	1	
			Microcoleaceae	Symploca	1	
		Synechococcales	Merismopediaceae	Aphanocapsa	1	
				Synechocystis	2	
Leptolyngbyaceae	Leptolyngbya		4			
Pseudanabaenales	Pseudanabaenaceae	Jaaginema	1			
	Schizotrichaceae	Schizothrix	1			
<i>Chlorophyta</i>	Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Chlamydomonadaceae	Chlamydomonas	1	
			Chlorosarcinaceae	Chlorosarcina	1	
			Chlorococcaceae	Tetracystis	1	

Таблица 3.14 (продолжение)

<i>Chlorophyta</i>	Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	Chlorella	1
			Trebouxiaceae	Myrmecia	1
		Prasiolales	Prasiolaceae	Stichococcus	1
<i>Bacillariophyta</i>	Bacillariophyceae	Thalassiosiphysales	Catenulaceae	Amphora	1
		Tabellariales	Tabellariaceae	Diatoma	2
		Bacillariales	Bacillariaceae	Nitzshia	1
		Naviculales	Diadesmidaceae	Humidophila	1
			Naviculaceae	Navicula	3
			Neidiaceae	Neidium	1
	Pinnulariaceae		Pinnularia	2	
Coscinodiscophyceae	Aulacoseirales	Aulacoseiraceae	Aulacoseira	1	
<i>Ochrophyta</i>	Xanthophyceae	Tribonematales	Tribonemataceae	Heterothrix	1
				Tribonema	1
<i>Rhodophyta</i>	Florideophyceae	Hildenbrandiales	Hildenbrandiaceae	Hildenbrandia	1
<i>Marchantiophyta</i>	Marchantiopsida	Marchantiales	Marchantiaceae	Marchantia	1
<i>Bryophyta</i>	Bryopsida	Hypnales	Brachytheciaceae	Oxyrrhynchium	1
				Sciurohypnum	1
				Brachytheciastrum	1
			Neckeraceae	Thamnobryum	1
		Amblystegiaceae	Conardia	1	
		Pottiales	Pottiaceae	Microbryum	1
		Dicranales	Fissidentaceae	Fissidens	1
		Bryales	Mniaceae	Plagiomnium	2
Bartramiales	Bartramiaceae	Batramia	1		
<i>Pteridophyta</i>	Polypodiopsida	Polypodiales	Pteridaceae	Adiantum	1
			Aspleniaceae	Asplenium	1
<i>Magnoliophyta</i>	Magnoliopsida	Ranunculales	Ranunculoideae	Caltha	1

Вследствие наличия в пещере мощного водотока, наблюдалось различие видового состава сообществ обрастаний в зависимости от их расположения по отношению к потоку.

По наибольшему обилию выделены доминанты сообществ в различных местообитаниях. Непосредственно в потоке и интенсивно орошаемой зоне вблизи потока были выделены три типа сообществ (рис. 3.28).

*Tun 1.* Моновидовые сообщества красной водоросли *Hildenbrandia rivularis* (Liebmann) J.Agardh, обрастания плотно прилегали к субстрату, могли располагаться на известняке и на гальке, были погруженными в поток или находились в орошаемой зоне.

*Tun 2.* Сообщества с доминированием нитчатых форм цианобактерий родов *Oscillatoria* и *Phormidium*, формирующих слизистые биопленки. В структуре биопленок обнаруживали кристаллы карбоната кальция. Возможно, что это частицы известняка, на котором они формируются, поскольку под сообществами заметна дезинтеграция породы.

3. Сообщества диатомовых водорослей, которые имели различную окраску от красно-бурой до зеленовато-коричневой. Доминировали *Humidophila contenta*, *Amphora* sp. (рис.3.29), виды рода *Navicula*. Эти сообщества обнаруживали либо в виде плотных обрастаний на известняке, либо в ассоциации с обрастаниями цианобактерий где они находились в верхнем слое биопленки.

В орошаемой зоне между потоком и сводом пещеры выделены следующие типы сообществ:

*Tun 1.* Сообщества с преобладанием зеленой водоросли *Chlorella vulgaris*.

*Tun 2.* Сообщества с преобладанием кокковых форм цианобактерий, доминировали *Gloeocapsa punctata* или *Microcystis pulverea*.

*Tun 3.* Сообщества с преобладанием диатомовых водорослей, доминант *Humidophila contenta*.



Рисунок 3.28 – а) Сообщества фототрофов в потоке реки Уатапхы

б) *Hildenbrandia rivularis*

в) *Phormidium irriguum*



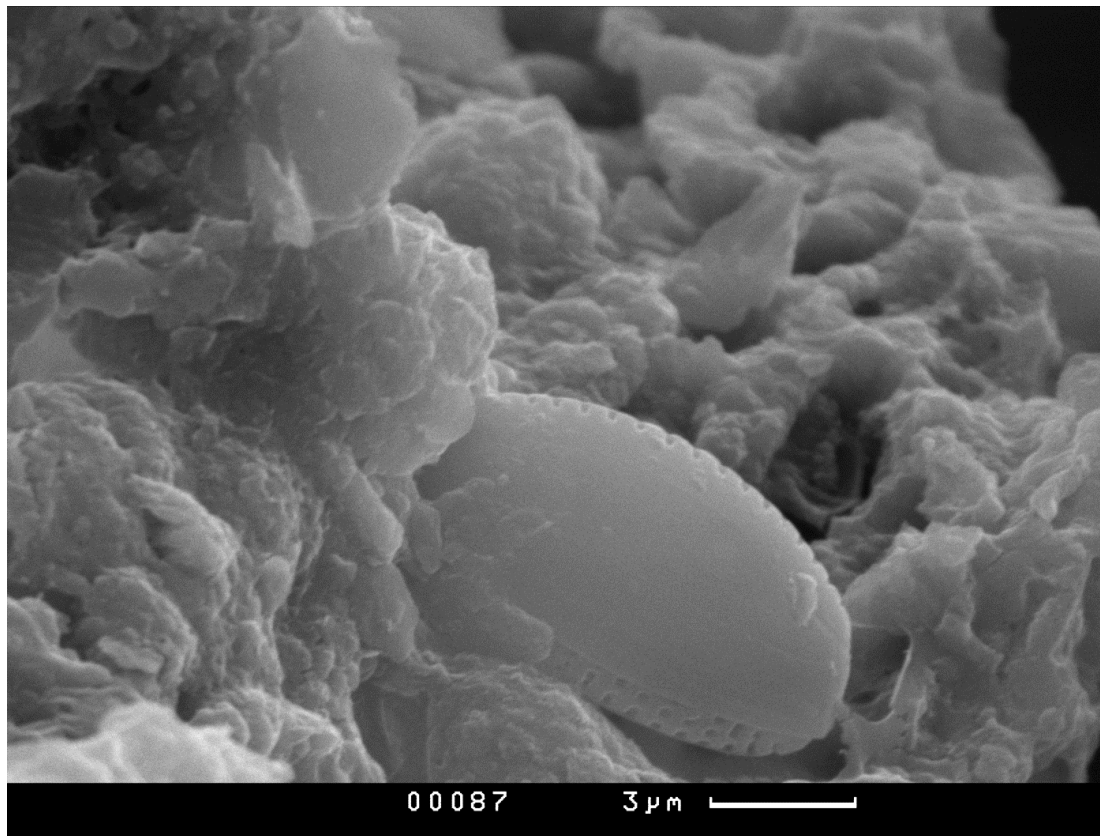


Рисунок 3.29 – *Amphora* sp. в биопленке цианобактерий

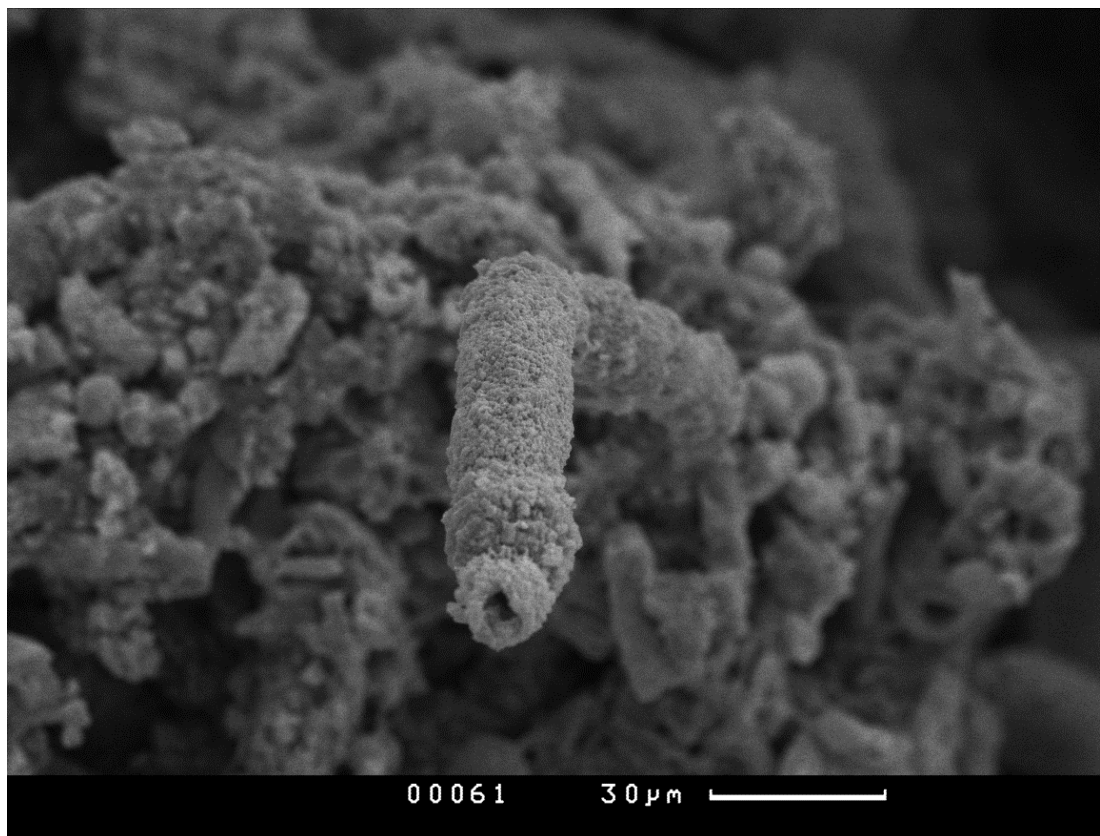


Рисунок 3.30 – *Potamolinea aeruginosa* f. *calcarea* (Gomont) M.D.Martins & L.H.Z.Branco

На своде пещеры вдали от потока развивались следующие типы сообществ:

*Tun 1.* Сообщества нитчатых цианобактерий; доминировали *Tolypotrix calcarata* Schmidle, *Scytonema drilosiphon* Elenkin [Yelenkin] & V.I.Polyansky, *Potamolinea aerugineocaerulea* f. *calcareo* (рис. 3.30).

*Tun 2.* Сообщества с преобладанием зеленой водоросли *Chlorella vulgaris*.

*Tun 3.* Сообщества с преобладанием видов рода *Chroococcus*, доминант *Chroococcus minutus*.

Применение индекса Паляя-Ковнацки для выявления видов доминантов в различных зонах оказалось мало показательным, поскольку сообщества располагались дискретно и в разных сообществах могли доминировать разные виды. Одновременно с этим различалась и площадь сообществ. Следовательно, невозможно было использовать балл обилия, выявленный в каждом пятне обрастаний, без отнесения к его площади. Поэтому было вычислено среднее значение баллов обилия для каждого вида в выделенной зоне.

Проведен кластерный анализ (рис. 3.31) сообществ фототрофов на основе биоразнообразия в различных зонах по отношению к освещенности.

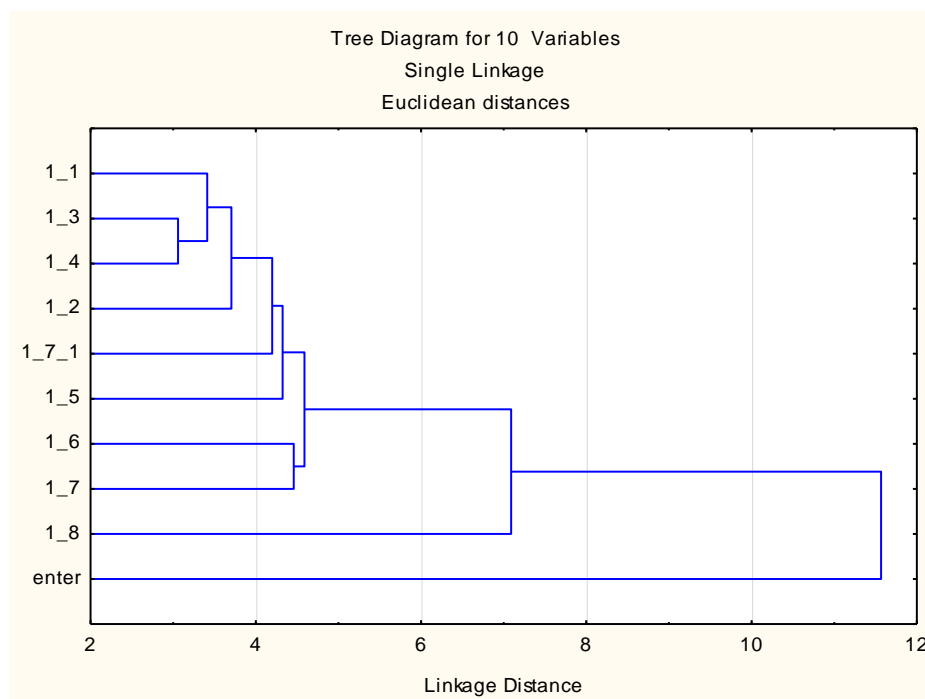


Рисунок 3.31 – Кластерный анализ сообществ фототрофов на основе биоразнообразия в различных зонах по отношению к освещенности

Представители отдела Cyanobacteria имели наибольшую встречаемость во всех исследованных зонах пещеры Голова Отапа. Неоднократно было выявлено доминирование цианобактерий в сообществах фотосинтезирующих организмов во многих пещерах Европы (Selvi, Altuner, 2007; Czerwik- Marcinkowska, Mrozińska, 2009, 2011; Cennamo et al., 2012; Czerwik-Marcinkowska, 2013; Popović et al., 2015). Отмечено, что виды Cyanobacteria можно считать пионерными в генезисе подземных сообществ, поскольку некоторые из них способны фиксировать атмосферный углерод (Gallon et al., 1991), а также вырабатывать экзополимерные вещества (Stal, 2000). *Chroococcus minutus*, один из доминантов сообществ Головы Отапа, был также зарегистрирован в пещерах Греции (Lamprinou et al. 2009), Словении (Mulec, 2008, Mulec, Kosi, 2008), Словакии (Uher, Kováčik, 2003), Турции (Selvi, Altuner, 2007), Венгрии (Buczko, Rajczy, 1989). Виды рода *Gloeocapsa* также часто встречаются в пещерах (Vinogradova et al., 1998, Czerwik-Marcinkowska, Mrozińska, 2011). Представители родов *Chroococcus* и *Gloeocapsa* выделяют не только из подземных местообитаний с низкой освещенностью, но и из поверхностных, например, из сообществ, развивающихся на памятниках, освещенных дневным светом (Scheerer et al., 2009), что подтверждает их возможность развиваться в широких пределах экологических факторов. Кокковая форма цианобактерий превалирует в сообществах пещер, что можно объяснить следующей гипотезой: кокковая форма лучше адаптирована к низким уровням фотонных потоков по сравнению с другими формами цианобактерий (Mulec et al., 2008). Представители Oscillatoriales также часто встречаются в слабо освещенных зонах пещер (Roldán, Hernández-Mariné 2009, Lamprinou et al., 2012). Виды рода *Scytonema* рассматривают одних из доминантов в сообществах, развивающихся на интерфейсах между породой и воздухом (Pattanaik et al., 2007). *Scytonema drilosiphon* способна осаждать кристаллы CaCO<sub>3</sub> на слизистой оболочке, что способствует лучшей выживаемости в условиях пещер (Whitton, 2012). Зеленые водоросли, относящиеся к родам *Chlorella*, *Stichococcus*, диатомовые водоросли, относящиеся к родам *Navicula* и *Pinnularia*, рассматривают как убиквистов, космополитов, способных колонизировать широкий спектр субстратов, независимо

от микроклиматических параметров местообитаний (Macedo et al., 2009). Красная водоросль *Hildenbrandia rivularis*, выявленная в водных потоках в пещере Голова Отапа, ранее не была описана в подземных сообществах.

Данные о биоразнообразии сообществ фототрофов пещеры Голова Отапа были опубликованы в статьях Попкова, Мазина (2018), Роркова, Мазина (2019).

**Пещера Аняшка.** В пещере выявлено 24 вида фототрофов (рис. 3.32), из которых Magnoliophyta – 1 вид (4,34 %), Pteridophyta – 2 вида (8,69%), Bryophyta - 3 вида (13,04 %), Cyanobacteria - 9 видов (39,13 %), Bacillariophyta - 5 видов (21,73 %), Chlorophyta - 3 вида (13,03 %), Rhodophyta – 1 вид (4,34 %). Список видов представлен в приложении 11, а таксономическая структура – в табл. 3.15.

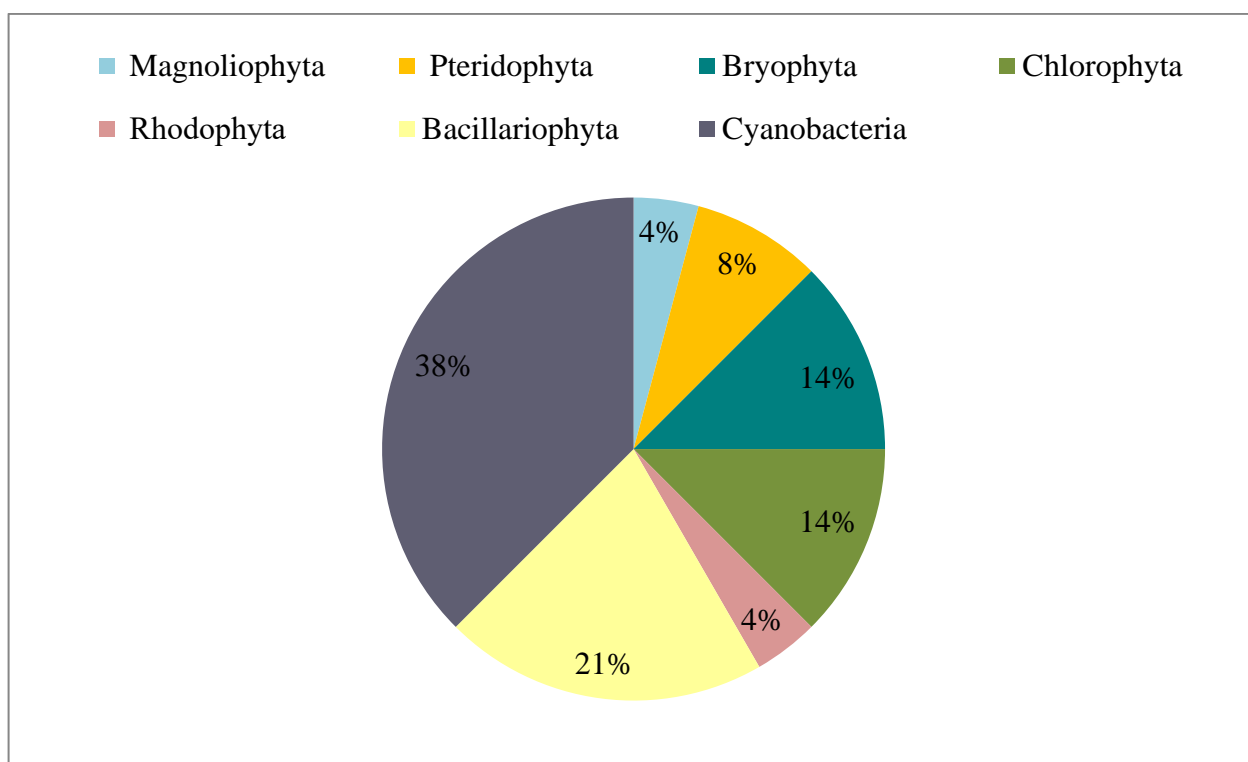


Рисунок 3.32 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам

В таксономической структуре преобладали представители отдела Cyanobacteria. Наиболее представленным был порядок Synecococcales (семейство Leptolyngbyaceae) и Chroococcales (семейство Chroococcus).

Видовой состав фотосинтезирующих сообществ различался в зонах по отношению к водному потоку (рис. 3.33). В водном потоке доминировала красная

водоросль *Hildenbrandia rivularis* (рис. 3.34, рис. 3.35), в то время как в орошаемой зоне доминантами были мох *Marchantia polymorpha* L. (рис. 3.36) и зеленая водоросль *Chlorella vulgaris*. Непосредственно в зоне входа доминировали *Barbula* sp. и *Klebsormidium subtile* (Kützing) Mikhailyuk, Glaser, Holzinger & Karsten (рис. 3.37).

Таблица 3.15.

## Таксономическая структура сообществ фототрофов

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов
<b>Magnoliophyta</b>	Magnoliopsida	Rosales	Rosaceae	Potentilla	1
<b>Pteridophyta</b>	Polypodiopsida	Polypodiales	Pteridaceae	Adiantum	1
			Aspleniaceae	Asplenium	1
<b>Marchantiophyta</b>	Marchantiopsida	Marchantiales	Marchantiaceae	Marchantia	1
<b>Bryophyta</b>	Bryopsida	Pottiales	Pottiaceae	Barbula	1
		Dicranales	Fissidentaceae	Fissidens	1
<b>Chlorophyta</b>	Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	Chlorella	1
	Chlorophyceae	Chaetophorales	Chaetophoraceae	Gongrosira	1
<b>Rhodophyta</b>	Florideophyceae	Hildenbrandiales	Hildenbrandiaceae	Hildenbrandia	1
<b>Bacillariophyta</b>	Bacillariophyceae	Thalassiosiphysales	Catenulaceae	Amphora	1
		Tabellariales	Tabellariaceae	Diatoma	1
		Naviculales	Diadesmidaceae	Humidophila	1
			Naviculaceae	Navicula	2
<b>Cyanobacteria</b>	Cyanophyceae	Chroococcales	Chroococcaceae	Chroococcus	2
			Aphanothecaceae	Gloeothece	1
		Synechococcales	Leptolyngbyaceae	Leptolyngbya	3
				Phormidesmis	1
		Oscillatoriales	Microcoleaceae	Johanseninema	1
			Coleofasciculaceae	Anagnostidinema	1
<b>Charophyta</b>	Klebsormidiophyceae	Klebsormidiales	Klebsormidiaceae	Klebsormidium	1

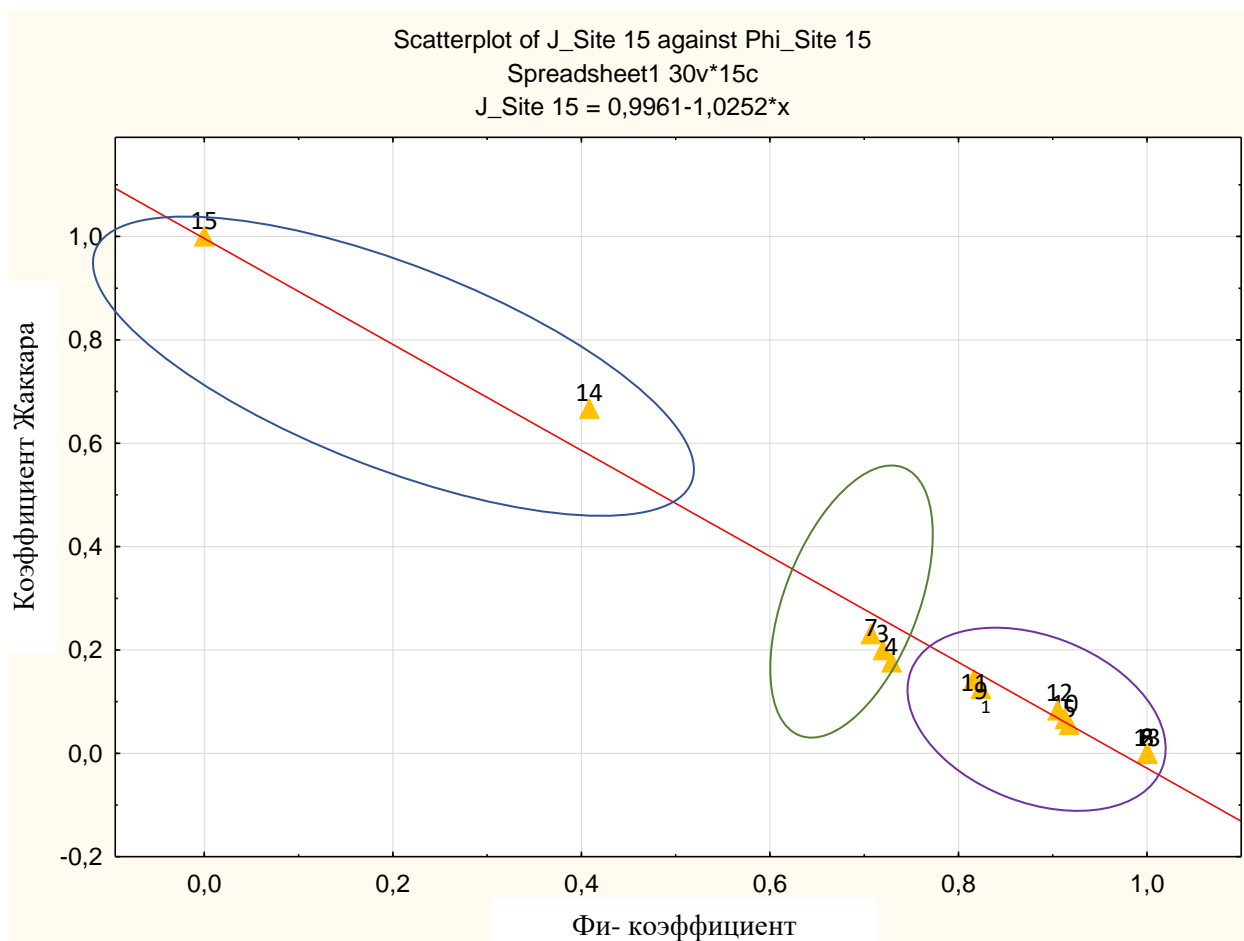


Рисунок 3.33 – Кластерный анализ на основе видового состава сообществ фотосинтезирующих организмов в зонах по отношению к водному

*Marshantia polymorpha* является видом космополитом, обнаруженным вокруг среды обитания человека в регионах с умеренным климатом (Bischler-Causse, 1993), однако в подземных местообитаниях выявляется крайне редко (Мазина, 2015). Этот вид был обнаружен в сообществах ламповой флоры Новоафонской пещеры (Мазина, 2015), во входной зоне пещеры Голова Отапа (Роркова, Mazina, 2019).

Виды рода *Barbula* относятся к мхам юго-западной части Большого Кавказа (Дорошина, 2015). Представители рода *Klebsormidium* выявлены в пещерах Словении (Ettl, Gärtner, 1995), Великобритании (Mazon, Williams, 1966) и России (Abdullin, Sharipova, 2004).

Данные о биоразнообразии сообществ фототрофов пещеры Аняшка опубликованы в статье Mazina et al (2020).



Рисунок 3.34 – Популяции красной водоросли *Hildenbrandia rivularis*

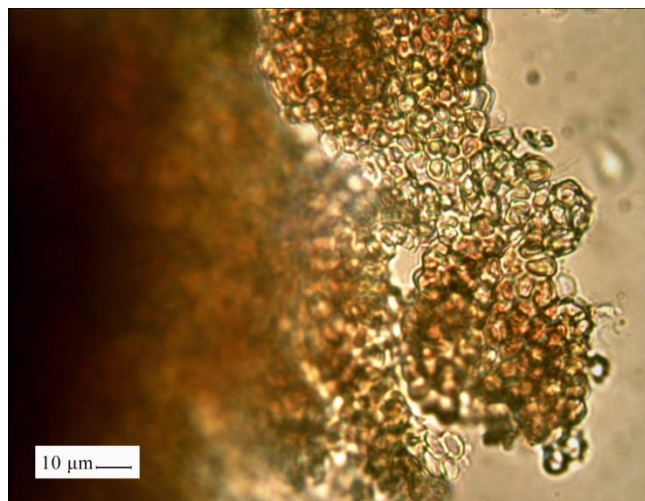


Рисунок 3.35 – *Hildenbrandia rivularis*

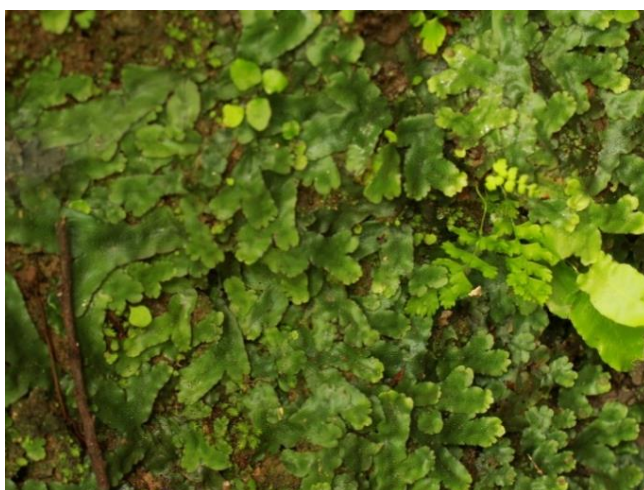


Рисунок 3.36 – *Marshantia polymorpha*



Рисунок 3.37 – *Klebsormidium subtile*

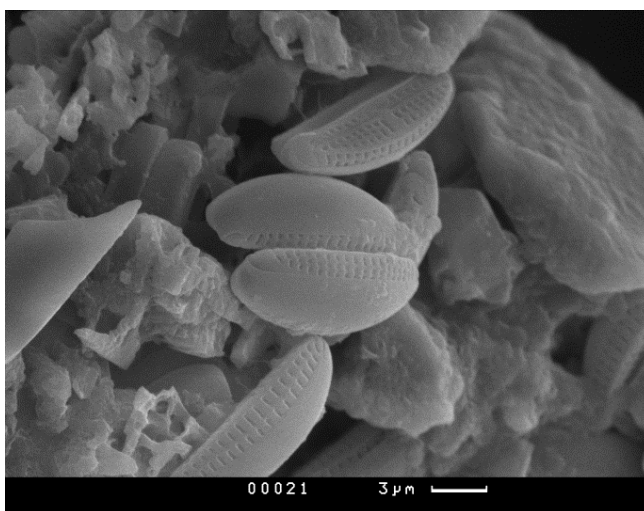


Рисунок 3.38 – *Amphora* sp.

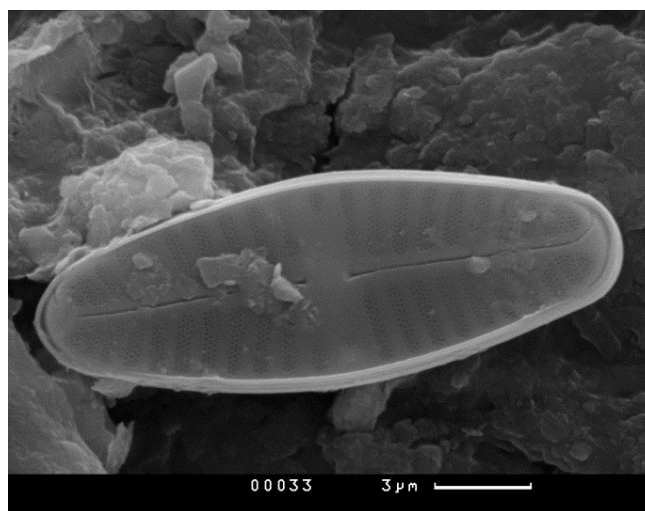


Рисунок 3.39 – *Navicula* sp.

**Грот Симона Канонита (Псырцха).** В гроте Симона Канонита выявлено 28 видов фототрофов (рис. 3.40), из них Bryophyta – 3 вида (10,34 % от видового состава), Cyanobacteria – 17 видов (58,62 %), Bacillariophyta - 3 вида (10,34 %), Chlorophyta – 5 видов (17,24 %). Список видов представлен в Приложении 12, а таксономическая структура – в таблице 3.16.

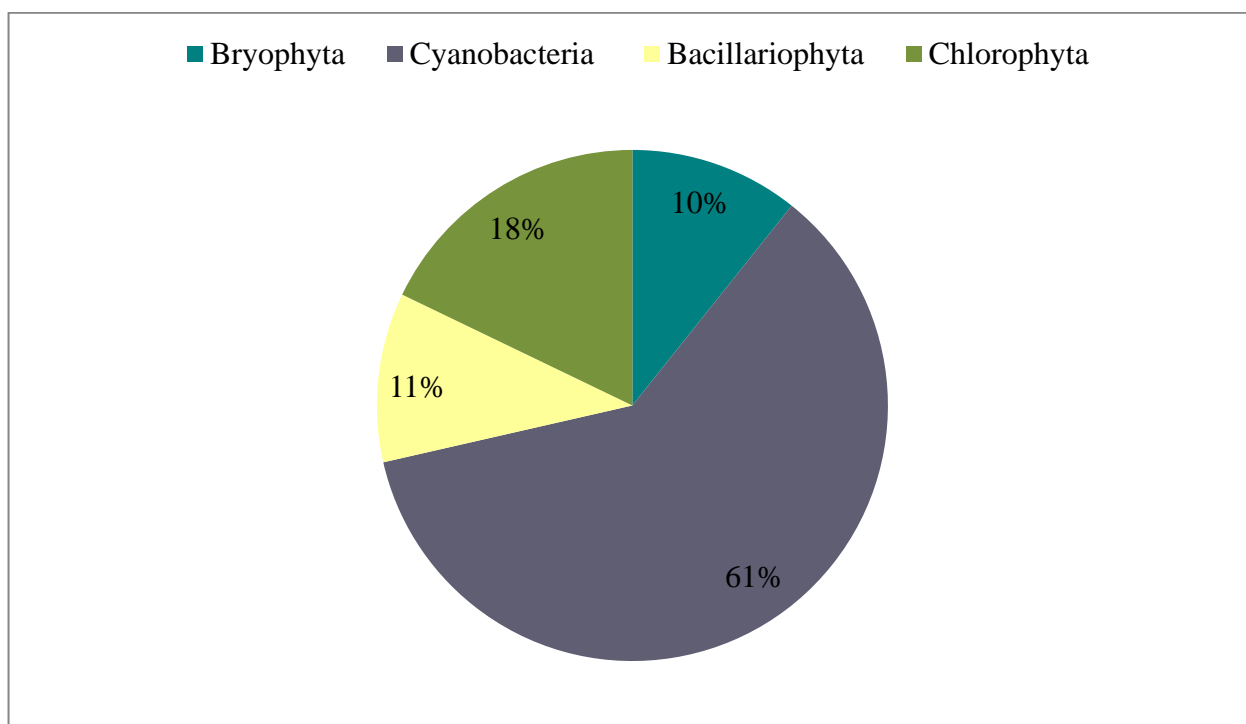


Рисунок 3.40 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам

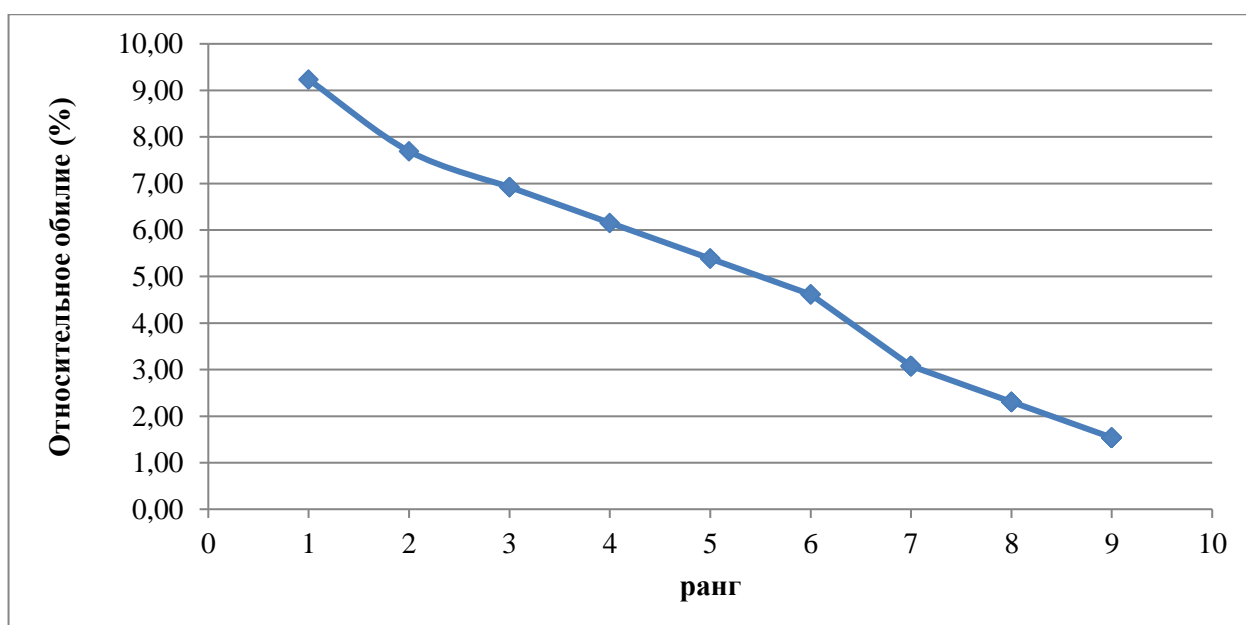


Рисунок 3.41 – Кривая рангового распределения обилий видов



Таблица 3.16.

## Таксономическая структура сообществ фототрофов

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов
<i>Cyanobacteria</i>	Cyanophyceae	Chroococcales	Chroococcaceae	Chroococcus	2
			Microcystaceae	Gloeocapsa	2
				Microcystis	2
		Aphanothecaceae	Gloeotheca	1	
		Synechococcales	Leptolyngbyaceae	Leptolyngbya	4
			Merismopediaceae	Aphanocapsa	1
		Nostocales	Nostocaceae	Nostoc	2
		Oscillatoriales	Cyanothecaceae	Cyanotheca	1
Coleofasciculaceae	Anagnostidinema		1		
Oscillatoriaceae	Oscillatoria		1		
<i>Bacillariophyta</i>	Coscinodiscophyceae	Melosirales	Melosiraceae	Melosira	1
			Orthoseiraceae	Orthoseira	1
	Bacillariophyceae	Naviculales	Diadesmidaceae	Humidophila	1
<i>Chlorophyta</i>	Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Chlorococcaceae	Spongiochloris	1
				Chlorococcum	1
		Chlorosarcinaceae	Chlorosarcinopsis	1	
	Sphaeropleales	Bracteacoccaceae	Bracteacoccus	1	
	Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	Chlorella	1
<i>Bryophyta</i>	Bryopsida	Pottiales	Pottiaceae	Gymnostomum	1
		Hypnales	Brachytheciaceae	Brachytheciastrum	1
				Oxyrrhynchium	1

В сообществах фотосинтезирующих организмов доминировали зеленые водоросли *Chlorosarcinopsis minor* (Gerneck) Herndon (П.-К. 7,44) и *Chlorella vulgaris* (П.-К. 6,19), диатомовая водоросль *Humidophila contenta* (П.-К. 7,44) и цианобактерия *Nostoc microscopicum* Carmichael ex Bornet & Flahault (П.-К. 5,77) (рис.3.42 – 3.45).



Рисунок 3.42 – Сообщества цианобактерий

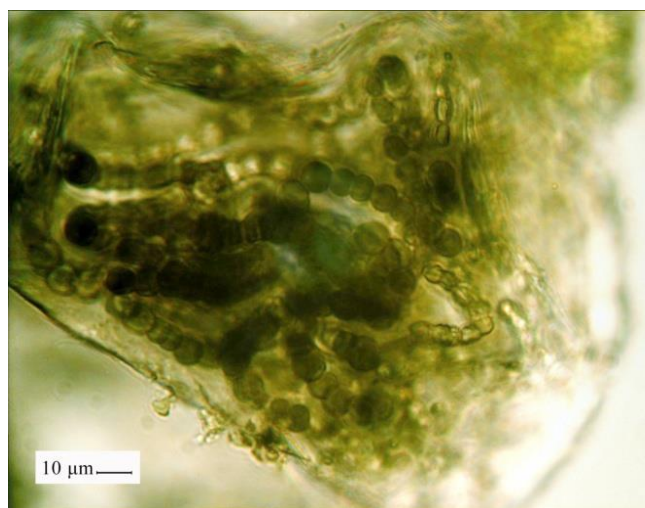


Рисунок 3.43 – *Nostoc microscopicum*

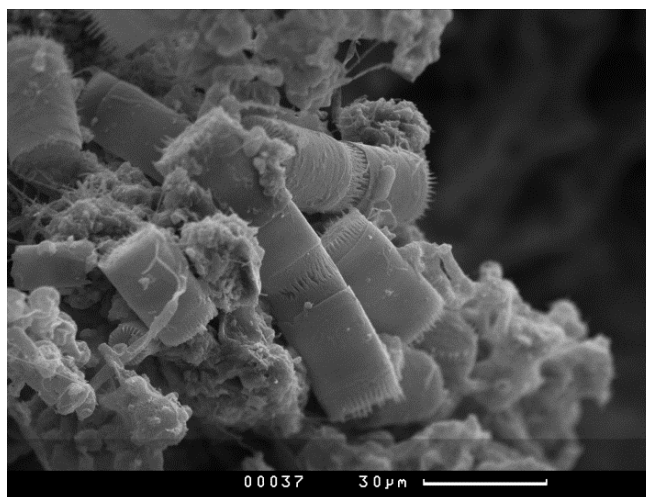


Рисунок 3.44 – Популяция *Orthoseira roeseana*

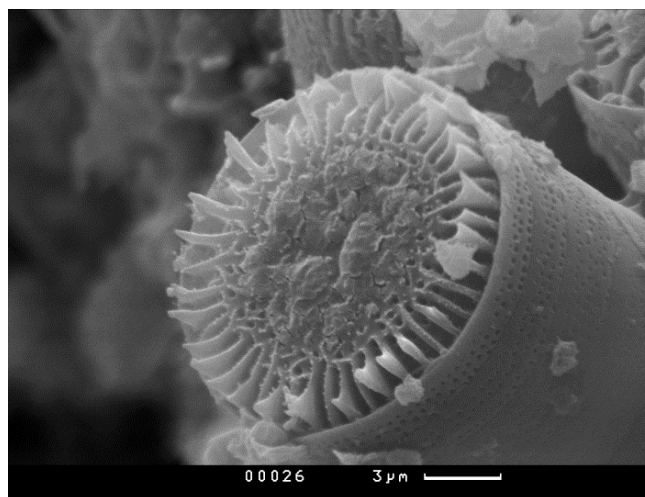


Рисунок 3.45 – *Orthoseira roeseana*

*Chlorosarcinopsis minor* выявлен в сообществах подземных полостей Чехии (Pouličková, Hašler, 2007) и России (Абдуллин, 2009). *Chlorosarcinopsis minor* – почвенный вид, характерный для России (встречается в Ленинградской,

Московской и Оренбургской обл.) и Таджикистана (1200 м над ур. м.) (Андреева, 1998).

*Nostoc microscopicum* выявлен в сообществах подземных полостей Словении (Mulec, Kosi, 2008), Словакии (Uher, Kováčik, 2002), Турции (Selvi, Altuner, 2007), Венгрии (Kol, 1964) и России (Шарипова, Абдуллин, 2006).

Согласно Falasco et al. (2014) *Humidophila contenta* является эврибионтом, выявляемым в различных экологических условиях. Абдуллин (2009) обнаружил этот вид во входной зоне пещеры Шульган-Таш (Южный Урал), которая находится под прямым воздействием дневного света, а также подвержена значительным колебаниям температуры и влажности в течение сезонов. В Thurston Lava Tube на Гавайях присутствие *Humidophila contenta* было установлено вблизи входа и выхода пещеры, в областях, освещенных естественным светом. *Humidophila contenta* была обнаружена как на влажных стенах, так и на мохообразных (Rushforth et al., 1984; Roldán & Hernández-Mariné, 2009), при этом обилие было выше на породе. Во время своих исследований авторы также исследовали сумеречную зону пещеры (искусственно освещенную лампами накаливания), но наличие этого вида отмечено не было (Rushforth et al., 1984).

*Humidophila contenta* не проявляет специфичности по отношению к субстрату, развиваясь как на кальците (Hernández-Mariné et al., 2001; Selvi & Altuner, 2007; Ivarsson et al., 2013), так и на песчанике (Hoffmann & Darienko, 2005). Согласно Garbacki et al. (1999), *Humidophila contenta*, по-видимому, выживает в различных экологических условиях, как с точки зрения освещенности, так и наличия воды. Абдуллин (2009, 2011) выделяли *Humidophila contenta* в зонах капеза, так и на сухих поверхностях в одной и той же подземной среде обитания, а Czerwik- Marcinkowska & Mrozińska (2011) обнаружили этот вид как в условиях с высокой, так и низкой влажностью воздуха. Несмотря на это, влажность и температура воздуха должны быть постоянными в течение сезона. Развитие *Humidophila contenta* было отмечено в подземных местообитаниях, характеризующихся широким диапазоном температуры и влажности соответственно 8-14 ° C и 65-100% (Мазина, Максимов, 2011) в течение сезонов.

Что касается pH, то *Humidophila contenta* способна колонизировать кислотные субстраты (pH = 3,7-6,0) (Pouličková & Hašler, 2007).

**Пещера Мааникварская.** В пещере выявлено 17 видов фототрофов (рис. 3.46), из них Bryophyta – 6 видов (35,29 % от видового состава), Magnoliophyta – 2 вида (11,76 %), Cyanobacteria – 8 видов (47,06 %), Chlorophyta - 1 вид (5,88 %). Список видов представлен в Приложении 13, а таксономическая структура – в таблице 3.17.

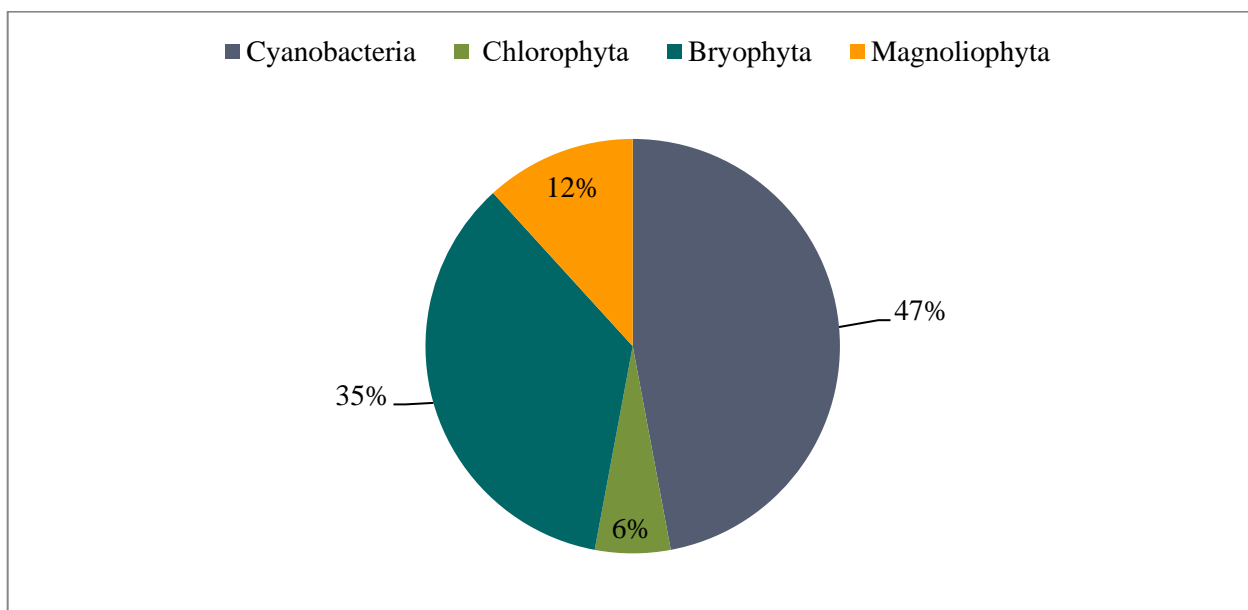


Рисунок 3.46 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам

В таксономической структуре доминировали виды отдела Cyanobacteria. Наиболее представленным был порядок Chroococcales (семейства Microcystaceae, Chroococcaceae). Среди мохообразных преобладали Нурнаles (3 семейства, 4 рода, 4 вида).

Анализ значений относительного обилия показал, что в сообществах фотосинтезирующих организмов доминировал мох *Thamnobryum alopecurum* (Hedw.) Nieuwl. ex Gang. (рис. 3.47), субдоминантами были цианобактерия *Nostoc microscopicum* и зеленая водоросль *Chlorella vulgaris*.

Таблица 3.17.

## Таксономическая структура сообществ фототрофов

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов
<i>Cyanobacteria</i>	Cyanophyceae	Chroococcales	Microcystaceae	Gloeocapsa	1
			Chroococcaceae	Chroococcus	2
		Synechococcales	Leptolyngbyaceae	Leptolyngbya	2
		Nostocales	Nostocaceae	Nostoc	1
<i>Chlorophyta</i>	Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	Chlorella	1
<i>Bryophyta</i>	Bryopsida	Hypnales	Brachytheciaceae	Oxyrrhynchium	1
				Sciurohypnum	1
			Neckeraceae	Thamnobryum	1
			Anomodontaceae	Anomodon	1
		Dicranales	Fissidentaceae	Fissidens	1
		Pottiales	Pottiaceae	Gymnostomum	1
<i>Magnoliophyta</i>	Magnoliopsida	Rosales	Rosaceae	Potentilla	1
		Ericales	Primulaceae	Cyclamen	1

Согласно Puglisi et al. (2019) мох *Thamnobryum alopecurum* хорошо адаптирован к условиям пещер и может быть отнесен к троглофильным видам. *Thamnobryum alopecurum* выявлен в пещерах Чехии (Kubesova, 2001), Сицилии (Puglisi et al., 2019), Великобритании (Pentecost, Zhaohui, 2001).



Рисунок 3.47 – *Thamnobryum alopecurum*

**Новоафонская пещера.** В зоне естественного входа выявлено 18 видов фотосинтезирующих организмов (рис. 3.48), из них Bryophyta – 9 видов (50 % от видового состава), Cyanobacteria – 7 видов (39,89 %), Chlorophyta – 1 вид (5,56%), Bacillariophyta – 1 вид (5,56%). Список видов представлен в Приложении 14, а таксономическая структура – в таблице 3.18.

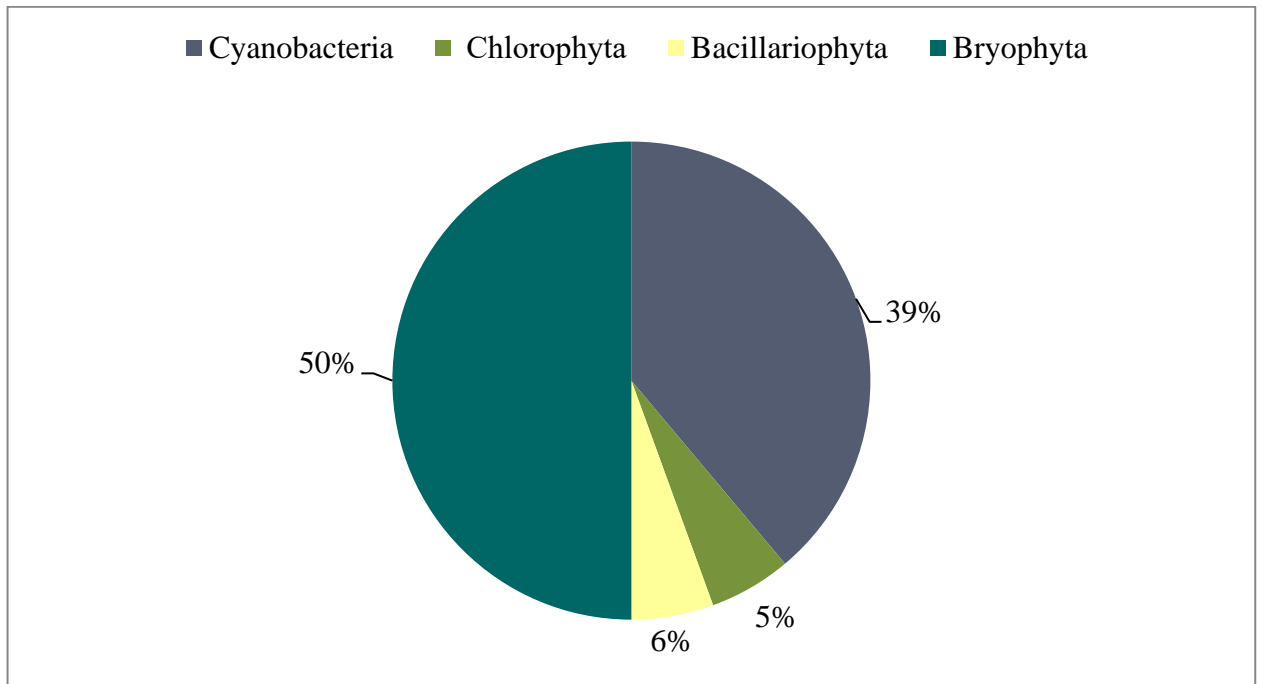


Рисунок 3.48 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам

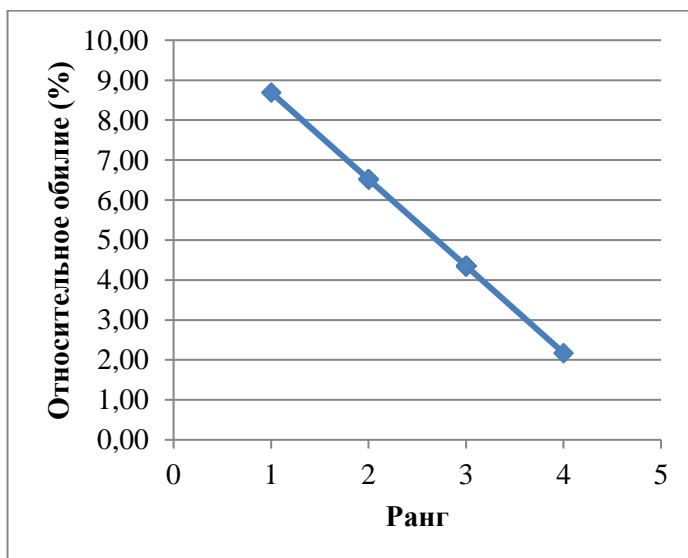


Рисунок 3.49 – Кривая рангового распределения видов

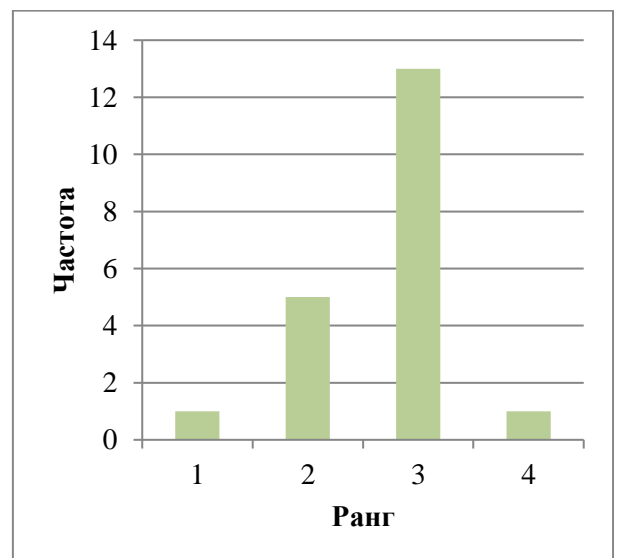


Рисунок 3.50 – Частота распределения рангов

Таблица 3.18.

## Таксономическая структура сообществ фототрофов

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов
<i>Cyanobacteria</i>	Cyanophyceae	Chroococcales	Microcystaceae	Gloeocapsa	1
				Microcystis	1
			Chroococcaceae	Chroococcus	2
		Aphanothecaceae	Gloeothece	1	
		Synechococcales	Merismopediaceae	Aphanocapsa	1
Nostocales	Nostocaceae	Nostoc	1		
<i>Chlorophyta</i>	Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	Chlorella	1
<i>Bacillariophyta</i>	Bacillariophyceae	Naviculales	Diadesmidaceae	Humidophila	1
<i>Bryophyta</i>	Bryopsida	Hypnales	Brachytheciaceae	Oxyrrhynchium	1
				Sciurohypnum	1
				Brachythecium	1
			Neckeraceae	Thamnobryum	1
			Anomodontaceae	Anomodon	1
			Amblystegiaceae	Amblystegium	1
			Leucodontaceae	Leucodon	1
		Dicranales	Fissidentaceae	Fissidens	1
Bryales	Mniaceae	Plagiomnium	1		

Анализ таксономической структуры показал преобладание представителей отдела Bryophyta. Наибольшую встречаемость имели виды порядка Hypnales (5 семейств, 7 родов и 7 видов). Среди цианобактерий доминировали представители порядка Chroococcales (семейства Microcystaceae, Chroococcaceae, Aphanothecaceae).

В сообществе фотосинтезирующих организмов доминировал мох *Thamnobryum alopecurum*, субдоминантами были *Humidophila contenta*, *Brachythecium rutabulum* (Hedw.) B.S.G., *Anomodon attenuates* (Hedw.) Hueb., *Amblystegium serpens* (Hedw.) Hueb.

Преобладание мохообразных в зоне естественного входа связано, прежде всего с высокой освещенностью биотопов. Мох *Thamnobryum alopecurum* также доминировал во входной зоне пещеры Мааникварская, которая расположена вблизи города Новый Афон.

В работах Privitera et al. (1997) и Puglisi et al. (2019) отмечено, что *Thamnobryum alopecurum* относится к важным компонентам лиминарная и сублиминарная флоры пещер, а также хорошо адаптирован к лимиту освещенности за счет фотоморфоз.

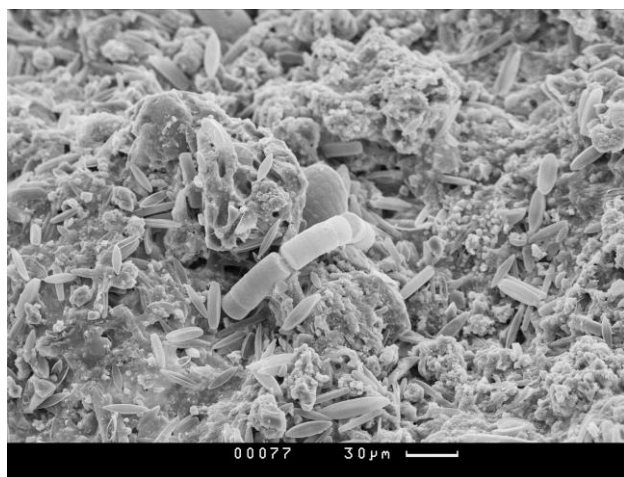


Рисунок 3.51 – Сообщества диатомовых водорослей

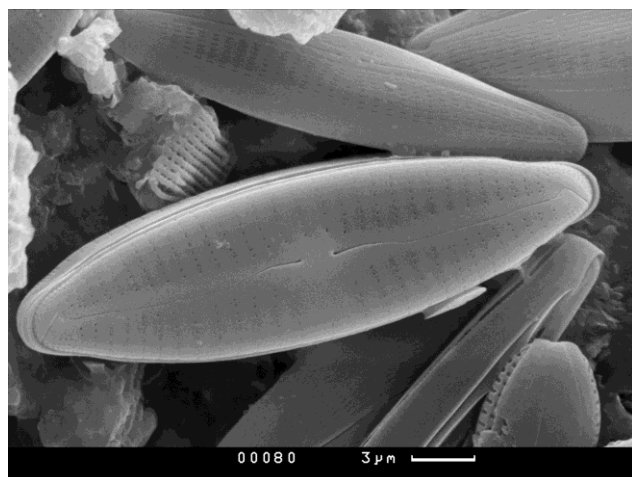


Рисунок 3.52 – *Navicula* sp.

**Ахштырская.** В зоне входа, освещенной естественным светом, а также в зонах искусственного освещения выявлено 74 вида фотосинтезирующих организмов (рис. 3.53), из них Bryophyta – 22 вида (29,73% от видового состава), Cyanobacteria – 20 видов (27,03%), Chlorophyta – 10 видов (13,51%), Bacillariophyta – 7 видов (9,46%), Polypodiophyta – 7 видов (9,46%), Magnoliophyta – 6 видов (8,11%), Marchantiophyta – 1 вид (1,35%). Только 1 вид лишайника был обнаружен в пещере Ахштырская. Список видов представлен в Приложении 15, а таксономическая структура – в таблице 3.19.

В таксономической структуре фототрофных сообществ преобладали мхи. Наиболее часто среди Bryophyta встречались представители отряда Нуrplanes (6 семейств, 9 родов и 11 видов). Среди цианобактерий наиболее распространенным был отряд Nostocales с 7 видами в 5 родах: *Anabaena*, *Nostoc*, *Trichormus*, *Scytonema* и *Tolypothrix*.

Согласно относительной встречаемости в сообществах входной зоны доминировали зеленая водоросль *Chlorella vulgaris*, цианобактерии *Microcystis*



*pulverea*, *Gloeocapsa punctata*, *Synechocystis aquatilis* Sauvageau и мхи *Eucladium verticillatum* (Brid.) Bruch & Schimp. in B.S.G., *Fissidens gracilifolius* Brugg.-Nann. Et Nyh. In Nyh. При этом в сообществах ламповой флоры преобладали заростки папоротников, цианобактерии *Scytonema drilosiphon*, *Microcystis pulverea* и мох *Eucladium verticillatum*.

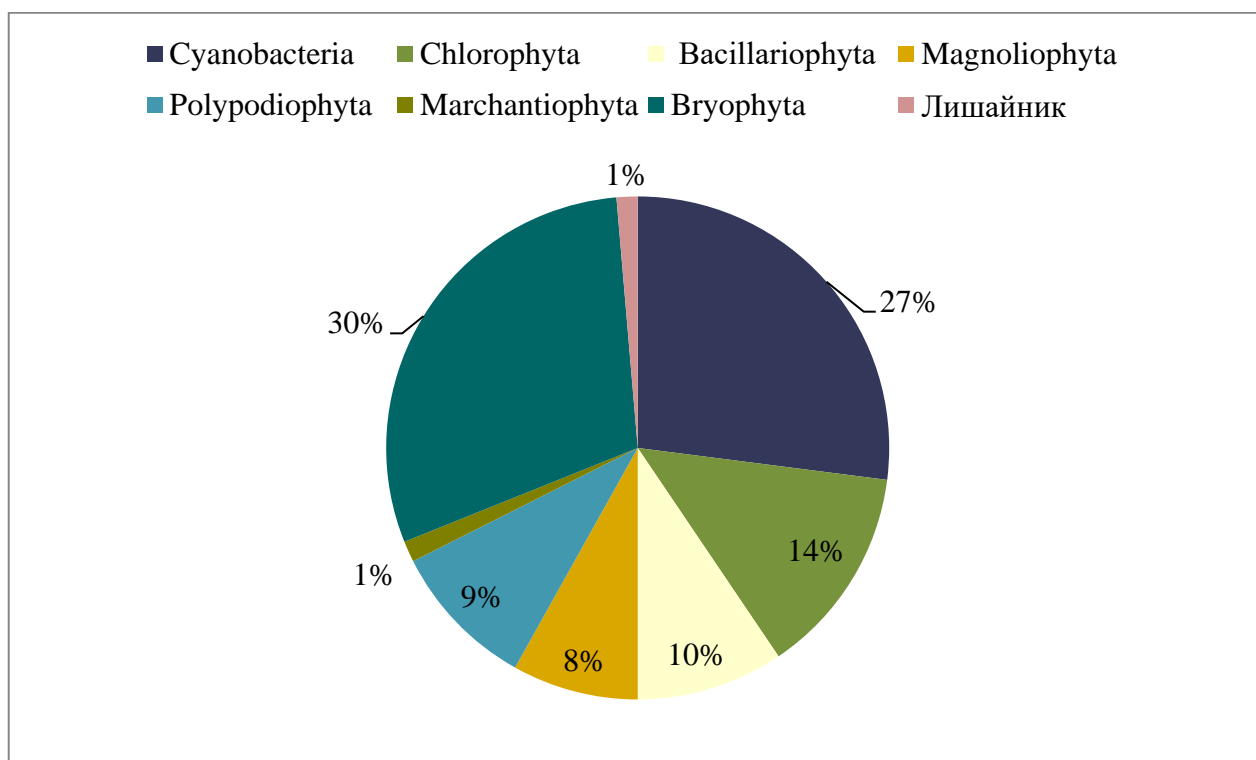


Рисунок 3.53 – Диаграмма распределения видов фототрофов по отделам

Наибольшую встречаемость среди диатомовых имели *Humidophila contenta* (рис. 5.54) и *Navicula* sp. (рис. 5.55).

Как правило в экскурсионным пещерах в составе ламповой флоре преобладают цианобактерии (Mulec et al., 2008; Smith, Olson, 2007; Czerwik-Marcinkowska, Mrozińska, 2011; Lamprinou et al., 2014; Popović et al., 2015). Однако, в пещере Ахштырская преобладали представители Bryophyta и Cyanobacteria.

Туфообразующий мох *Eucladium verticillatum*, доминирующий в зоне как искусственного, так и естественного освещения, относится к видам-космополитам и часто выделяется исследователями в подземных полостях (Dalby, 1966a;

Komáromy et al., 1985; Buczkó, Rajczy, 1989; Mulec, Kubešová, 2010; Puglisi et al., 2018).

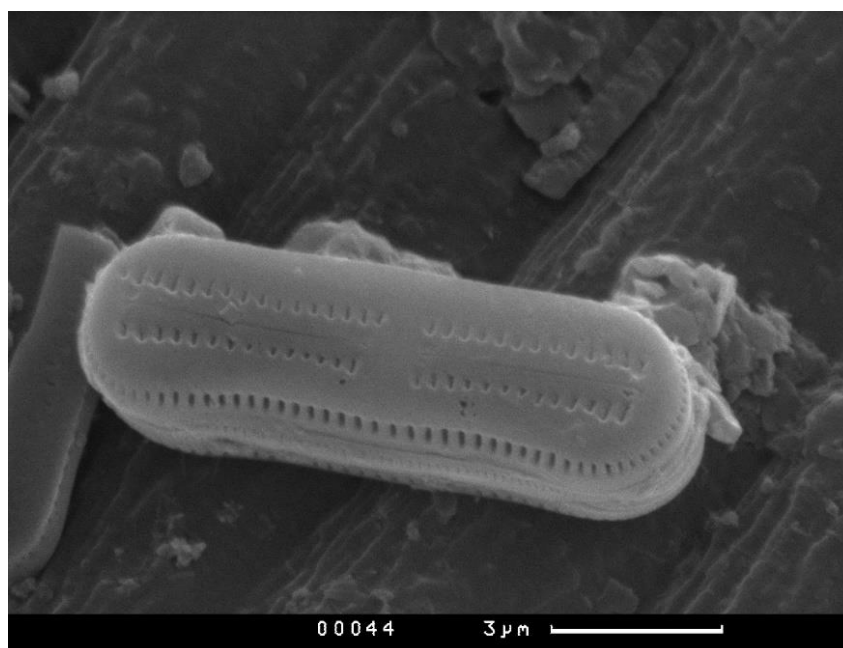


Рисунок 3.54 – *Humidophila contenta*

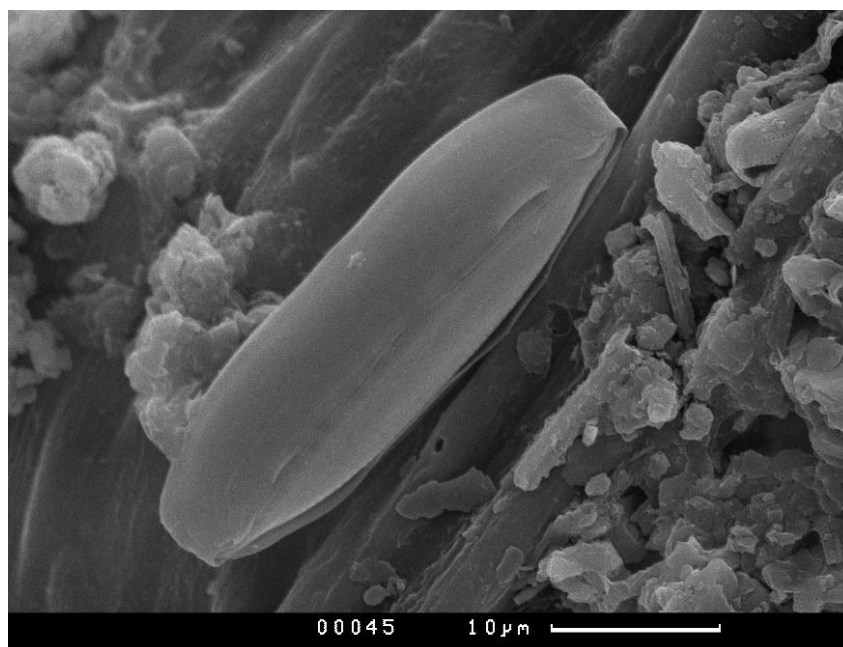


Рисунок 5.55 – *Navicula* sp.

Данные о биоразнообразии сообществ фототрофов пещеры Ахштырская опубликованы в статье Popkova et al (2019).

Таблица 3.19.

## Таксономическая структура сообществ фототрофов

Отдел	Класс	Порядок	Семейство	Род	Число видов
Cyanobacteria	Cyanophyceae	Chroococcales	Microcystaceae	Microcystis	1
			Aphanothecaceae	Gloeocapsa	3
				Aphanothece	1
		Nostocales	Nostocaceae	Anabaena	1
				Nostoc	2
				Trichormus	1
			Scytonemataceae	Scytonema	1
			Tolypothrichaceae	Tolypothrix	2
		Synechococcales	Merismopediaceae	Synechocystis	1
			Leptolyngbyaceae	Leptolyngbya	2
			Pseudanabaenaceae	Pseudanabaena	1
				Jaaginema	2
		Oscillatoriales	Oscillatoriaceae	Phormidium	1
Oscillatoria	1				
Chlorophyta	Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Chlorococcaceae	Chlorococcum	2
		Sphaeropleales	Mychonastaceae	Mychonastes	1
	Trebouxiophyceae	Prasiolales	Prasiolaceae	Stichococcus	1
		Trebouxiophyceae	Coccomyxaceae	Coccomyxa	1
		Chlorellales	Chlorellaceae	Muriella	1
				Chlorella	1
	Klebsormidiophyceae	Klebsormidiales	Klebsormidiaceae	Klebsormidium	2
	Ulvophyceae	Ulotrichales	Ulotrichaceae	Ulothrix	1
Bacillariophyta	Bacillariophyceae	Naviculales	Naviculaceae	Navicula	2
			Diadesmidaceae	Humidophila	2
			Pinnulariaceae	Pinnularia	1
		Bacillariales	Bacillariaceae	Hantzschia	1
	Coscinodiscophyceae	Aulacoseirales	Aulacoseiraceae	Aulacoseira	1

Таблица 3.19 (продолжение).

<b>Magnoliophyta</b>	Magnoliopsida	Apiales	Araliaceae	Hedera	1	
		Poales	Cyperaceae	Carex	1	
			Poaceae	Poa	1	
		Geraniales	Geraniaceae	Geranium	1	
		Caryophyllales	Caryophyllaceae	Stellaria	1	
		Asterales	Campanulaceae	Campanula	1	
<b>Polypodiophyta</b>	Polypodiopsida	Polypodiales	Aspleniaceae	Asplenium	3	
			Cystopteridaceae	Gymnocarpium	1	
			Woodsiaceae	Woodsia	1	
			Pteridaceae	Pteris	1	
				Adiantum	1	
<b>Marchantiophyta</b>	Metzgeriidae	Metzgeriales	Metzgeriaceae	Metzgeria	1	
<b>Bryophyta</b>	Bryopsida	Hypnales	Anomodontaceae	Anomodon	1	
			Amblystegiaceae	Amblystegium	1	
				Platydictya	1	
				Conardia	1	
				Hygroamblystegium	1	
			Brachytheciaceae	Oxyrrhynchium	1	
				Sciuro-hypnum	2	
			Neckeraceae	Thamnobryum	1	
			Leskeaceae	Lescurea	1	
			Plagiotheciaceae	Isopterygiopsis	1	
			Dicranales	Rhabdoweisiaceae	Amphidium	1
				Fissidentaceae	Fissidens	3
			Grimmiales	Grimmiaceae	Niphotrichum	1
				Seligeriaceae	Seligeria pusilla	1
			Pottiales	Pottiaceae	Eucladium	1
					Tortula	1
			Bryales	Bryaceae	Rosulabryum	1
			Orthotrichales	Orthotrichaceae	Orthotrichum	1
			Bartramiales	Bartramiaceae	Plagiopus	1

### 3.2 Оценка биоразнообразия сообществ исследованных полостей

Проведен расчет индексов биоразнообразия Шеннона и Симпсона для сообществ фотосинтезирующих организмов исследованных полостей (рис 3.56). Наибольшее видовое разнообразие (индекс Шеннона – 4,13; индекс Симпсона – 0,02) отмечено в пещере Голова Отапа, где обнаружено максимальное количество биотопов различной степени обводненности. Видовое разнообразие уменьшается и повышается значимость доминантов в пещерах гротового типа, за исключением грота Симона Кананита, что объясняется большим количеством местообитаний данной полости. Наименьшее видовое разнообразие отмечено в кельях Старого Ореха (индекс Шеннона – 2,21; индекс Симпсона – 0,09). Это может быть связано с низкой влажностью субстратов.

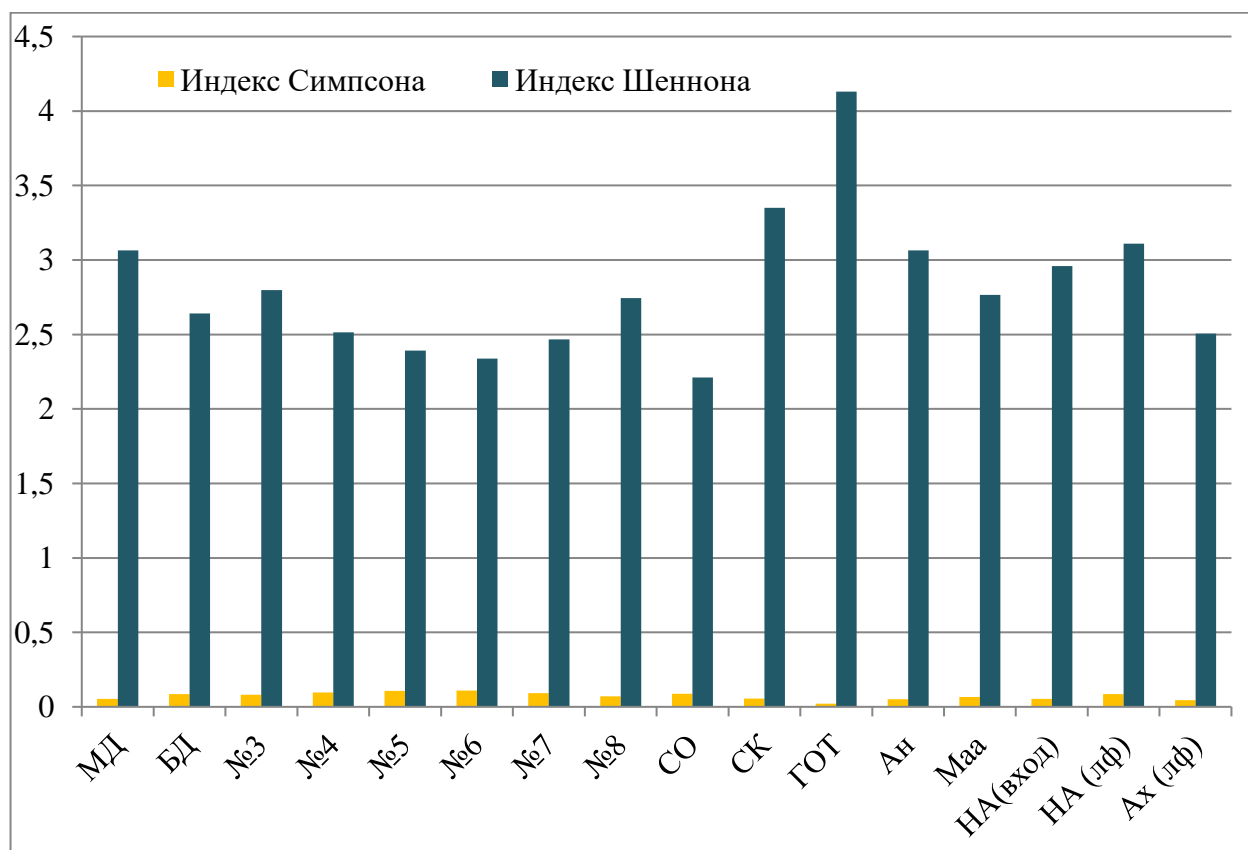


Рисунок 3.56 – Индексы биоразнообразия исследованных подземных полостей

Проведен корреляционный анализ зависимости видового разнообразия от микроклиматических параметров пещер (температура, влажность, содержание

CO<sub>2</sub>). Обнаружено отсутствие зависимости между биоразнообразием фототрофов пещер и содержанием CO<sub>2</sub> ( $r=0,019$ ), а также температурой воздуха ( $r=0,018$ ), выявлена слабая положительная корреляция между влажностью воздуха и биоразнообразием ( $r=0,6$ ).

В литературе широко обсуждается влияние факторов различной природы на развитие фототрофных сообществ (Mulec et al., 2008; Martinez, Asencio, 2010; Borderie et al., 2014; Lamprinou et al., 2014). Отмечено, что наибольшее влияние на колонизацию субстратов фотосинтезирующими видами оказывают освещенность, температура и наличие водных потоков (Виноградова и др., 1998; Mulec et al., 2008; Martinez, Asencio, 2010). При этом другие характеристики пещер, такие как размер, ориентация и морфология входа, свойства субстратов, циркуляция воздуха, гидрогеологические условия, также определяют формирование сообществ (Vinogradova et al., 2004; Виноградова и др., 2009; Martinez, Asencio, 2010; Czerwik-Marcinkowska, 2013). Следует отметить, что, в основном, авторы рассматривают влияние экологических факторов на видовой состав сообществ, но не на биоразнообразие в целом.

### **Выводы к главе 3**

1. Выявлено 290 видов фототрофов в исследованных полостях: 33 вида – в пещерах Воронежской области, 29 видов – в гроте Симона Кананита, 15 видов – в кельях Старого Орхя, 77 видов – в пещере Голова Отапа, 24 вида – в пещере Аняшка, 21 вид – в естественном входе Новоафонской пещеры, 17 видов – в пещере Мааникварская, 74 вида – в пещере Ахштырская.

2. Отмечено, что видовое разнообразие фототрофов максимально в сообществах входной зоны п. Голова Отапа ( $D=0,02$ ), где обнаружено максимальное количество биотопов. Видовое разнообразие фототрофов уменьшается и повышается значимость доминантов в пещерах гротового типа ( $D=0,05-0,089$ ), за исключением грота Симона Кананита.

3. Корреляционный анализ выявил слабую положительную корреляцию между влажностью воздуха и биоразнообразием фототрофов пещер ( $r=0,6$ ).

## ГЛАВА 4. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ ОБРАСТАНИЙ ФОТОТРОФОВ ПОДЗЕМНЫХ ПОЛОСТЕЙ

### 4.1 Пещеры гротового типа

В данном разделе проведено сравнение биоразнообразия освещенных участков пещер, в которых зоны входа – гротового типа. Гротом называется поверхностная форма рельефа, неглубокая горизонтальная пещера со сводчатым потолком и широким входом (Тимофеев и др., 1991). В данной работе под входом гротового типа понимается также широкий вход или входная часть искусственной пещеры, освещенная естественным светом за счет не только входа, но и окон и проемов, когда освещенная зона пропорциональна или незначительно больше входа или внешней стены пещеры.

В результате сравнения таксономического состава в отделе Bryophyta, общих видов мохообразных в пещерах разных регионов не обнаружено (табл. 4.1). Отмечено сходство на уровне семейства Brachytheciaceae.

Таблица 4.1.

Сравнение таксономического состава пещер в отделе Bryophyta

Класс	Порядок	Семейство	М	Б	№	№	№	№	№	№	С	С	
			Д	Д	3	4	5	6	7	8	О	К	
			Число видов										
Bryopsida	Grimmiales	Seligeriaceae	2	2	2	2	2	2	2	2	1	0	0
	Bryales	Bartramia- ceae	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Hypnales	Brachythe- ciaceae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2
	Timmiales	Timmiaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	Pottiales	Pottiaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Сходство на уровне отдела Chlorophyta не установлено (табл. 4.2). Исключением является порядок Chlorellales (семейство Chlorellaceae), представители которого встречаются во всех полостях. Единственным видом зеленых водорослей, выявленным из всех полостей, был вид *Chlorella vulgaris*.

Таблица 4.2.

## Сравнение таксономического состава пещер в отделе Chlorophyta

Класс	Порядок	Семейство	М	Б	№	№	№	№	№	№	С	С
			Д	Д	3	4	5	6	7	8	О	К
			Число видов									
Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Chlamydomonadaceae	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0
		Chlorococcaceae	2	1	2	1	1	1	2	2	0	1
		Coccomyxaceae	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
		Chlorosarcinaceae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
	Sphaeropleales	Mychonastaceae	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
		Bracteococcaceae	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1
		Radiococcaceae	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0
Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	2	2	3	1	1	1	2	2	1	1
	Prasiolales	Prasiolaceae	1	1	1	1	0	0	2	1	0	0

Представители порядков Chroococcales (семейство Chroococcaceae) и Nostocales (семейство Nostocaceae) обнаружены во всех полостях, в то время как Oscillatoriales только в кельях старого Орхья и гроте Симона Кананита (табл. 4.3). Виды порядка Synecococcales различались в пещерах различных регионов. Например, представители семейств Pseudanabaenaceae и Leptolyngbyaceae отмечены в пещерах Воронежской обл. и Абхазии, но не в кельях Молдавии, а виды семейства Merismopediaceae обнаружены в подземных полостях Молдавии и Абхазии, но не обнаружены в Воронежской обл.

Единственным общим видом цианобактерий, выделенным из всех исследованных полостей, был *Chroococcus minutus*.

Сходство таксономического состава пещер разных регионов на уровне отдела Bacillariophyta не обнаружено (табл. 4.4). Исключение – представители порядков Melosirales (семейство Melosiraceae) и Stephanodiscales (семейство Stephanodiscaceae), выделенные из пещер Абхазии и Молдавии, но не обнаруженные в подземных полостях Воронежской обл.



Таблица 4.3.

Сравнение таксономического состава пещер в отделе Cyanobacteria

Класс	Порядок	Семейство	М	Б	№	№	№	№	№	№	С	С	
			Д	Д	3	4	5	6	7	8	О	К	
			Число видов										
Cyanophyceae	Chroococcales	Chroococcaceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2
		Microcystaceae	2	2	2	1	1	1	0	1	1	4	
		Aphanothecaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
	Synechococcales	Pseudanabaenaceae	1	0	1	1	1	1	0	1	2	0	
		Merismopediaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	
		Leptolyngbyaceae	3	2	2	2	2	2	2	2	0	4	
	Nostocales	Nostocaceae	2	2	2	2	1	1	1	2	1	2	
		Aphanizomenonaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
	Oscillatoriales	Coleofasciculaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
		Oscillatoriaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
Cyanothecaceae		0	0	0	0	0	0	0	0	0	1		

Таблица 4.4.

Сравнение таксономического состава пещер в отделе Bacillariophyta

Класс	Порядок	Семейство	М	Б	№	№	№	№	№	№	С	С
			Д	Д	3	4	5	6	7	8	О	К
			Число видов									
Bacillariophyceae	Bacillariales	Bacillariaceae	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0
	Naviculales	Diadesmidaceae	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1
		Naviculaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
	Tabellariales	Tabellariaceae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coscinodiscophyceae	Melosirales	Melosiraceae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Mediophyceae	Stephanodiscales	Stephanodiscaceae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	

Сравнение таксономического состава исследованных полостей гротового типа выявило преобладание цианобактерий в известняковых пещерах, а зеленых водорослей – в некоторых меловых (Большие Дивы, пещера №3, пещера №7) (рис.4.1).



Проведен кластерный анализ пещер гротового типа на основе состава водорослевых таксонов. Анализ показал, что можно выделить два основных кластера (рис. 4.2). В первый кластер вошли пещеры Воронежской области, в то время как второй кластер – кельи Старого Орхя и грот Симона Кананита.

Для более точного анализа проведен кластерный анализ пещер гротового типа с использованием данных собственных исследований, а также списки видов фототрофов, представленные в литературе (Buczko', Rajczy, 1989; Виноградова и др., 2009; Cennamo et al., 2012). Для сравнения были выбраны следующие сходные подземные полости гротового типа:

1. Пещеры гротового типа **Венгрии** (3 полости): Kis Vizes-barlang, Nagy Vizes-barlang, Beremendi-ordoglyuk (Buczko', Rajczy, 1989).

2. Пещеры гротового типа **Украины**. Грот Залучанский, в окрестностях с. Залучье, образован нагромождением известняковых валунов. Товтра «Першак» в окрестностях с. Белого считается геологическим памятником. Грот Бакотский на высоком северном берегу Бакотского залива р. Днестр, также образован скоплением крупных обломков известняка. Бакотский скальный монастырь, кельи которого выбиты в известняковой скале (Виноградова и др., 2009).

3. Пещеры гротового типа **Италии**. Пещера Сибиллы (Sybil's Cave) вырублена в вулканическом неаполитанском желтом туфе. Piscina Mirabilis представляет собой цистерну, также вырубленную в туфе (Cennamo et al., 2012).

Кластерный анализ показал, что можно выделить четыре основных кластера (рис. 4.3). В первый кластер вошли пещеры Воронежской области, в то время как второй кластер – кельи Старого Орхя и кельи Бакотского монастыря. Третий кластер образован пещерами Италии и Венгрии. Однако, третий кластер также можно разделить на два кластера меньшего размера: один содержит пещеры Венгрии, а второй содержит Италии. В четвертый кластер вошли гроты Украины и Абхазии. Оценка сходства по индексу Жаккара (табл. 4.6) выявило достоверное сходство между пещерами одного региона и достоверное различие между пещерами разных регионов. Данные опубликованы в статье Мазиной, Попковой (2020).

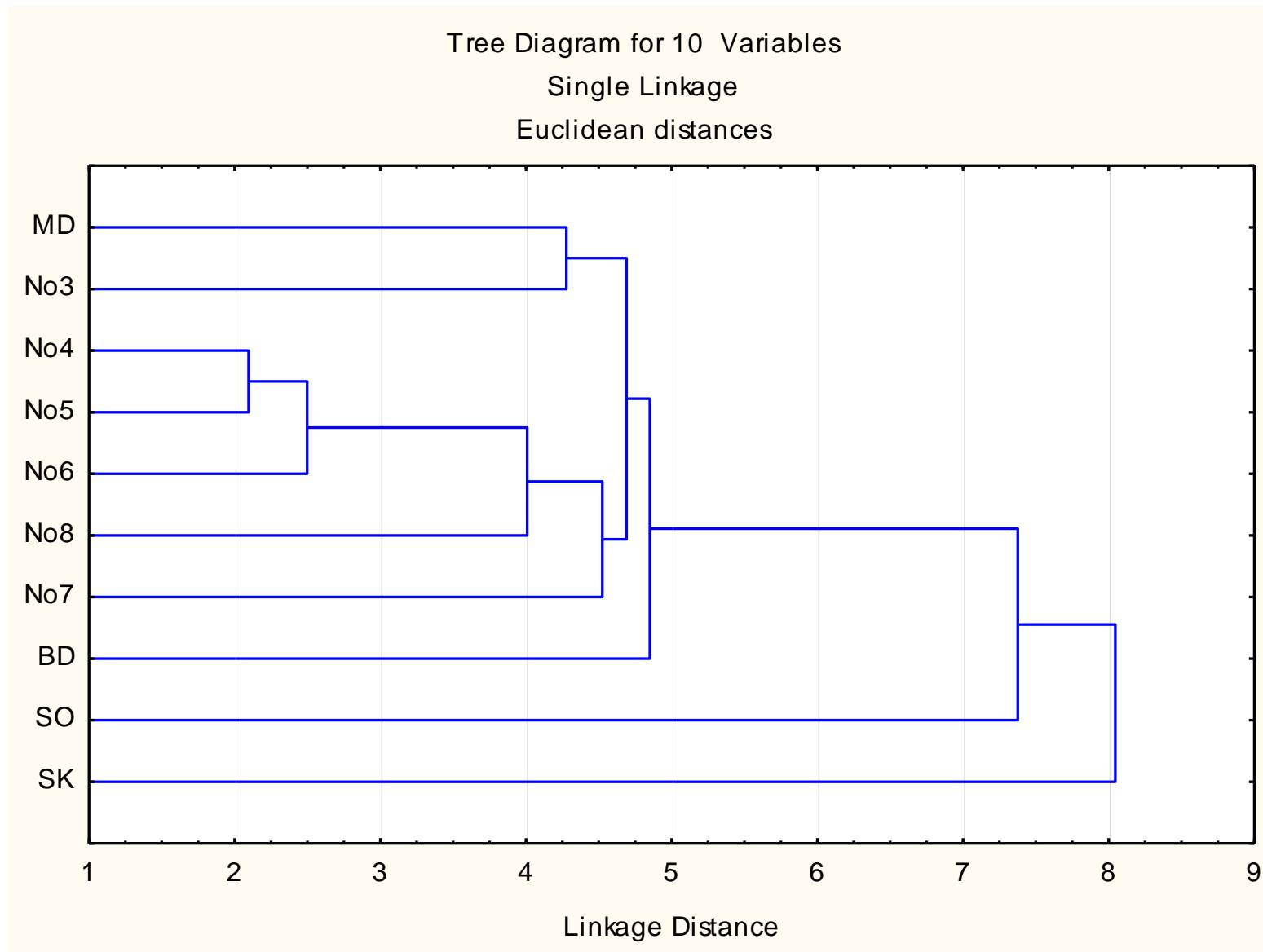


Рисунок 4.2 – Кластерный анализ пещер гротового типа на основе состава сообществ фотосинтезирующих организмов

Таблица 4.6.

Значения индекса Жаккара для пещер гротового типа

	MD	BD	No3	No4	No5	No6	No7	No8	SO	SK	SybC	PisM	Zal	Per	BacG	BacMon	KV	NV	BO
<b>MD</b>	-	0,61	0,70	0,58	0,50	0,46	0,39	0,65	0,09	0,22	0,02	0,03	0,10	0,09	0,07	0,06	0,08	0,04	0,04
<b>BD</b>	-	-	0,52	0,48	0,39	0,41	0,39	0,44	0,07	0,17	0,03	0,03	0,09	0,06	0,05	0,07	0,06	0,03	0,04
<b>No3</b>	-	-	-	0,54	0,52	0,48	0,41	0,62	0,09	0,20	0,02	0,03	0,12	0,11	0,08	0,06	0,08	0,04	0,04
<b>No4</b>	-	-	-	-	0,87	0,80	0,56	0,68	0,13	0,22	0,03	0,04	0,07	0,04	0,04	0,04	0,07	0,06	0,02
<b>No5</b>	-	-	-	-	-	0,79	0,53	0,58	0,14	0,24	0,03	0,04	0,05	0,04	0,04	0,05	0,07	0,06	0,02
<b>No6</b>	-	-	-	-	-	-	0,47	0,53	0,15	0,24	0,04	0,04	0,08	0,04	0,04	0,05	0,08	0,06	0,02
<b>No7</b>	-	-	-	-	-	-	-	0,50	0,09	0,17	0,03	0,04	0,05	0,04	0,04	0,05	0,07	0,09	0,02
<b>No8</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,12	0,21	0,03	0,03	0,07	0,06	0,04	0,04	0,06	0,05	0,02
<b>SO</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,14	0,00	0,00	0,02	0,02	0,04	0,00	0,08	0,06	0,05
<b>SK</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,02	0,02	0,05	0,05	0,05	0,03	0,07	0,11	0,05
<b>SybC</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,43	0,00	0,04	0,04	0,04	0,00	0,00	0,00
<b>PisM</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,00	0,02	0,04	0,05	0,00	0,00	0,00
<b>Zal</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,36	0,25	0,08	0,04	0,08	0,07
<b>Per</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,43	0,09	0,08	0,07	0,10
<b>BacG</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,11	0,06	0,03	0,06
<b>BacMon</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,04	0,00	0,02
<b>KV</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,23	0,17
<b>NV</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,26
<b>BO</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

\* Примечание MD-Малые Дивы (РФ), BD – Большие Дивы (РФ), SO – кельи Старого Орхея (Молдова), BacMon – Бакотский Монастырь (Украина), SybC – Sybil's Cave (Италия), PisM – Piscina Mirabilis (Италия), KV – Kis Vizes-barlang (Венгрия), NV – Nagy Vizes-barlang (Венгрия), BO – Veremendi-ordoglyuk (Венгрия), SK – грот Симона Кананита (Абхазия), Zal – грот Залучанский (Украина), Per – Товтра «Першак» (Украина), BacG – грот Бакотский (Украина).

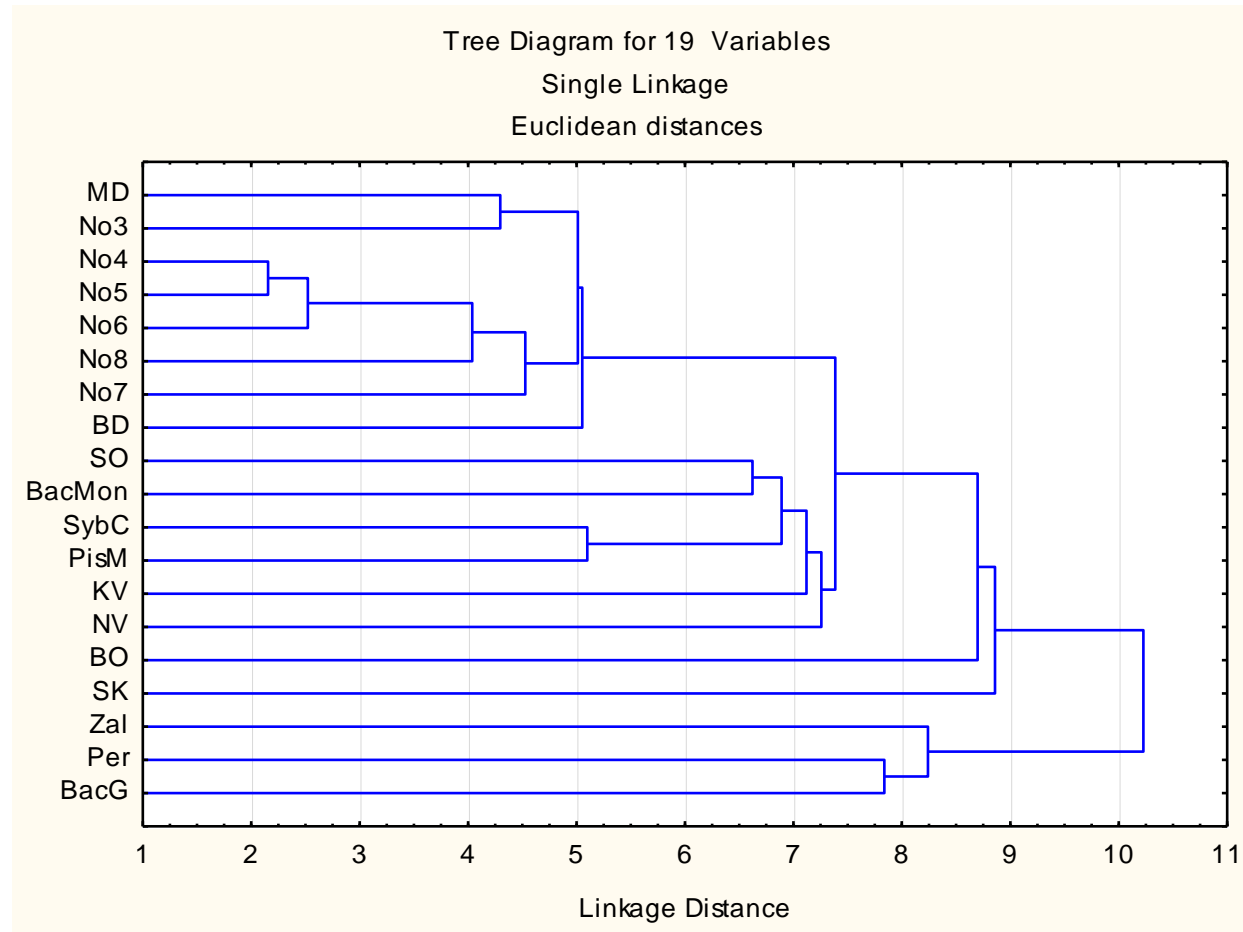


Рисунок 4.3 – Кластерный анализ пещер гротового типа на основе состава сообществ фотосинтезирующих организмов

\* Примечание MD-Малые Дивы (РФ), BD – Большие Дивы (РФ), SO – кельи Старого Ореха (Молдова), BacMon – Бакотский Монастырь (Украина), SybC – Sybil's Cave (Италия), PisM – Piscina Mirabilis (Италия), KV – Kis Vizes-barlang (Венгрия), NV – Nagy Vizes-barlang (Венгрия), BO – Beremendi-ordoglyuk (Венгрия), SK – грот Симона Кананита (Абхазия), Zal – грот Залучанский (Украина), Per – Товтра «Першак» (Украина), BacG – грот Бакотский (Украина).

## 4.2 Пещеры – источники

В данном разделе проведено сравнение биоразнообразия пещер – источников. Дублянский (1977) определил пещеру-источник или эффлюэнтную пещеру как пещеру, из которой вытекала или вытекает вода. Из пещеры Голова Отапа вытекает мощный карстовый источник (река Уатаптхы) с большим дебитом, сохраняющимся в периоды длительной межени. По определению Гвоздецкого (1981) данный тип пещеры соответствует категории «источник воклюзский».

Для сравнения были выбраны пещеры-источники Аняшка и Голова Отапа, которые различаются по размерам и степени антропогенного воздействия.

В результате сравнения таксономического состава полостей, выявлено преобладание представителей отдела Cyanobacteria в обеих пещерах. Отмечено сходства распределения видов по отделам (рис. 4.4).

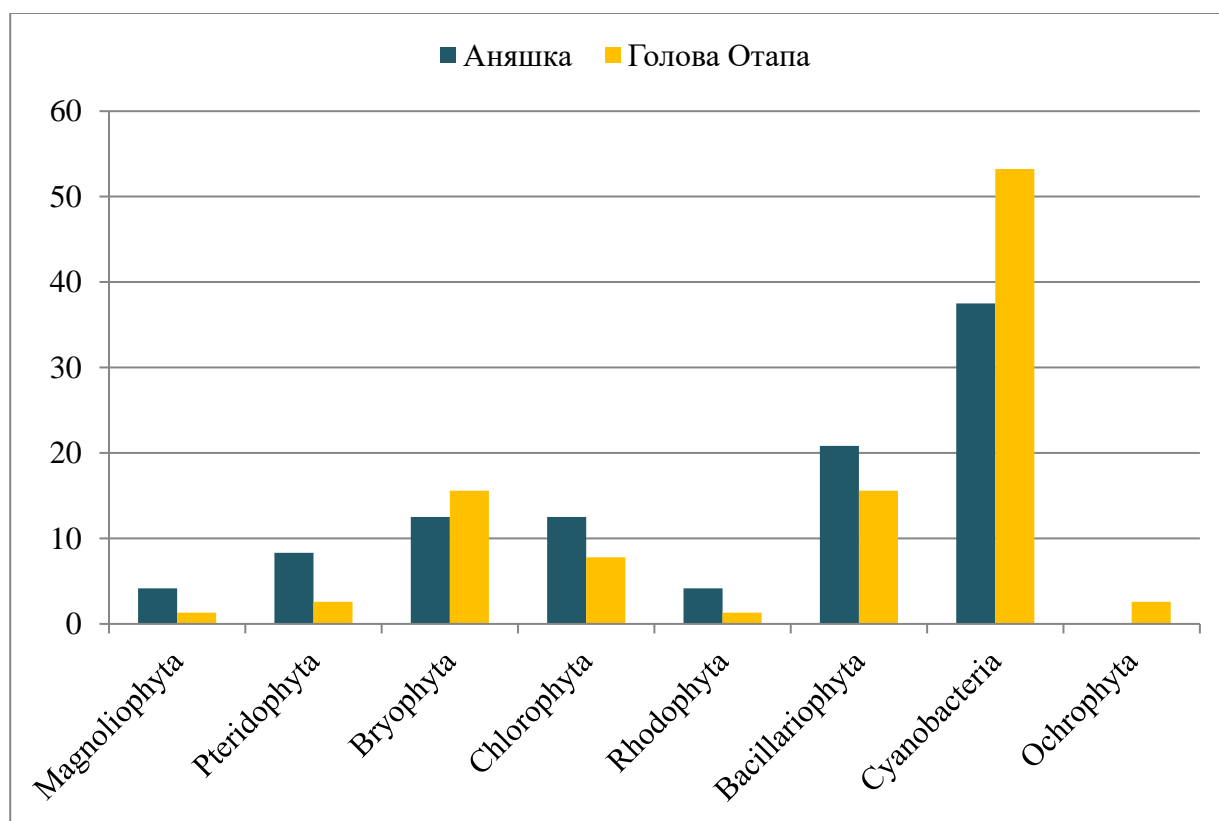


Рисунок 4.4 – Сравнение таксономической структуры пещер-источников

Сравнение таксономического состава пещер в отделе Bryophyta показало низкое сходство видов мохообразных – 3 общих вида (табл. 4.7). Сходство отмечено на уровне порядков Marchantiales (семейство Marchantiaceae), Pottiales (семейство Pottiaceae) и Dicranales (семейство Fissidentaceae). В составе бриофлоры пещер источников установлены общие виды: *Fissidens bryoides*, *Marshantia polymorpha*, *Phyllitis scolopendrium*.

Таблица 4.7.

Сравнение таксономического состава пещер в отделе Bryophyta

Класс	Порядок	Семейство	Голова Отапа	Аняшка
			Число видов	
Marchantiopsida	Marchantiales	Marchantiaceae	1	1
Bryopsida	Hypnales	Brachytheciaceae	3	0
		Neckeraceae	1	0
		Amblystegiaceae	1	0
		Pottiales	Pottiaceae	1
	Dicranales	Fissidentaceae	1	1
	Bryales	Mniaceae	1	0
	Bartramiales	Bartramiaceae	1	0

Таксономический состав пещер в отделе Chlorophyta не сходен, за исключением порядка Chlorellales (семейство Chlorellaceae) (табл. 4.8). Единственным видом, выявленным в обеих полостях, был *Chlorella vulgaris*.

Таблица 4.8.

Сравнение таксономического состава пещер в отделе Chlorophyta

Класс	Порядок	Семейство	Голова Отапа	Аняшка
			Число видов	
Chlorophyceae	Chlamydomonadales	Chlamydomonadaceae	1	0
		Chlorosarcinaceae	1	0
		Chlorococcaceae	1	0
	Chaetophorales	Chaetophoraceae	0	1
Trebouxiophyceae	Chlorellales	Chlorellaceae	1	1
		Trebouxiaceae	1	0
	Prasiolales	Prasiolaceae	1	0



Представители порядков Chroococcales (семейства Chroococcaceae и Aphanothecaceae), Oscillatoriales (семейство Microcoleaceae), Synechococcales (Leptolyngbyaceae) обнаружены в обеих полостях, в то время как виды порядков Nostocales и Pseudanabaenales отмечены только в п. Голова Отапа (табл. 4.9).

Общими были виды цианобактерий *Leptolyngbya foveolaria*, *Leptolyngbya tenuis*, *Leptolyngbya voronichiniana*, *Chroococcus minutes*.

Таблица 4.9.

Сравнение таксономического состава пещер в отделе Cyanobacteria

Класс	Порядок	Семейство	Голова Отапа	Аняшка
			Число видов	
Cyanophyceae	Chroococcales	Microcystaceae	7	0
		Chroococcaceae	5	2
		Aphanothecaceae	4	1
	Nostocales	Nostocaceae	2	0
		Scytonemataceae	1	0
		Stigonemataceae	1	0
		Tolypothrichaceae	1	0
	Oscillatoriales	Oscillatoriaceae	9	0
		Cyanothecaceae	1	0
		Microcoleaceae	1	1
		Coleofasciculaceae	0	1
	Synechococcales	Merismopediaceae	3	0
		Leptolyngbyaceae	4	4
		Pseudanabaenaceae	1	0
	Pseudanabaenales	Schizotrichaceae	1	0

Установлено сходство таксономического состава на уровне отдела Bacillariophyta. Виды порядков Thalassiophysales (семейство Catenulaceae), Tabellariales (семейство Tabellariaceae), Naviculales (семейства Diadesmidaceae и Naviculaceae) выявлены в обеих пещерах. Представители порядков Bacillariales (семейство Bacillariaceae) и Aulacoseirales (семейство Aulacoseiraceae) отмечены только в п. Голова Отапа (табл. 4.10). Общим видом диатомовых водорослей для обеих пещер была *Humidophila contenta*.

Представители отдела Ochrophyta обнаружены только в пещере Голова Отапа.

В потоках обеих пещер выявлен вид красной водоросли *Hildenbrandia rivularis*.

Таблица 4.10.

Сравнение таксономического состава пещер в отделе Bacillariophyta

Класс	Порядок	Семейство	Голова Отапа	Аняшка
			Число видов	
Bacillariophyceae	Thalassiophysales	Catenulaceae	1	1
	Tabellariales	Tabellariaceae	2	1
	Bacillariales	Bacillariaceae	1	0
	Naviculales	Diadesmidaceae	1	1
		Naviculaceae	3	2
		Neidiaceae	1	0
		Pinnulariaceae	2	0
Coscinodiscophyceae	Aulacoseirales	Aulacoseiraceae	1	0

Наличие водотока в данных пещерах определило выделение трех зон: 1 – поток, 2 – интенсивно орошаемая зона вблизи потока, 3 – своды пещеры. Кластерный анализ показал достоверное сходство между видовым составом сообществ фототрофов, развивающихся непосредственно в потоке и интенсивно орошаемой зоне пещеры Аняшка (рис. 4.5).

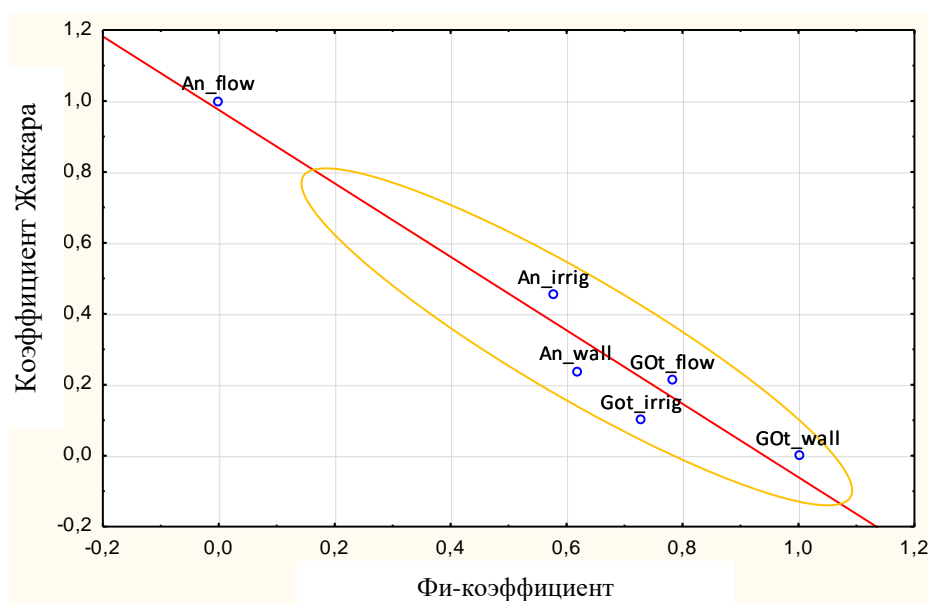


Рисунок 4.5 – Диаграмма рассеяния индексов сходства сообществ фототрофов в пещерах Голова Отапа и Аняшка по отношению к потоку

### 4.3 Пещеры с входными участками в виде карстовых колодцев

В данном разделе проведено сравнение биоразнообразия сообществ фототрофов, развивающихся во входных участках пещер в виде карстовых колодцев. Колодец карстовый – канал с вертикальными стенками, глубина которого значительно больше его поперечного сечения (Маккавеев, 1971). Для сравнения были выбраны естественный вход в Новоафонскую пещеру им Г.Ш. Смыр и пещера Мааникварская. Оба объекта представляют собой карстовые колодцы.

Сравнение таксономического состава пещер на уровне отдела Bryophyta показало высокое сходство видов в порядках Нурналес (семейства Brachytheciaceae, Neckeraceae, Anomodontaceae) и Dicranales (семейство Fissidentaceae) (табл. 4.11). Установлены следующие общие виды мохообразных: *Oxyrrhynchium hians*, *Sciurohypnum starkei*, *Thamnobryum alopecurum*, *Anomodon attenuatus*, *Fissidens bryoides*.

Таблица 4.11.

Сравнение таксономического состава пещер в отделе Bryophyta

Класс	Порядок	Семейство	Мааникварская	Новоафонская (естественный вход)
			Число видов	
Bryopsida	Нурналес	Brachytheciaceae	2	3
		Neckeraceae	1	1
		Anomodontaceae	1	1
		Amblystegiaceae	0	1
		Leucodontaceae	0	1
	Dicranales	Fissidentaceae	1	1
	Pottiales	Pottiaceae	1	0
	Bryales	Mniaceae	0	1

В обеих полостях был обнаружен только один вид зеленых водорослей *Chlorella vulgaris*, однако в Мааникварской пещере этот вид был второстепенным членом сообщества, в то время как во входной зоне Новоафонской пещеры *Chlorella vulgaris* относилась к группе субдоминантов.

Представители отдела Bacillariophyta выявлены только во входном колодце Новоафонской пещеры. Диатомовые представлены одним видом *Humidophila contenta*.

Установлено сходство таксономического состава пещер в отделе Cyanobacteria. Представители порядков Chroococcales (семейства Microcystaceae и Chroococcaceae), Nostocales (семейство Nostocaceae) обнаружены в обеих полостях (табл. 4.12). В порядке Synechococcales виды распределены не сходно: представители семейства Leptolyngbyaceae выявлены в п. Мааникварская, а вид семейства Merismopediaceae – в Новоафонской пещере.

Общими видами цианобактерий были: *Gloeocapsa punctata*, *Microcystis pulverea*, *Chroococcus turgidus*, *Chroococcus minutus*, *Nostoc microscopicum*.

Таблица 4.12.

Сравнение таксономического состава пещер в отделе Cyanobacteria

Класс	Порядок	Семейство	Мааник-варская	Ново-афонская (естественный вход)
			Число видов	
Cyanophyceae	Chroococcales	Microcystaceae	3	2
		Aphanothecaceae	0	1
		Chroococcaceae	2	2
	Synechococcales	Leptolyngbyaceae	2	0
		Merismopediaceae	0	1
	Nostocales	Nostocaceae	1	1

Оценка сходства биоразнообразия сообществ фотосинтезирующих организмов по индексу Жаккара (значение индекса 0,423) выявило сходство входных участков пещер, что объясняется сходными климатическими характеристиками полостей и расположением пещер в рамках одного региона.

#### 4.4 Сравнение сообществ фототрофов входной зоны и сообществ ламповой флоры на примере экскурсионных пещер Новоафонская и Ахштырская

Оценка сходства сообществ по индексу Жаккара выявила достоверное различие биоразнообразия сообществ ламповой флоры и сообществ фототрофов входной зоны пещеры Новоафонская (Индекс Жаккара 0,14) и достоверное сходство для сообществ ламповой флоры и сообществ фототрофов входной зоны пещеры Ахштырская (Индекс Жаккара 0,96).

Для оценки различия видового состава сообществ ламповой флоры и сообществ входной зоны использовали кластерный анализ на основе видового состава сообществ фотосинтезирующих организмов. В случае Новоафонской пещеры для анализа были выбраны сообщества фототрофов, развивающихся вокруг тестовых ламп (1 – 12). В результате кластерного анализа выявлено достоверное различие между всеми исследованными лампами и сообществом входной зоны (рис. 4.6).

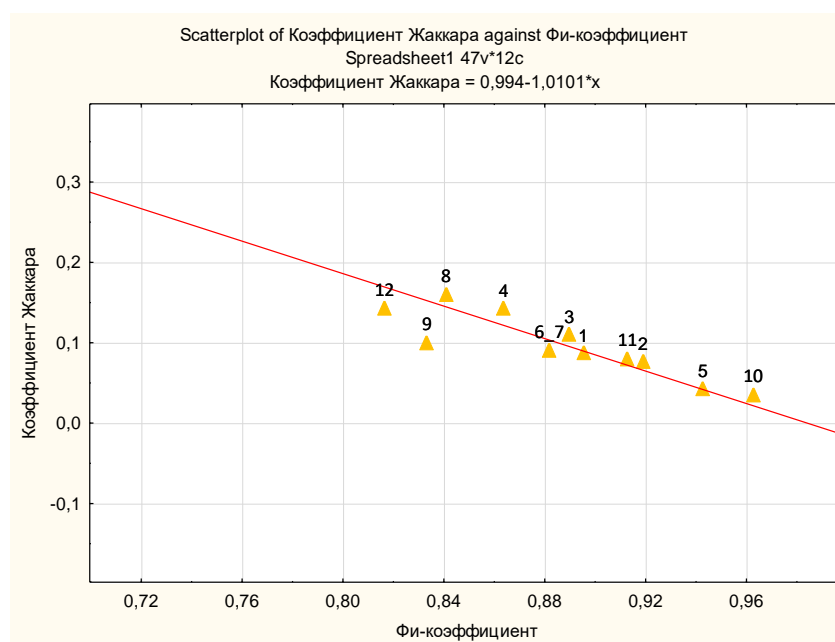


Рисунок 4.6 – Кластерный анализ зон вокруг источников искусственного освещения и зоны входа Новоафонской пещеры на основе полного видового состава

Аналогичное различие было установлено и на основе анализа сходства зон вокруг источников искусственного освещения и зоны входа Новоафонской пещеры на основе видового состава высших растений, а также на основе состава водорослей и цианобактерий (рис. 4.7 – 4.8).



Рисунок 4.7 – Кластерный анализ зон вокруг источников искусственного освещения и зоны входа Новоафонской пещеры на основе видового состава высших растений

Кластерный анализ зон вокруг источников искусственного освещения и зоны входа Новоафонской пещеры на основе полного видового состава с использованием Эвклидова расстояния позволил выявить три основных кластера: первый – сообщества вокруг ламп 1, 11, 12, второй – сообщества вокруг ламп 2, 5, 6, 7, 9, третий – сообщества вокруг ламп 3, 4, 8, 10 и сообщество входной зоны (рис. 4.9).



Рисунок 4.8 – Кластерный анализ зон вокруг источников искусственного освещения и зоны входа Новоафонской пещеры на основе видового состава водорослей

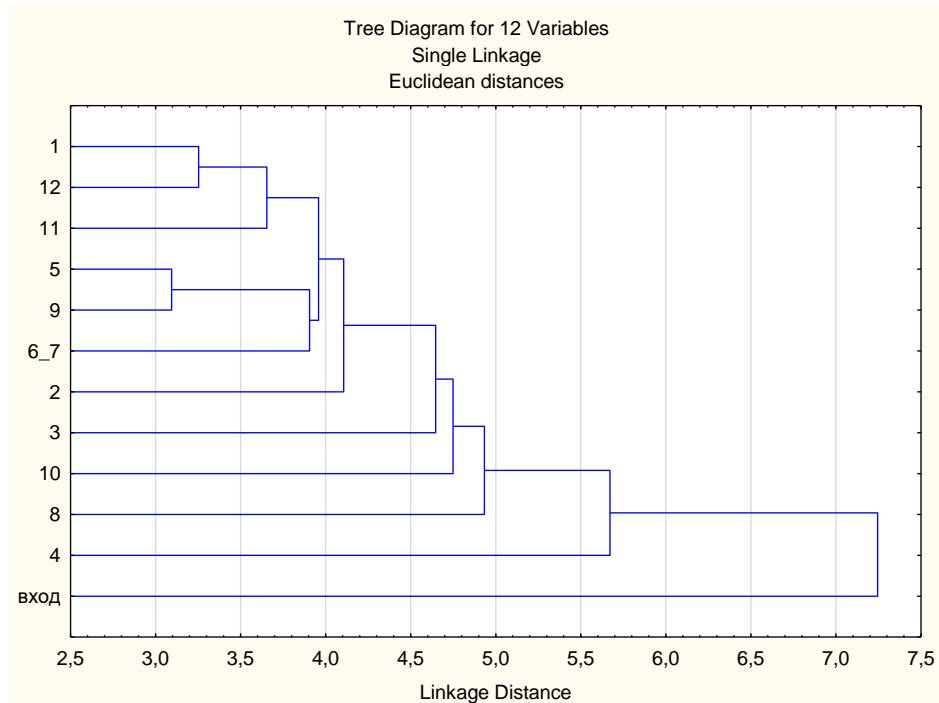


Рисунок 4.9 – Кластерный анализ зон вокруг источников искусственного освещения и зоны входа Новоафонской пещеры на основе полного видового состава

В случае п. Ахштырская лампы 9, 10 и 19 были исключены из анализа, поскольку развитие фототрофных сообществ вокруг них не обнаружено. В результате обнаружена разница сходства мохообразных и папоротников и альгофлоры с сообществом входной зоны. По составу альгофлоры наиболее близки сообщества, в которых отмечена наибольшая интенсивность освещения вокруг лампы 6, расположенной в гроте, где отмечена высокая интенсивность освещения и слабая вентиляция. Выявлена близость ламп 14, 17 и 20, также расположенных возле грота.

Отмечена тенденция наибольшего сходства видового состава и структуры сообществ с входной зоной у сообществ под лампами, которые находятся в тупиковых более-менее замкнутых и менее проветриваемых гротообразных участках пещеры с временными водотоками и разнообразием субстратов (рис. 4.10 – 4.13).

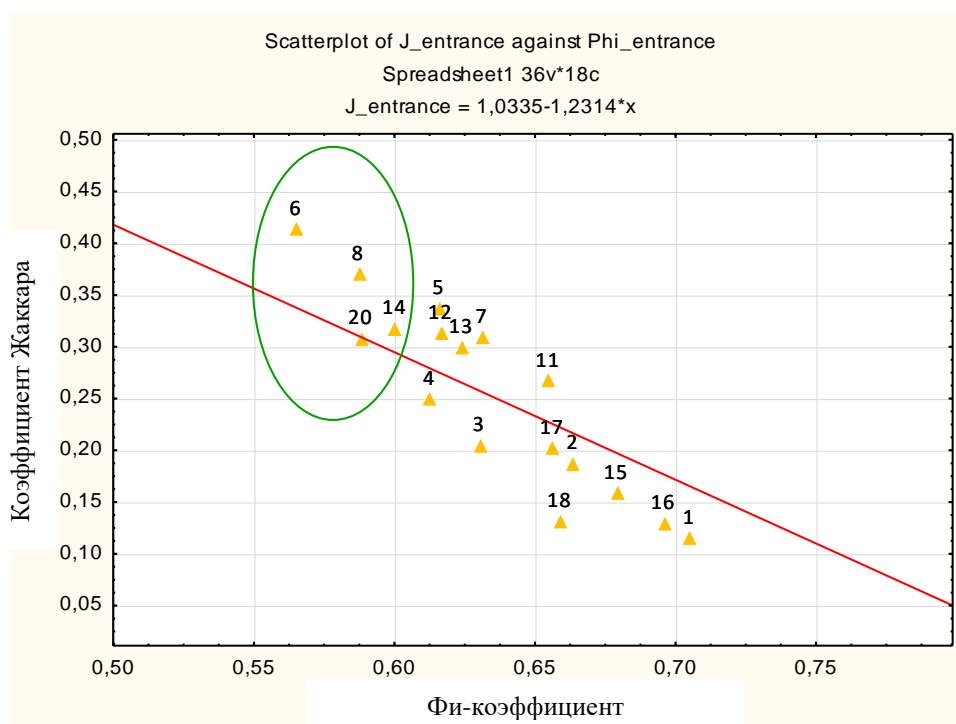


Рисунок 4.10 – Кластерный анализ зон вокруг источников искусственного освещения и зоны входа пещеры Ахштырская на основе полного видового состава



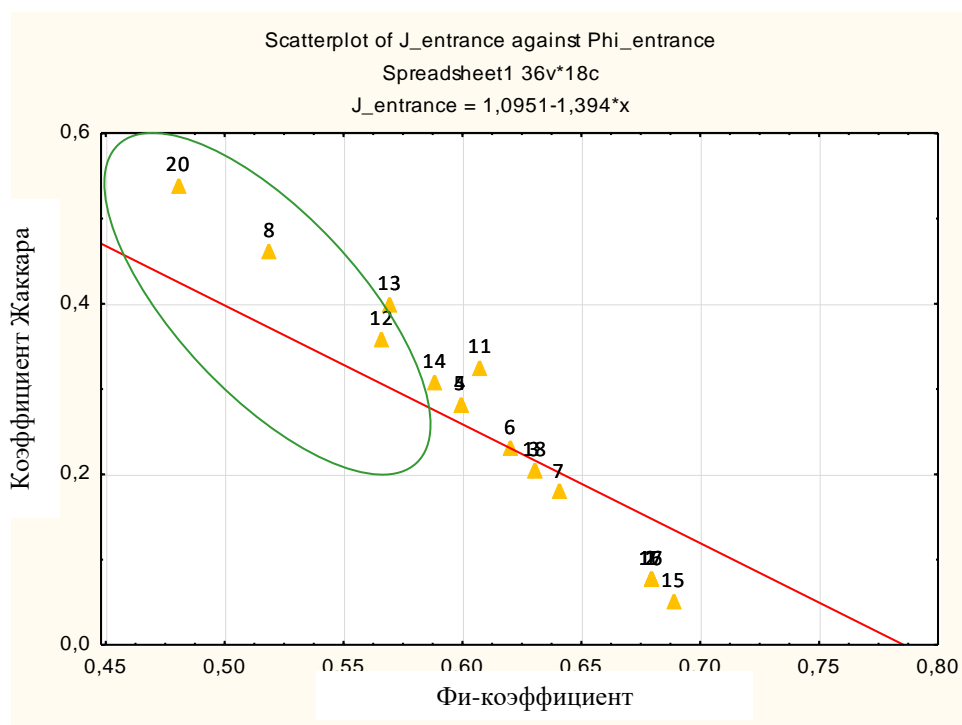


Рисунок 4.11 – Кластерный анализ зон вокруг источников искусственного освещения и зоны входа пещеры Ахштырская на основе видового состава высших растений

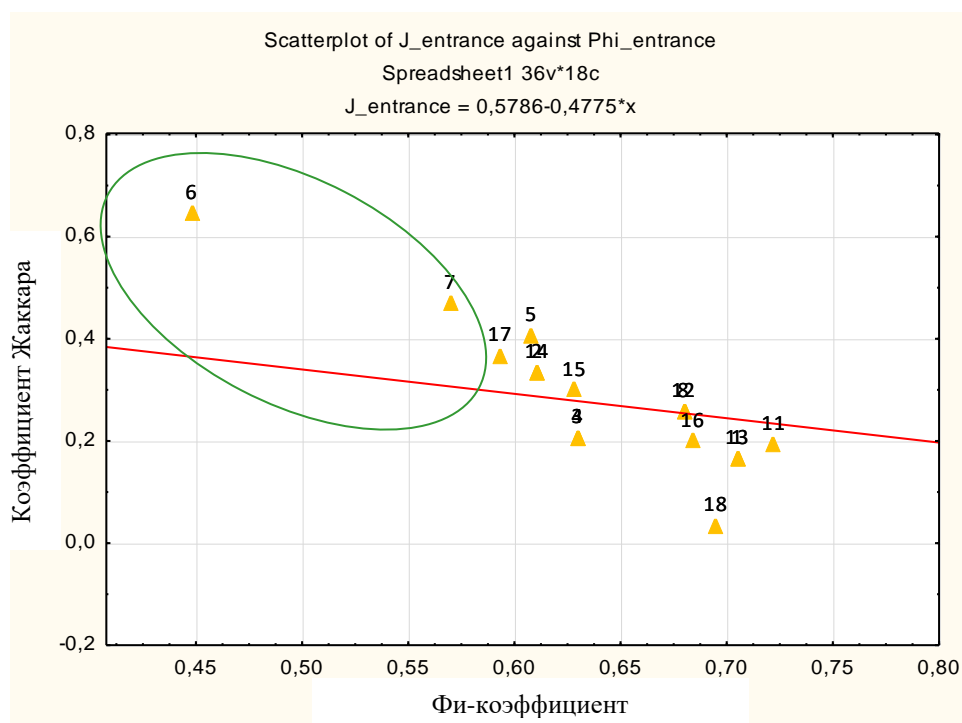


Рисунок 4.12 – Кластерный анализ зон вокруг источников искусственного освещения и зоны входа пещеры Ахштырская на основе видового состава водорослей и цианобактерий

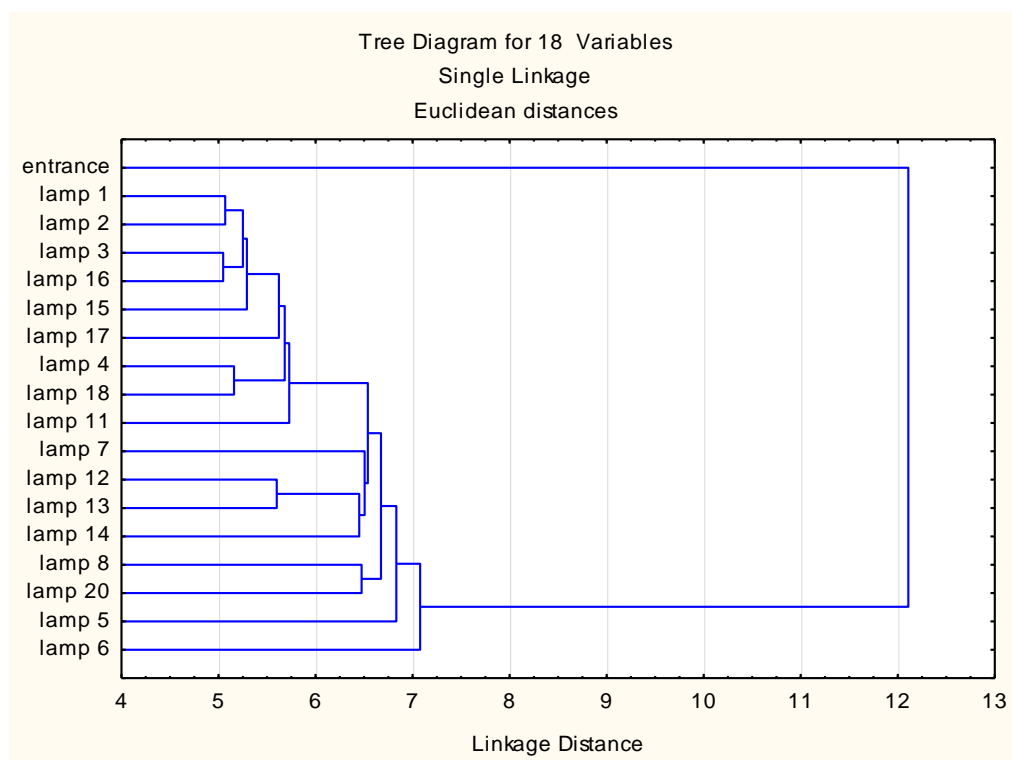


Рисунок 4.13 – Кластерный анализ зон вокруг источников искусственного освещения и зоны входа пещеры Ахштырская на основе полного видового состава

Установлено, что фототрофные сообщества входной зоны и сообщества ламповой флоры в обеих исследованных полостях являются дискретными, что, вероятно, связано с наличием в освещенных зонах различных субстратов: глинистых отложений разной толщины, известняка и кальцита. Колонизация осложняется наличием в скале трещин, заполненных глинистым материалом и влиянием мезоландшафтов и потоков воды. Геоморфология пещеры, циркуляция воды, потоки воздуха, длительность освещения и влияние человека играют важную роль в развитии ламповой флоры (Borderie et al., 2014).

Обнаружены разные пути заноса зачатков фототрофов, формирующих ламповую флору. Для п. Ахштырская с открытым входом реализуется занос с потоками воздуха от входной зоны. В случае Новофонской пещеры, в которой нет свободного доступа потоков воздуха с поверхности от входа, отмечено наличие нескольких пространственно-затрудненных путей заноса зачатков.

Таким образом, сообщества входной зоны, особенно для горизонтальных пещер с одним большим входом, как п. Ахштырская, можно рассматривать как модель для сообществ ламповой флоры.

Данные, представленные в настоящем разделе, опубликованы в статье Popkova et al (2019).

#### 4.5 Динамика сообществ ламповой флоры пещеры Ахштырская в 2008 и 2019 гг.

Видовой состав фототрофов ламповой флоры пещеры Ахштырская на 2008 г. (систематика по Anagnostidis & Komárek) приведен в статье Мaziной, Максимова (2011), а состав фототрофов на 2019 описан в настоящей работе (глава 3).

К 2008 году в пещере было установлено 17 ламп, и обнаружено 13 участков ламповой флоры, две лампы имели декоративное назначение и не давали достаточного освещения для развития фототрофов (рис.4.14 – 4.15).



Рисунок 4.14 – Пещера Ахштырская  
(зеленая подсветка)



Рисунок 4.15 – Пещера Ахштырская  
(лампа «очаг»)

В 2019 году установлено 23 лампы и 17 участков с ламповой флорой, причем декоративные лампы были заменены на обычные, но эти участки пока не имеют визуально заметных обрастаний.

Изначально установленные лампы освещали один или несколько типов субстратов, на которых происходил рост фототрофов. Часто особенности освещения обуславливали дискретное развитие сообществ под лампой. Например, лампа могла освещать уступ на своде в непосредственной близости от места установки, а далее свет рассеивался в объеме пещеры (рис. 4.16), либо освещалась зона непосредственно вблизи лампы – пол, свод или полки (рис. 4.17), либо лампа освещала тупиковый ход, при этом равномерно освещались все поверхности свода и пола и площадь разрастания была выше, чем в предыдущих случаях (рис. 4.18).



Рисунок 4.16 – Лампа освещает небольшой участок на своде



Рисунок 4.17 – Пятно ламповой флоры на известняковом склоне



2008 г.



2019 г.

Рисунок 4.18 – Лампа 13, освещающая галерею

Участки, освещенные слабым рассеянным светом, в 2008 году не имели визуальных признаков развития ламповой флоры, а при отборе соскобов и просмотре их под микроскопом, в грунте фототрофы не были обнаружены. К 2019 году в слабо освещенной зоне появились сообщества обрастаний, в результате некоторые участки ламповой флоры «слились» или объединились в единые пятна.

В ходе исследования выделяли участки зарастаний в соответствии с расположением ламп, что иногда приводило к потере данных. В данной работе, вследствие изменения положения некоторых ламп, добавления новых источников освещения, объединения имеющихся обрастаний и появления новых участков с ламповой флорой, лампы 8, 9, 17 были исключены из анализа (нумерация ламп дана по 2008 году).

Проведен анализ таксономического состава сообществ ламповой флоры 2019 г. по сравнению с 2008 г. Установлено, что таксономическая структура ламповой флоры изменилась незначительно (рис. 4.21). Доминирование цианобактерий сохранилось на всех участках искусственного освещения за исключением лампы 11 и 16.

Проведена оценка динамики разрастаний ламповой флоры, сравнение площади, занятой фототрофами в 2008 и 2019 годах (рис. 4.19). Под лампами 1, 2, 4, 6, 11, 16 произошло уменьшение площади обрастаний, поскольку были удалены мохообразные с частью субстратов, на которых они произрастали. На остальных пятнах обрастаний площадь изменилась незначительно, за исключением ламп 7 и 8. Под лампами 3, 4, 5, 6, 8, 12, 13, 14, 15, 16 обнаружена трансформация субстратов, на известняке и кальците формировались маломощные глинистые отложения.

Выявлено, что в большинстве сообществ произошло изменение доминирующих видов (табл.4.13).

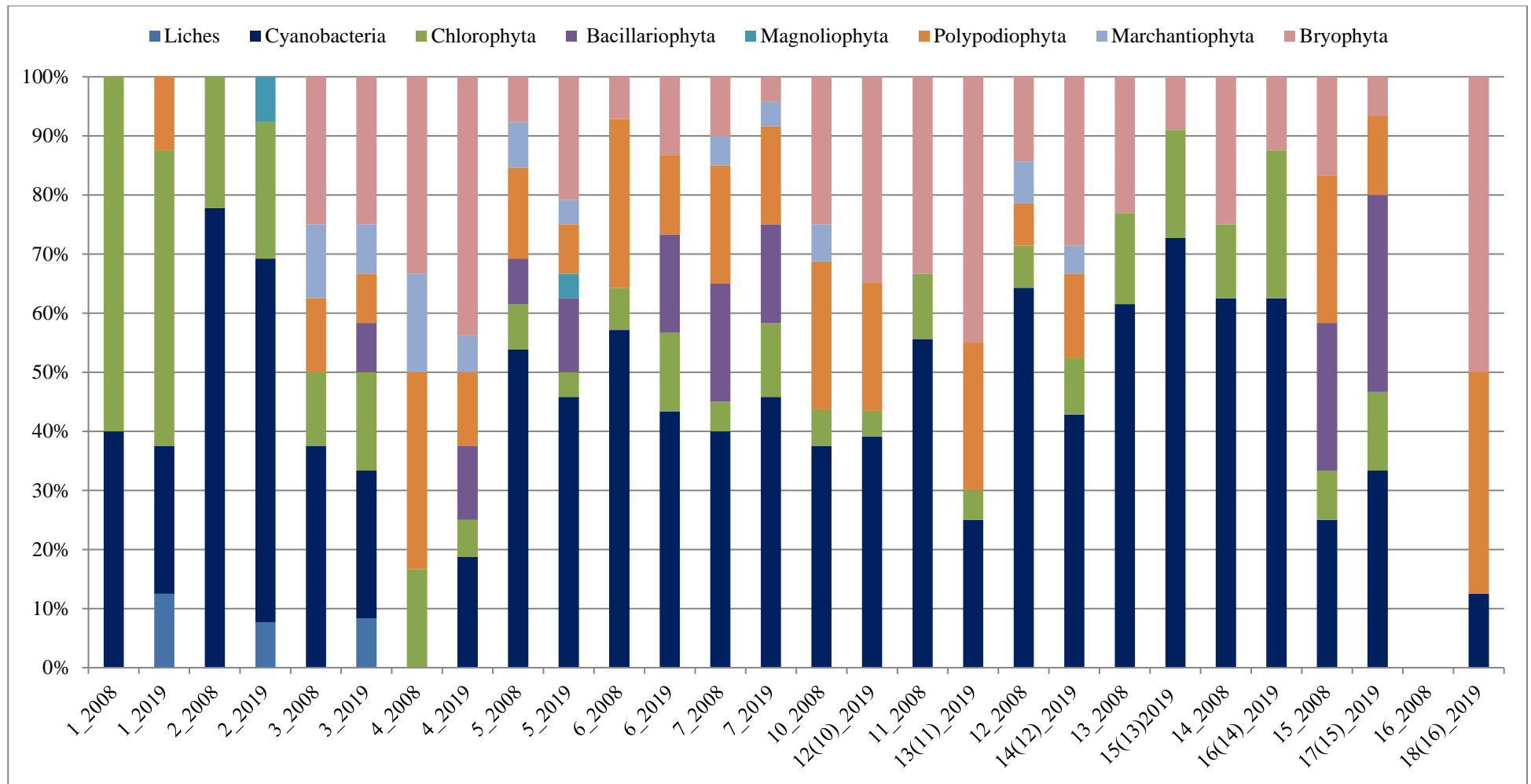


Рисунок 4.19 – Таксономическая структура сообществ ламповой флоры пещеры Ахштырская в 2019 г. по сравнению с 2008 г.

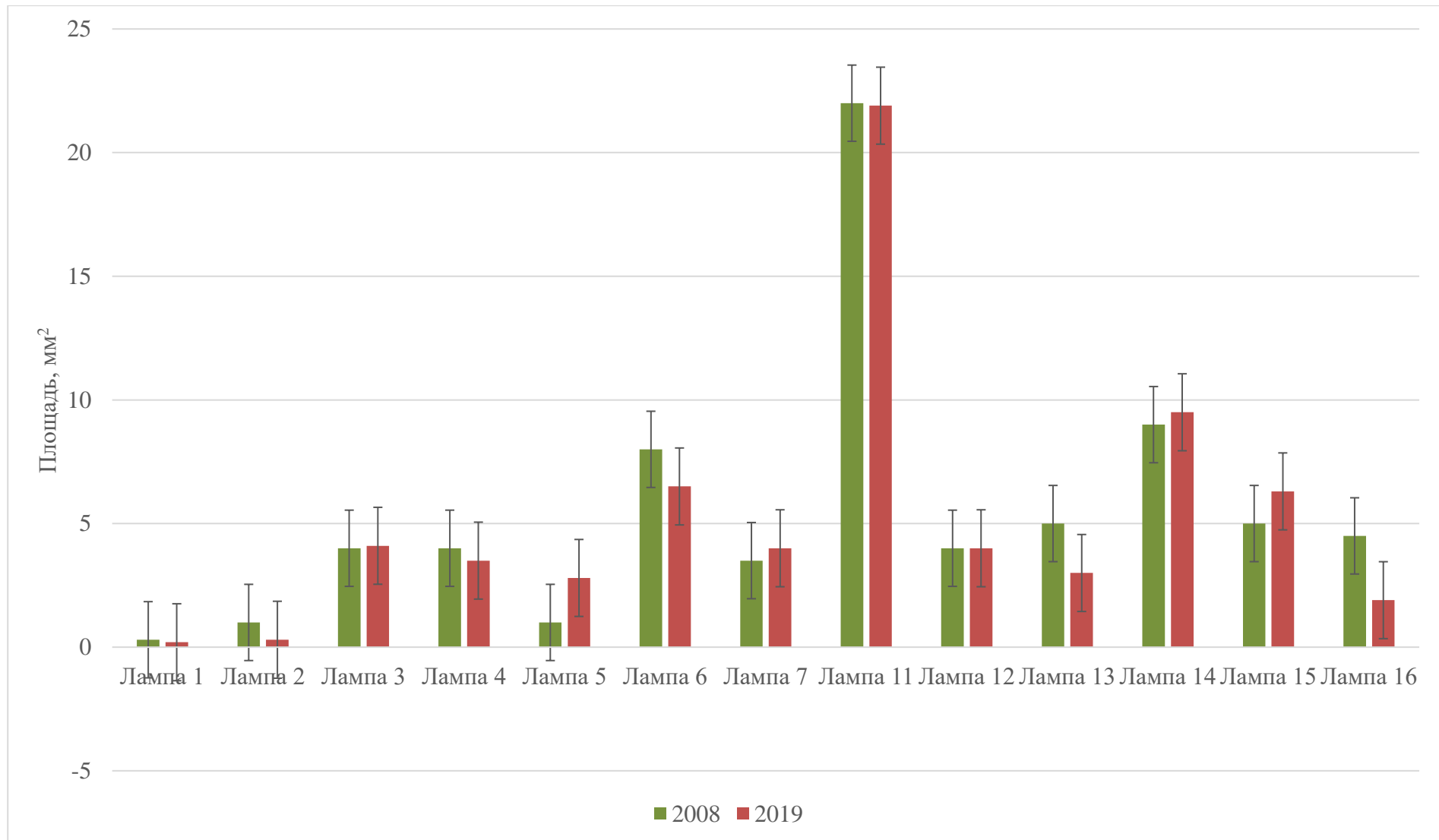


Рисунок 4.20 – Сравнение площади, занятой фототрофами в 2008 и 2019 годах

Таблица 4.13

Виды-доминанты ламповой флоры п. Ахштырская в 2008 и 2019 гг.

	2008	2019
Лампа 1	<i>Mychonastes homosphaera</i>	<i>Stichococcus minor</i> <i>Chlorella vulgaris</i>
Лампа 2	<i>Mychonastes homosphaera</i> <b>Протонема мхов</b>	<i>Lepraria sp.</i> <b>Прототема мхов</b> <i>Microcystis pulverea</i> <i>Gloeocapsa rupestris</i>
Лампа 3	<i>Mychonastes homosphaera</i>	<i>Scytonema drilosiphon</i> <i>Scytonema drilosiphon</i> , заростки папоротников
Лампа 4	<i>Adiantum capillus-veneris</i> , <i>Isopterygiopsis pulchella</i>	<i>Niphotrichum canescens</i> Заростки папоротников, <i>Scytonema drilosiphon</i>
Лампа 5	<i>Mychonastes homosphaera</i> <b><i>Scytonema drilosiphon</i></b>	<i>Microcystis pulverea</i> <i>Gloeocapsa</i> <i>rupestris</i> <b><i>Scytonema drilosiphon</i></b>
Лампа 6	<i>Scytonema drilosiphon</i> <i>Mychonastes homosphaera</i>	<i>Leptolyngbya foveolarum</i> <i>Chlorella vulgaris</i>
Лампа 7	<i>Mychonastes homosphaera</i> <b><i>Scytonema drilosiphon</i></b>	<i>Microcystis pulverea</i> <b><i>Scytonema drilosiphon</i></b> <i>Nostoc microscopicum</i>
Лампа 10	<i>Mychonastes homosphaera</i> <i>Microcystis pulverea</i>	<i>Leptolyngbya foveolarum</i>
Лампа 11	<i>Scytonema drilosiphon</i> <i>Mychonastes homosphaera</i>	Заростки папоротников <i>Woodsia fragilis</i> <i>Thamnobryum alopecurum</i> <i>Eucladium verticillatum</i> <i>Fissidens gracilifolius</i> <i>Microcystis pulverea</i> <i>Gloeocapsa atrata</i>
Лампа 12	<i>Mychonastes homosphaera</i> <i>Leptolyngbya foveolarum</i> <b><i>Nostoc microscopicum</i></b>	<b><i>Nostoc microscopicum</i></b> <i>Fissidens gracilifolius</i>
Лампа 13	<i>Gloeocapsa punctata</i> <i>Mychonastes homosphaera</i>	заростки папоротников <i>Scytonema drilosiphon</i> <i>Tolypothrix calcarata</i> <i>Chlorella vulgaris</i>
Лампа 14	<i>Mychonastes homosphaera</i> <i>Scytonema drilosiphon</i>	<i>Gloeocapsa punctata</i>
Лампа 15	<i>Pseudanabaena limnetica</i>	<i>Gloeocapsa punctata</i>
Лампа 16	Нет лампы	<i>Asplenium scolopendrium</i> заростки папоротников <i>Scytonema drilosiphon</i>

\*Примечание. Жирным шрифтом выделены общие доминирующие виды в 2008 и 2019 г.



Анализ изменения индекса Шеннона показал повышение биоразнообразия сообществ ламповой флоры 2019 г. по сравнению с 2008 г. (рис. 4.20). Наибольшее увеличение биоразнообразия отмечено в сообществах, развивающихся вокруг лампы 6 (практически в 2 раза) и 16 (в 2008 г. вокруг лампы 16 не началось формирование ламповой флоры).

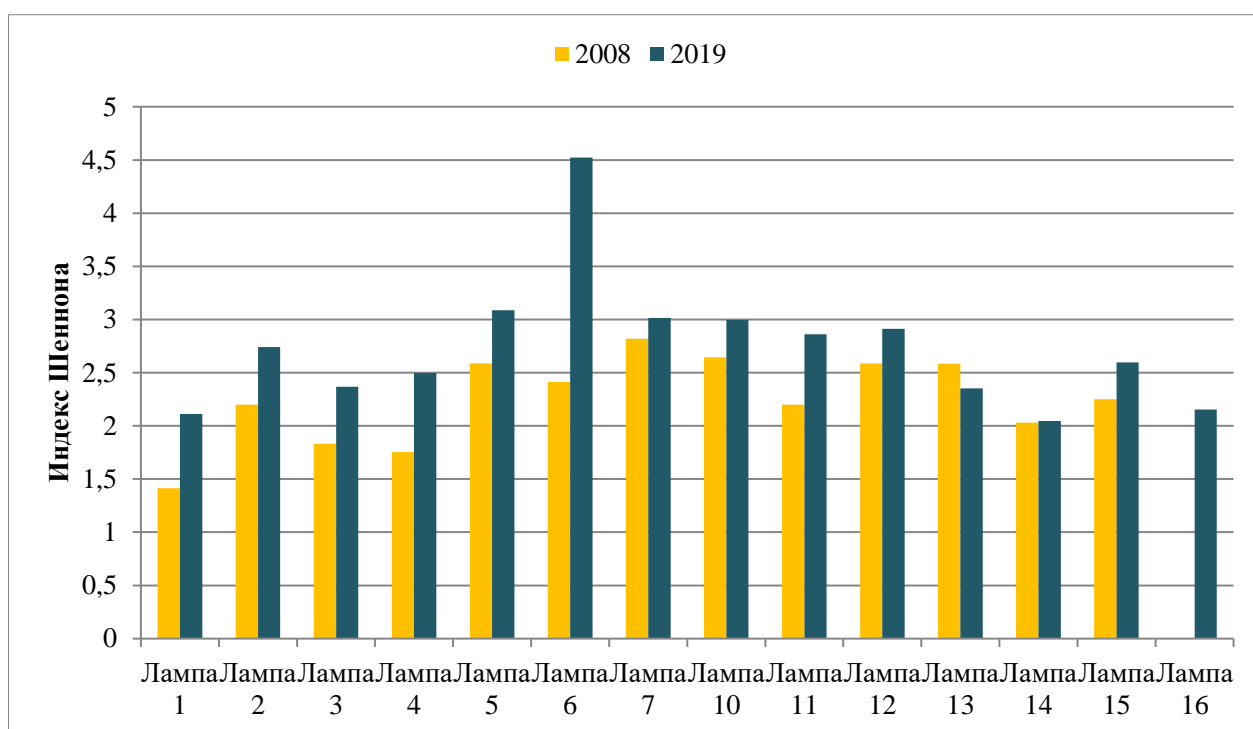


Рисунок 4.21 – Индекс Шеннона для сообществ ламповой флоры п. Ахштырская в 2008 и 2019 гг.

Проведен расчет коэффициентов сходства Жаккара на основе видового состава фотосинтезирующих сообществ в целом, а также на основе альгоцианобактериальных ценозов и высших растений отдельно. Установлено достоверное сходство сообществ ламповой флоры в 2008 и 2019 гг. Исключение составляли сообщества под лампами 4, 6, 11 и 16 (рис. 4.22).

В результате выявлено сходство в 2008 и 2019 годах, особенно альгоцианобактериальной компоненты сообществ. В соответствии с подходом к анализу сходства Максимова, Кузнецовой (2013), достоверное сходство сообществ диагностируют при значении индекса Жаккара 0,6 – такое значение обнаружено в

23,1% сообществ, а при анализе альгофлоры в 61,5% сообществ, остальные сообщества по индексу Жаккара сходны, то есть имеют индекс сходства выше 0,3 (рис. 4.22).

Меньшие значения индексов сходства имеют сообщества в зоне освещения ламп 4, 11, 15, что связано со значительным увеличением видового состава в этих сообществах.

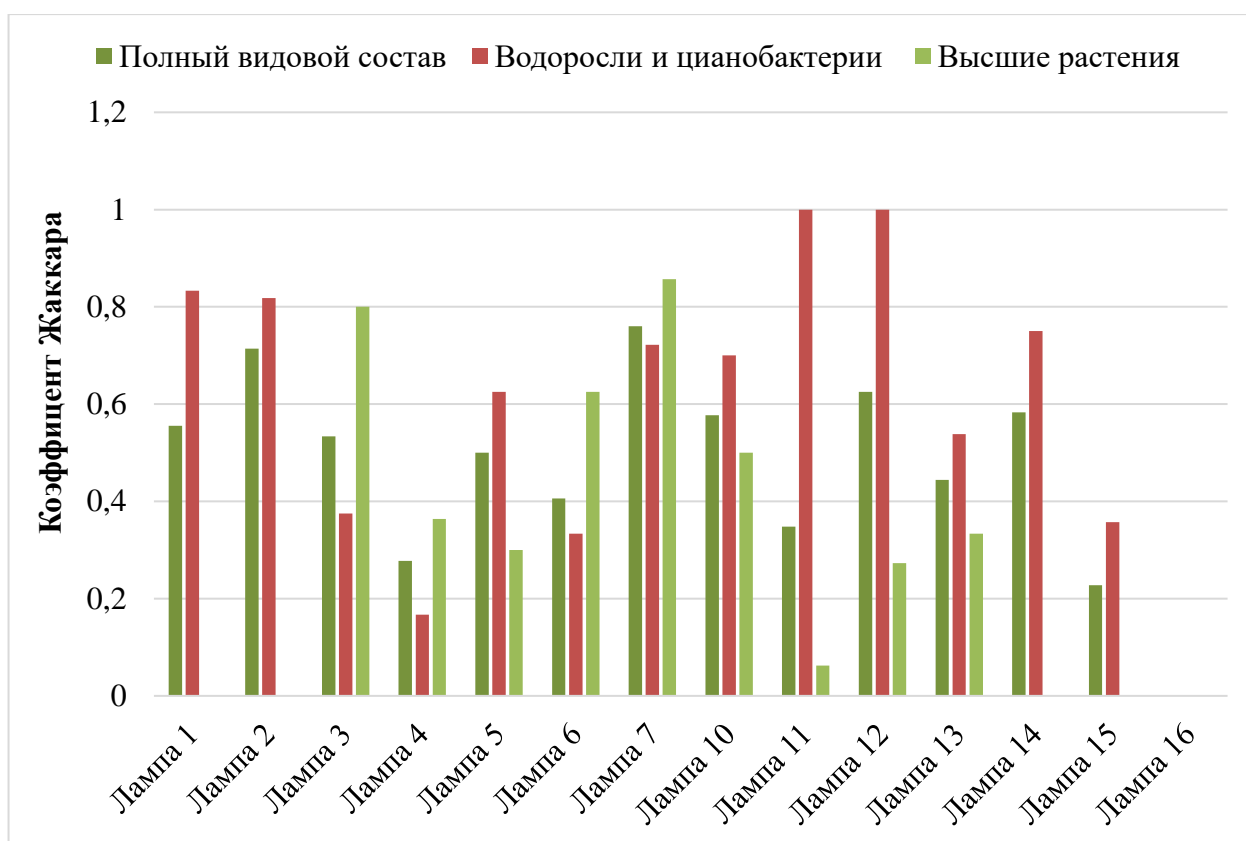


Рисунок 4.22 – Коэффициент Жаккара для сообществ ламповой флоры п. Ахштырская в 2008 и 2019 гг.

Ранее была предпринята попытка выявить сходные сообщества по фактору субстратов (Мазина, Максимов, 2011). Многолетние наблюдения в пещере показали, что происходит трансформация субстратов под ламповой флорой. На участках с фототрофами происходит образование солоидов. Можно предположить, что реализуются сразу три пути генезиса. Происходит дезинтеграция породы за счет деятельности водорослей и растений, седиментация частиц из воздуха и воды.

Таким образом наибольшая часть поверхностей, занятых ламповой флорой представляет собой тип субстрата, изначально выделенный как тонкий слой глинистых отложений, который можно отнести к почвоподобным телам или солоидам (Семиколенных, Таргульян, 2010). Состав и структура этих образований могут стать предметом отдельного исследования.

Освещенные искусственным светом участки Ахштырской пещеры можно рассматривать как самостоятельные сообщества, причем в процессе их развития происходит увеличение видового состава, который приближается к сообществу фотической зоны (Popkova et al., 2019). Наблюдаются различия между видовым составом и структурой сообществ ламповой флоры на разных участках, связанные с интенсивностью освещения и особенностями освещенных участков. При этом заметна неоднородность сообществ обрастаний, характерная для входной зоны.

Ламповая флора определяется как нежелательное явление, изменяющее подземную экосистему (Smith, Olson, 2007) в большинстве пещер, оборудованных искусственным освещением, производятся очистки фототрофных сообществ. В литературе обсуждаются последствия таких очисток и методы снижения скорости развития и площади обрастаний ламповой флоры, однозначное мнение относительно негативных последствий от различных стратегий обращения с ламповой флорой не сформулировано (Leferur, Laporte, 1969; Aley, 1972; Ashton, Crafts, 1973; Kermode, 1975; Aley et al., 1985; Grobbelaar, 2000; Olson, 2002; Faimon et al., 2003; Mulec, Cosi, 2009; Borderie et al., 2011). В Ахштырской пещере не проводилось очисток с применением химических средств или тщательных очисток с механическим удалением флоры, только в 2011-12 годах были удалены обрастания мохообразных и папоротников. В результате было зафиксировано изменение видового состава мхов и папоротников под лампами.

В данном исследовании длительное наблюдение за динамикой развития обрастаний привело к заключению, что визуально неоднородные участки с различными доминантными видами скорее необходимо рассматривать как парцеллы, а не сообщества, поскольку вектор развития направлен на смыкание

разрозненных участков обрастаний, где первичная гетерогенность обусловлена особенностями микро и мезорельефа.

#### **Выводы к главе 4**

1. Показано, что в таксономической структуре некоторых меловых пещер преобладали представители Chlorophyta. В остальных полостях преобладали цианобактерии. Доминирующей жизненной формой была коккоидная-колониальная как у цианобактерий, так и у зеленых водорослей.

2. Выявлен географический тренд биоразнообразия пещер гротового типа.

3. Установлено достоверное сходство (индекс Жаккара 0,96) между сообществами ламповой флоры и входной зоны, а также между сообществами ламповой флоры под разными лампами в п. Ахштырская. В Новоафонской пещере отмечена дискретность сообществ ламповой флоры и достоверное различие (индекс Жаккара 0,14) между сообществами ламповой флоры и сообществ естественного входа. Это обусловлено наличием различных пространственных путей заноса видов в полость.

## ГЛАВА 5. МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В СООБЩЕСТВАХ ОБРАСТАНИЙ ФОТОТРОФОВ И ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ ДОМИНАНТОВ

### 5.1 Межвидовые взаимодействия в сообществах обрастаний

Для определения характера межвидовых взаимодействий проводили совместное культивирование водорослей и цианобактерий с микромицетами, выделенными из одного сообщества, из разных сообществ одной пещеры и из сходных по видовому составу сообществ пещер разных регионов. Для исследований выбирали виды, доминирующие в пещерах или сообществах, некоторые культуры показаны на рисунках 5.1, 5.2.

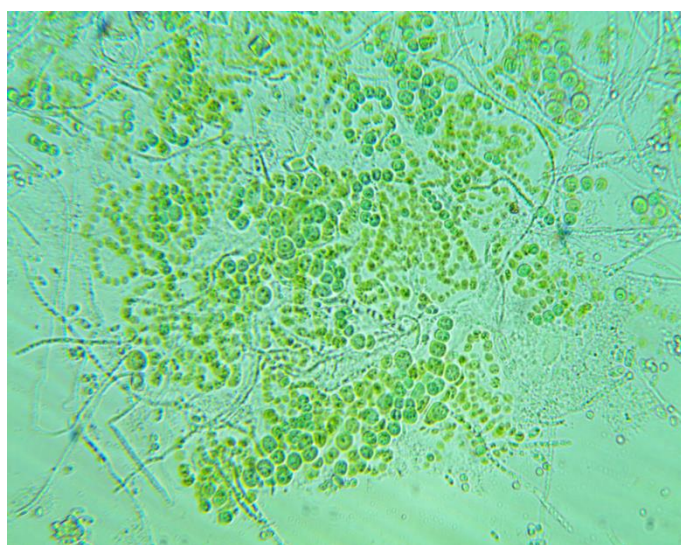


Рисунок 5.1 – *Nostoc punctiforme* Крб  
(п. Гондурас)

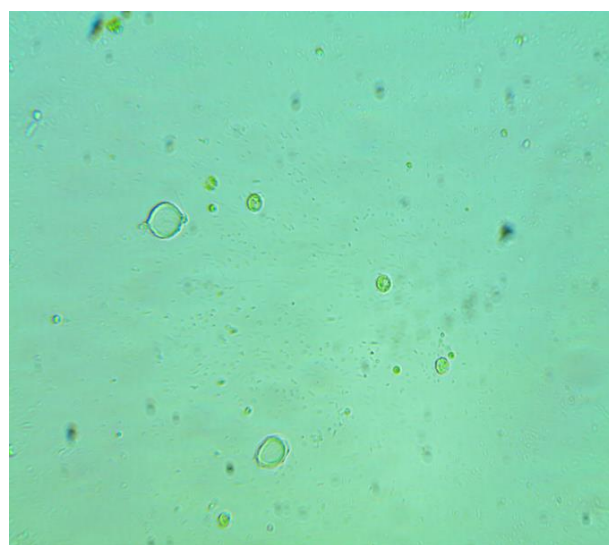


Рисунок 5.2 – *Mychonastes  
homosphaera* Бс30 (п. Эссюмская)

В контроле все колонии цианобактерий имели сине-зеленый цвет, зеленые водоросли – зеленый, который не изменялся в течение 7 дней, граница колоний цианобактерий и водорослей была четкой, гладкой, без выделения слизи.

В контроле микромицеты *Penicillium* sp.7 (Кунгурская, Пермский Край), *Penicillium* sp.8 (Охотничья, Иркутская обл.) образовывали сплошной газон через

трое суток культивирования, в то время штаммы *Sporotrichum pruinosum* – через пять суток, а *Penicillium chrysogenum* и *Penicillium purpurogenum* – через семь суток. Некоторые виды штаммов представлены на рисунках 5.3 – 5.6.



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.3 – *Sporotrichum pruinosum* Акш.2016, Акшаша (Абхазия), контроль



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.4 – *Penicillium sp.7*, Кунгурская (Пермский край), контроль



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.5 – *Penicillium purpurogenum* Акш.2016, п. Акшаша (Абхазия), контроль



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.6 – *Penicillium* sp.8, Охотничья (Иркутская обл.), контроль

### 5.1.1. Межвидовые взаимодействия между микромицетами и водорослями / цианобактериями, выделенными из сообществ одной пещеры

В большинстве случаев обнаружено, что при росте микромицетов вокруг водоросли *Chlorella vulgaris* образовывалась зона шириной около 1 мм, свободная от мицелия. В парах *P. chrysogenum* - *C. vulgaris* из пещеры Большие Дивы, свободная зона между мицелием и водорослями отсутствовала, при этом развитие гриба на площади занятой водорослями, не происходило. При совместном культивировании *C. vulgaris* и *Sporotrichum pruinosum* из пещеры Голова Отапа, келий Старого Орхя, а также *C. vulgaris* и *P. chrysogenum* из пещеры Голова Отапа, келий Старого Орхя, из Костомарово пещера №3, отмечено проникновение гиф в зону зеленой водоросли. Наблюдали развитие водорослей между гифами мицелиальных грибов. Визуальных морфологических изменений у водоросли не выявлено.

При совместном культивировании *P. chrysogenum* и *L. foveolara* в парах из пещеры Красная, из Костомарово пещера №3, а также в парах *L. foveolara* и *P. purpurogenum* из Костомарово пещера №3, *L. foveolara* и *S. pruinosum* из Костомарово пещера №3, *Nostoc punctiforme* и *S. pruinosum* из Костомарово пещера №3, из Новоафонской пещеры, *N. punctiforme* и *P. chrysogenum* из Новоафонской пещеры, из Костомарово пещера №3, *N. punctiforme* и *P. purpurogenum* из Новоафонской пещеры, из Костомарово пещера №3 обнаружено образование переплетений между гифами гриба и нитями цианобактерий в зоне контакта

цианобактерии и мицелия. Эта зона колебалась от 0,5 мм до 6 мм. Во всех остальных случаях при росте микромицетов вокруг водорослей формировалась область свободная от мицелия шириной менее 1 мм.

Данные эксперименты показывают, что в сообществах обрастаний происходит совместное развитие водорослей и микромицетов. Сине-зелёные водоросли способны к образованию морфологических структур с микромицетами сходных с биопленками (Мазина, Попкова, 2017, Попкова и др., 2017а).

### 5.1.2. Межвидовые взаимодействия между микромицетами и водорослями / цианобактериями, выделенными из сообществ пещер разных регионов

*Взаимодействия между микромицетами и зелеными водорослями.* При совместном культивировании штаммов *Muchonastes homosphaera* Вл12 (п. Белый Дворец) со *S. pruinosum* Акш.2016 (п. Акшаша) мицелий гриба занимал всю поверхность чашки уже на 3-й день эксперимента (рис 5.7), а при культивировании с *P. chrysogenum* Кр.2016 (п. Красная) на 5-й день (рис 5.8). Аналогичный результат был отмечен в экспериментах *M. homosphaera* Че35р (п. Эссюмская) со *S. pruinosum* Кут-С.2016 (п. Кутук-Сумган), *Penicillium purpurogenum* (Новоафонская), а также *M. homosphaera* Шт101-2 (Дудкинская штольня) с *P. chrysogenum* Ох.2016 (Охотничья) (рис. 5.9-5.11).



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.7 – Совместное культивирование *M. homosphaera* Вл12 (п. Белый Дворец, Приморский край) и *S. pruinosum* Акш.2016 (п. Акшаша, Абхазия)



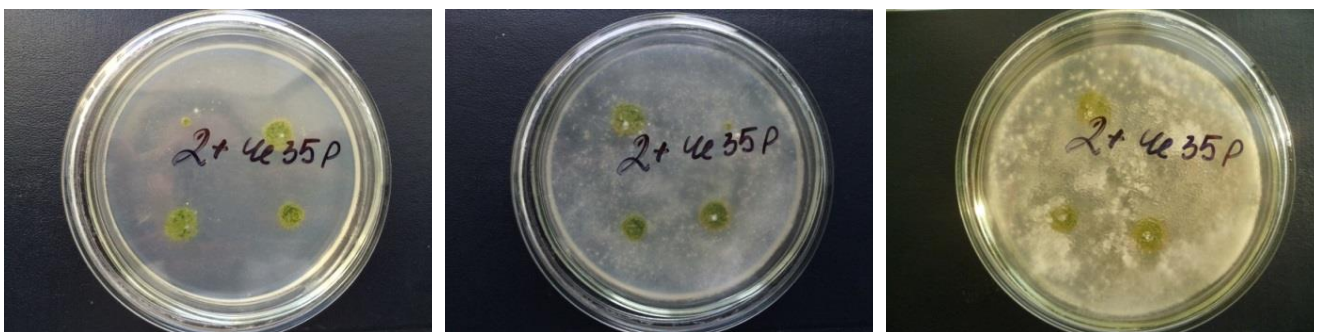


3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.8 – Совместное культивирование *M. homosphaera* Вл12 (п. Белый Дворец, Приморский край) и *P. Chrysogenum* Ох.2016 (п. Красная, Крым)

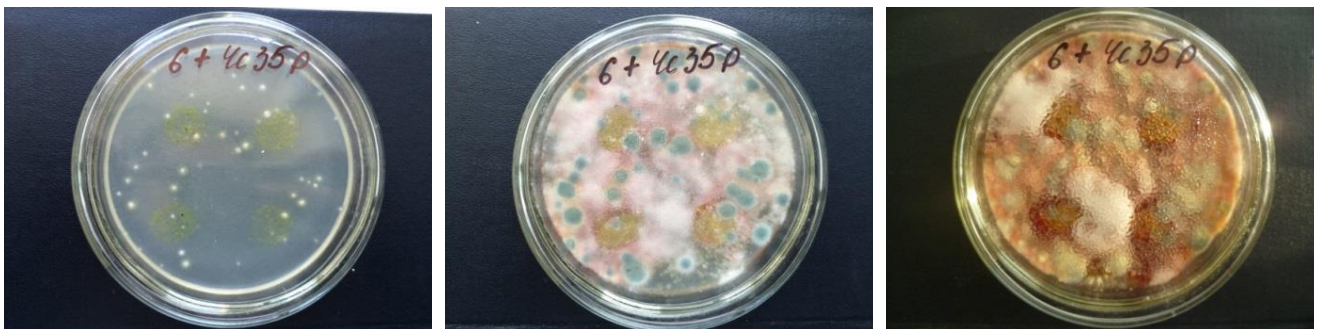


3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.9 – Совместное культивирование *M. homosphaera* Че35р (п. Эссюмская, Челябинская область) и *Sporotrichum pruinosum* Кут-С.2016 (п. Кутук-Сумган, Башкортостан)



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.10 – Совместное культивирование *M. homosphaera* Че35р (п. Эссюмская, Челябинская область) и *P. purpurogenum* НА.2016 (Новофонская п., Абхазия)

*P. sp.7* (п. Кунгурская) и *P. sp.8* (п. Охотничья) полностью подавили рост *M. homosphaera* Че35р (п. Эссюмская), *M. homosphaera* Шт101-2 (п. Дудкинская штольня), *M. homosphaera* Бс30 (п. Баскунчакская) и *M. homosphaera* Пк27ж (п. Геологов-2) уже на третий день культивирования (рис. 5.12-5.15).



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.11 – Совместное культивирование *M. homosphaera* Шт101-2 (п. Дудкинская штольня, Башкортостан) и *P. chrysogenum* Ох.2016 (п. Охотничья, Иркутская обл.)



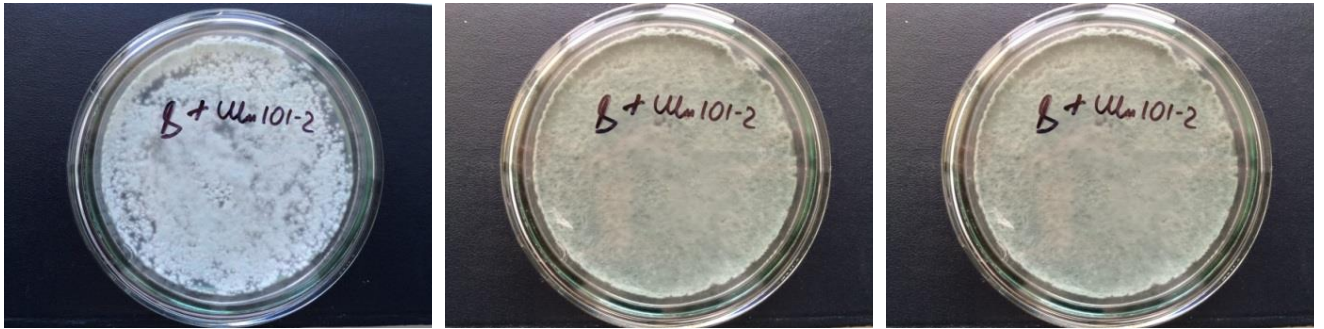
3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.12 – Совместное культивирование *M. homosphaera* Че35р (п. Эссюмская, Челябинская обл.) и *Penicillium sp.7* (п. Кунгурская, Пермский край)

Отмечено, что *M. homosphaera* Бс30 (п. Баскунчакская) при совместном культивировании с *P. Chrysogenum* Кр.2016 (п. Красная) сохраняет жизнеспособность, и на его поверхности не развивается мицелий гриба (рис. 5.16, рис. 5.18). Аналогичный результат был зафиксирован в эксперименте *M. homosphaera* Пк27ж (п. Геологов-2) с *P. purpurogenum* Акш.2016(п. Акшаша) (рис.5.17).



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.13 – Совместное культивирование *M. homosphaera* Шт101-2 (п. Дудкинская штольня, Башкортостан) и *P. sp.8* (п. Охотничья, Иркутская обл.)



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.14 – Совместное культивирование *M. homosphaera* Бс30 (п. Баскунчакская, Астраханская обл.) и *P. sp.7* (п. Кунгурская, Пермский край)



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.15 – Совместное культивирование *M. homosphaera* Пк27ж (п. Геологов-2, Пермский край) и *P. sp.8* (п. Охотничья, Иркутская обл.)

При совместном культивировании вышеуказанных пар организмов мицелий грибов развивался хуже, его развитие отставало от контроля на 2 дня, к тому же в опытных чашках газон был неоднородным, а не цельным, как в контроле. В зоне

роста водорослей либо полностью отсутствовали споры грибов, либо они были встречены единично, но в этом случае даже на последний день эксперимента не было выявлено их прорастания. Зона, свободная от мицелия вокруг колонии водорослей, составляла от 0,1 до 1 см.



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.16 – Совместное культивирование *M. homosphaera* Бс30 (п. Баскунчакская, Астраханская обл.) и *P. chrysogenum* Кр.2016 (п. Красная, Крым)



3 день культивирования

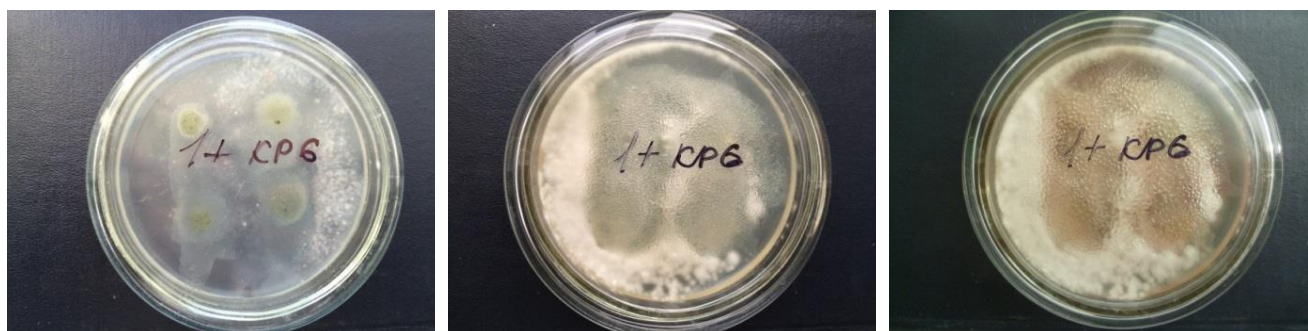
5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.17 – Совместное культивирование *M. homosphaera* Пк27ж (п. Геологов-2, Пермский край) и *P. purpurogenum* Акш.2016 (п. Акшаша, Абхазия)

Таким образом, можно сделать вывод, что штамм *M. homosphaera* Бс30 из пещеры Баскунчакская (Астраханская область) обладает антибиозной активностью по отношению к *P. chrysogenum* Кр.2016 (п. Красная, Крым), а *M. homosphaera* Пк27ж из пещеры Геологов-2 (Пермский край) – к *P. purpurogenum* Акш.2016 (п. Акшаша, Абхазия). Во всех остальных случаях рост водорослей полностью подавлялся микромицетами.

*Взаимодействия между микромицетами и цианобактериями.* Совместное культивирование *Nostoc punctiforme* Кр6 (п. Гондурас) со штаммами *Sporotrichum pruinosum* Акш.2016 (п. Акшаша) (рис. 5.18) и *P. chrysogenum* Кр.2016 (п. Красная) показало, что микромицеты не развиваются в зоне цианобактерий. Вокруг колоний *N. punctiforme* Кр6 (п. Гондурас) образовалась зона шириной 0,5-1,0 см, свободная от мицелия гриба, а также от цианобактерий. Число спор грибов в этой зоне на 7-й день культивирования составляло 3-4 споры на 0,25 мм<sup>2</sup>. На основной площади развития микромицета число спор в среднем превышало 100 спор на 0,25 мм<sup>2</sup>, плотность газона не отличалась от контроля. Цианобактерии по морфологии отличались от контрольных: трихомы начали распадаться на отдельные клетки, при этом внешний вид колоний цианобактерий от контроля не отличался.



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.18 – Совместное культивирование *N. punctiforme* Кр6 (Гондурас, Красноярский край) и *Sporotrichum pruinosum* Акш.2016 (Акшаша, Абхазия)

При совместном культивировании *N. punctiforme* Св31ж (п. Северная) и *S. pruinosum* Кут-С.2016 (п. Кутук-Сумган) (рис. 5.19) клетки цианобактерий плотно переплетались с гифами гриба. На участках, где отсутствовали цианобактерии, микромицеты встречались редко и разрозненно, не образуя однородного газона, который был в контроле. Спор в зоне роста мицелия было мало (до 4-5 на 0,25 мм<sup>2</sup>), гифы были короткие, развивались медленно.

При культивировании *N. punctiforme* Св31ж (п. Северная) со штаммом *P. purpurogenum* Акш.2016 (п. Акшаша) микромицеты развивались обособленно от цианобактерий аналогично контрольным посевам (рис.5.20). В зоне роста

микробиота отмечено нормальное развитие газона с обильным количеством спор. На колониях *N. punctiforme* Св31ж (п. Северная) споры и гифы грибов отсутствовали. Цианобактерии как и в контроле были покрыты слизистой пленкой розово-оранжевого цвета, покрывающей колонии. Возможно, такие особенности взаимодействия этих штаммов цианобактерии и микробиоты связаны с тем, что *N. punctiforme* образует консорциум с гетеротрофными бактериями.



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.19 – Совместное культивирование *N. punctiforme* Св31ж (п. Северная, Свердловская область) и *S. pruinosum* Кут-С.2016 (п. Кутук-Сумган, Башкортостан)



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.20 – Совместное культивирование *N. punctiforme* Св31ж (п. Северная, Свердловская область) и *P. purpurogenum* Акш.2016 (п. Акшапа, Абхазия)

Совместное культивирование *L. boryana* Бс15ч/б (п. Баскунчакская) с *Sporotrichum pruinosum* Акш.2016 (п. Акшапа) и *L. boryana* Пк19ж (п. Российская) с *Sporotrichum pruinosum* Кут-С.2016 (п. Кутук-Сумган), *N. punctiforme* Св31ж (п. Северная) с *P. sp.7* (п. Кунгурская) показало, что микробиоты образовывали

сплошной газон, аналогичный контрольному и полностью подавляли развитие цианобактерий (рис. 5.21 - 5.23).



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.21 – Совместное культивирование *N. punctiforme* Св32ж (п. Северная, Свердловская обл.) и *P. sp.7* (п. Кунгурская, Пермский край)



3 день культивирования

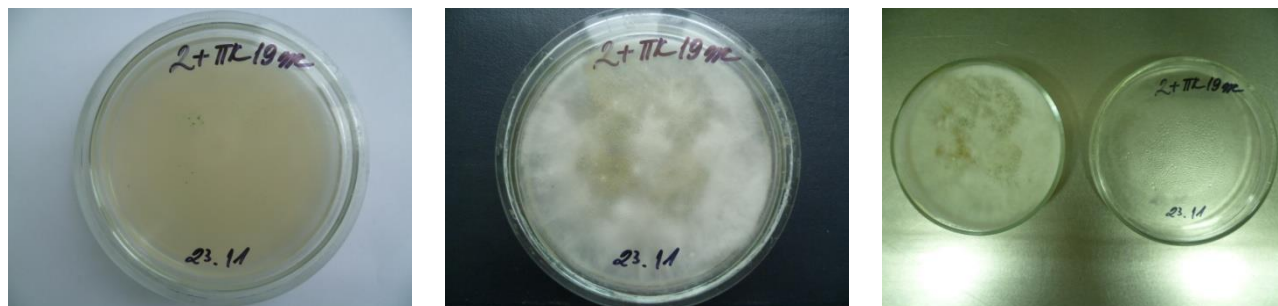
5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.22 – Совместное культивирование *L. Boryana* Бс15ч/б (п. Баскунчакская, Астраханская обл.) и *S. pruinosum* Акш.2016 (п. Акшаша, Республика Абхазия)

Таким образом, цианобактерия *N. punctiforme* Крб из пещеры Гондурас (Красноярский край) обладает антибиозной активностью по отношению к *S. pruinosum* Акш.2016 (Акшаша) и *P. chrysogenum* (Красная). *N. punctiforme* Св31ж (пещера Северная, Свердловская область) подавляет развитие штаммов *S. pruinosum* Кут-С.2016 (пещера Кутук-Сумган, Республика Башкортостан) и *P. purpurogenum* Акш.2016 (пещера Акшаша, Абхазия), что, возможно, связано с образованием этой цианобактерии консорциума с гетеротрофными бактериями. Во всех остальных случаях рост цианобактерий полностью подавляется микромицетами. Следовательно, можно сделать предварительный вывод о том, что

на особенности взаимоотношений цианобактерий пещер с микромицетами влияют их таксономическая принадлежность и присутствие организмов-консортов, но не оказывают воздействия география и местообитание штаммов.



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.23 – Совместное культивирование *Leptolyngbya boryana* ПК 19 Ж (п. Российская, Пермский край) и *S. pruinosum* Кут-С.2016 (п. Кутук-Сумган, Башкортостан)

*Взаимодействия между микромицетами и диатомовыми водорослями.* При совместном культивировании клонов *Nitzschia palea* Ию11 (п. Новомурадымовская) с *P. purpurogenum* НА.2016 (п. Новоафонская) и *N. palea* Ию11 (п. Новомурадымовская) с *S. pruinosum* Кут-С.2016 (п. Кутук-Сумган) развитие микромицетов шло намного быстрее в зоне водоросли, чем в контроле (рис. 5.24-5.25).

Так, если в контроле колонии микромицетов образовались на 3-й день эксперимента, то в экспериментальных чашках колонии появились через 20 часов культивирования. При этом в контрольных чашках зарастание шло равномерно по всей среде, а в эксперименте первые 4 дня зарастали только участки с водорослями, а затем уже остальная поверхность среды. Микроскопический анализ показал, что клетки диатомей не имели видимых цитологических изменений. Возможно, диатомовые водоросли продуцируют вещества, ускоряющие развитие данных штаммов микромицетов.



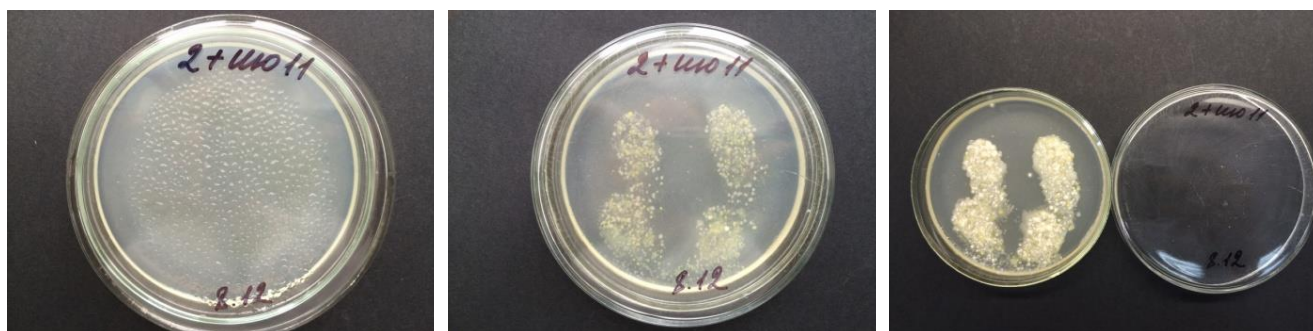


3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.24 – Совместное культивирование *N. palea* ИЮ11 (п. Новомурадымовская, Башкортостан) и *P. purpurogenum* НА.2016 (Новоафонская п., Абхазия)



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.25 – Совместное культивирование *N. palea* ИЮ11 (п. Новомурадымовская, Башкортостан) и *S. pruinatum* Кут-С.2016 (п. Кутук-Сумган, Башкортостан)

При совместном культивировании остальных клонов *Nitzschia palea* и штаммов микромицетов было выявлено, что грибы подавляли рост диатомей. Полное зарастание чашки микромицетами наблюдалось уже на 5-й день эксперимента, при этом их рост был равномерным.

В случае с парами *Nitzschia palea* Че70р (Аленушка, Челябинская область) и *P. chrysogenum* Ох.2016 (Охотничья, Иркутская обл.) и *Nitzschia palea* ИЮ11 (Новомурадымовская, Башкортостан) и *P. chrysogenum* (Красная, Крым) антибиозная активность микромицетов выявлена на 7-ой день эксперимента (рис. 5.26-5.31).



3 день культивирования

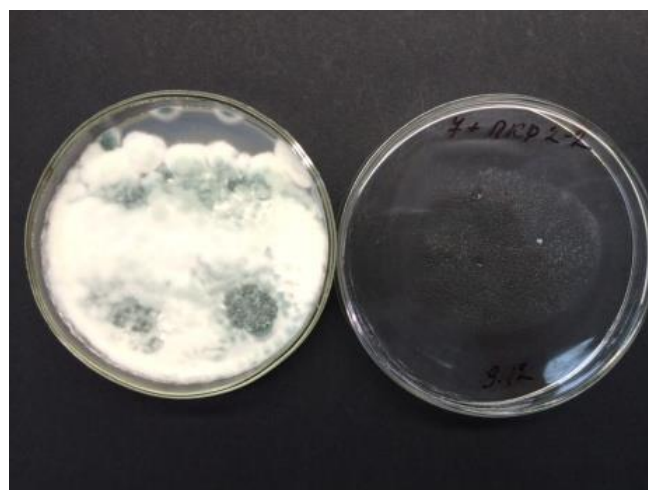


5 день культивирования

Рисунок 5.26 – Совместное культивирование *N. palea* Пк9ж (п. Геологов-2, Пермский край) и *P. sp.7* (п. Кунгурская, Пермский край)

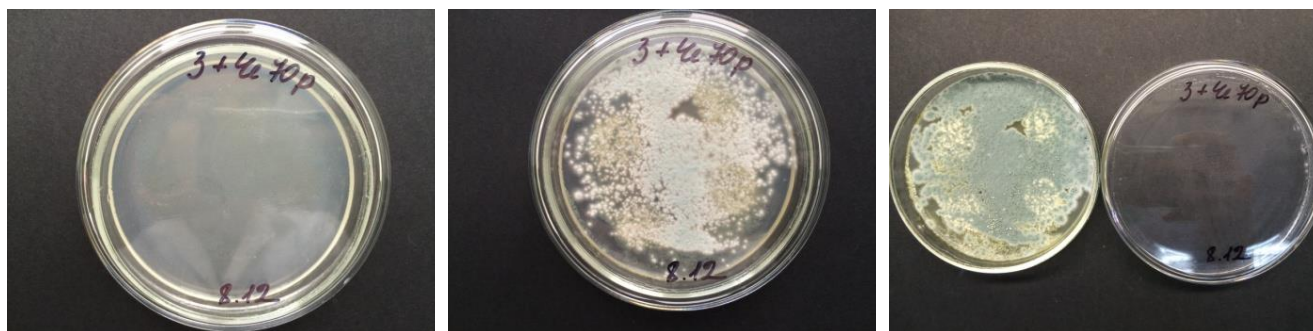


3 день культивирования



5 день культивирования

Рисунок 5.27 – Совместное культивирование *N. sp.* Пкр2 (п. Кунгурская, Пермский край) и *P. sp.7* (п. Кунгурская, Пермский край)



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.28 – Совместное культивирование *N. palea* Че70p (п. Аленушка, Челябинская область) и *P. chrysogenum* (п. Охотничья, Иркутская обл.)



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.30 – Совместное культивирование *N. palea* ИЮ11 (п. Новомурадымовская, Башкортостан) и *P. chrysogenum* (п. Красная, Крым)



3 день культивирования

5 день культивирования

7 день культивирования

Рисунок 5.31 – Совместное культивирование *N. palea* Че70p (п. Аленушка, Челябинская область) и *P. purpurogenum* (п. Акшаша, Абхазия)

В результате исследования была выявлена фунгистатическая активность некоторых штаммов цианобактерий и зеленых водорослей, что согласуется с

данными литературы (Patterson et al., 1994; Falch, 1996; Домрачева, 2005; Lamprinou et al., 2015). При этом природа данного явления не совсем ясна. Возможно, что биологической активностью обладают метаболиты, которые накапливаются в биомассе фототрофов, особенно в экстрацеллюлярном матриксе, в том числе в колониальной слизи или матриксе биопленок. В работах Jaki et al. (1999, 2000, 2001) были идентифицированы биологически активные экзометаболиты, а именно антибактериальные дитерпеноиды у *Nostoc commune* Vauch. ex Born. & Flah. и фунгицидные пептиды у *Tolypothrix byssoidea* Kirch. Другое объяснение этого явления – наличие гетеротрофных организмов-консортов, которые обладают фунгистатической активностью. Например, у штамма *Nostoc punctiforme* Св31ж (Северная) в контроле выявлено наличие консорциума цианобактерий и гетеротрофных организмов, от которых не удалось избавиться в процессе аксенизации культур (рис. 5.32). Это проявилось в виде слизистой пленки розово-оранжевого цвета, покрывающей колонии цианобактерий. Также наблюдалось массовое развитие гетеротрофов в колониях *N. punctiforme* Крб (Гондурас).

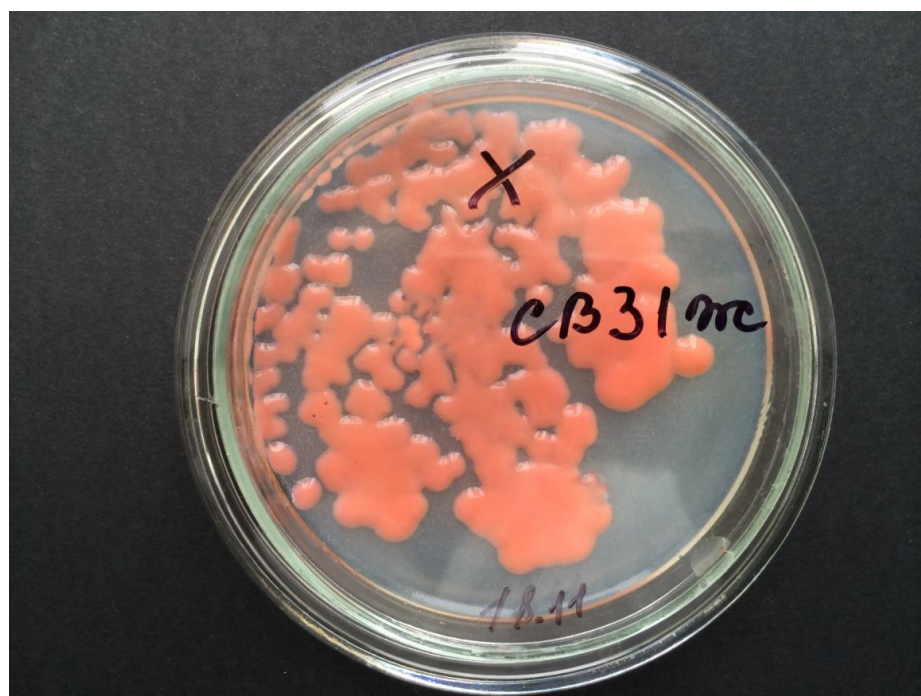


Рисунок 5.32 – Рост гетеротрофной биоты на штамме *N. punctiforme* Св31ж, контроль

Данные представленные выше опубликованы в статьях Попкова и др. (2016,

2017а, 2017б, 2017в).

На основании двух параллельных экспериментов, проведенных с применением различных методических подходов, выявлены пары штаммов, демонстрирующих различные варианты факультативного симбиоза или антибиоза. Количественный анализ данных проявлений позволил определить вероятность вариантов межвидовых взаимодействия между штаммами *Chlorella vulgaris*, *Leptolyngbya foveolaria*, *Nostoc punctiforme* и микромицелиальными грибами, выделенными из сообществ одной пещеры и сообществ пещер различных регионов.

На основании анализа вероятностей различных вариантов взаимодействий, выявлено, что наибольшую способность к факультативному симбиозу имеют виды, выделенные из одного сообщества, меньшую способность – виды, выделенные из разных сообществ одной пещеры, наименьшую способность имеют виды, выделенные из пещер разных регионов (рис. 5.33-5.35).

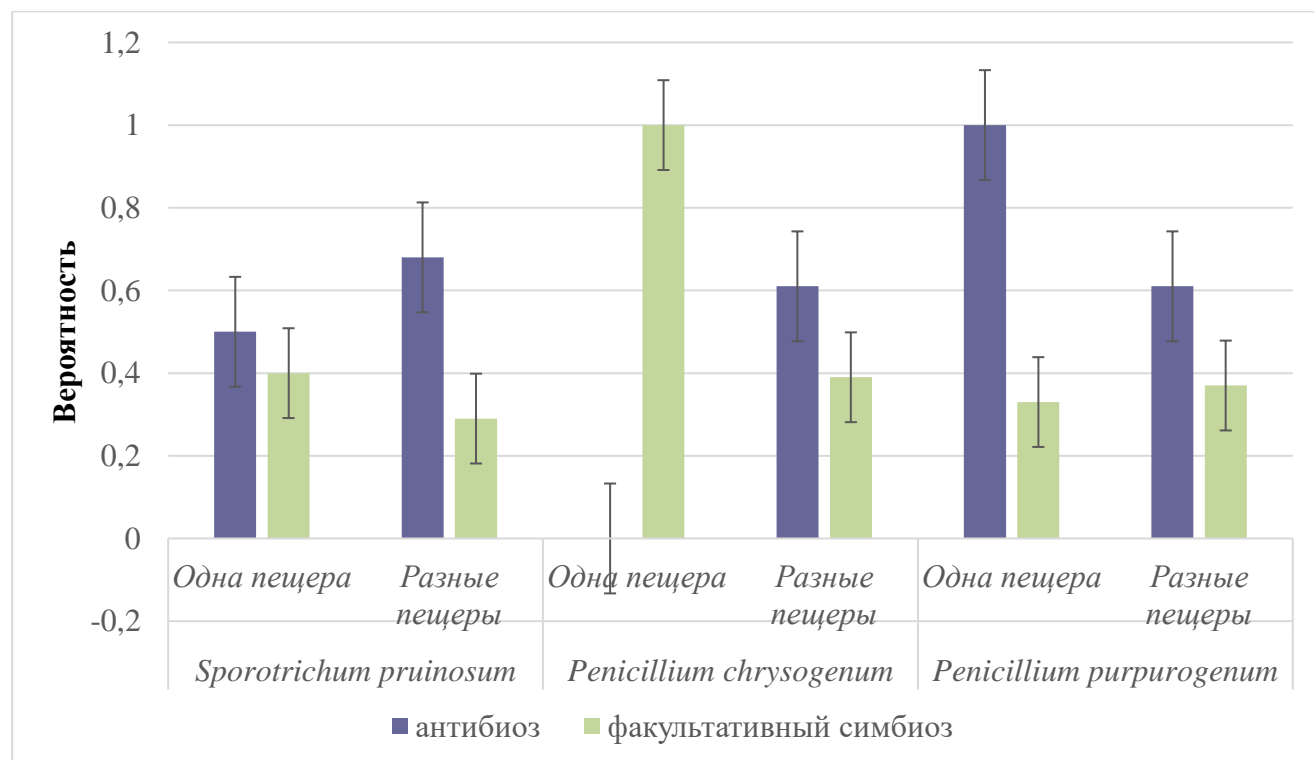


Рисунок 5.33 – Вероятность кооперации и антибиоза между штаммами *Chlorella vulgaris* и микромицелиальными грибами

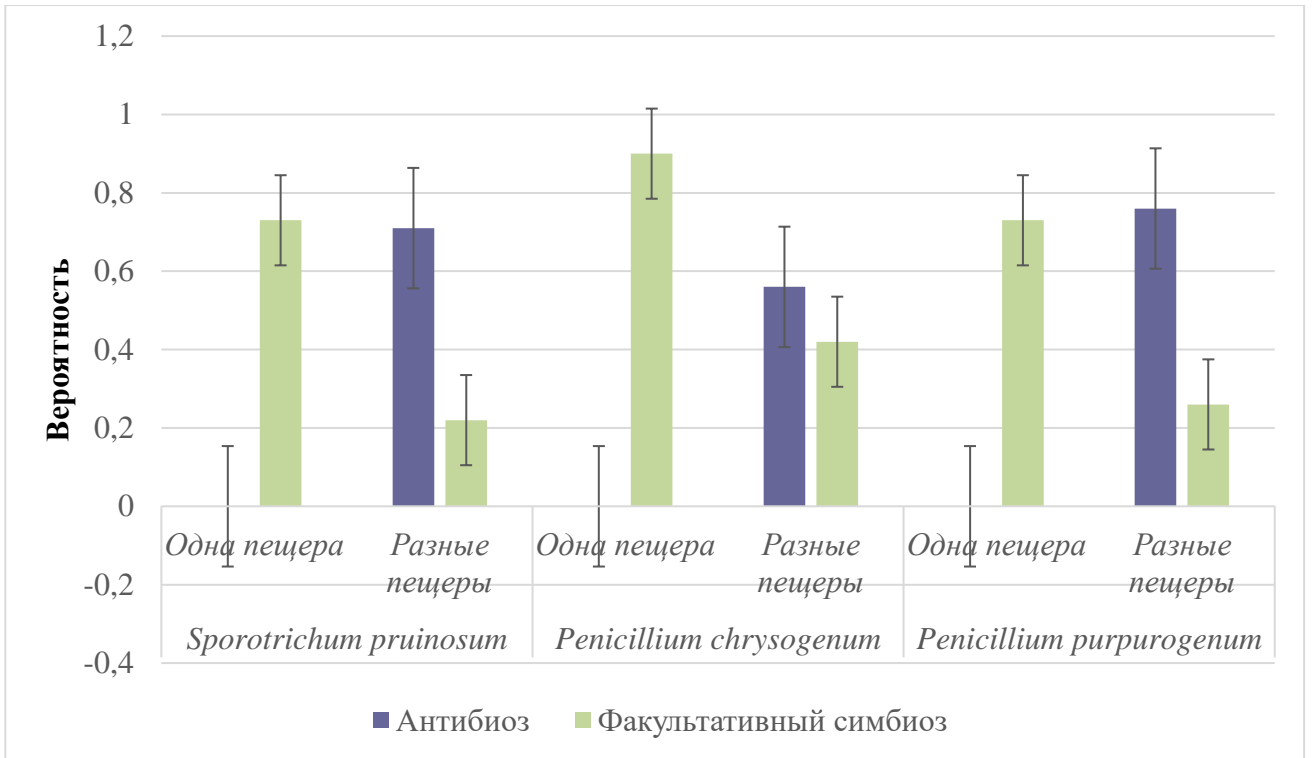


Рисунок 5.34 – Вероятность кооперации и антибиоза между штаммами *Leptolyngbya foveolara* и микромицелиальными грибами

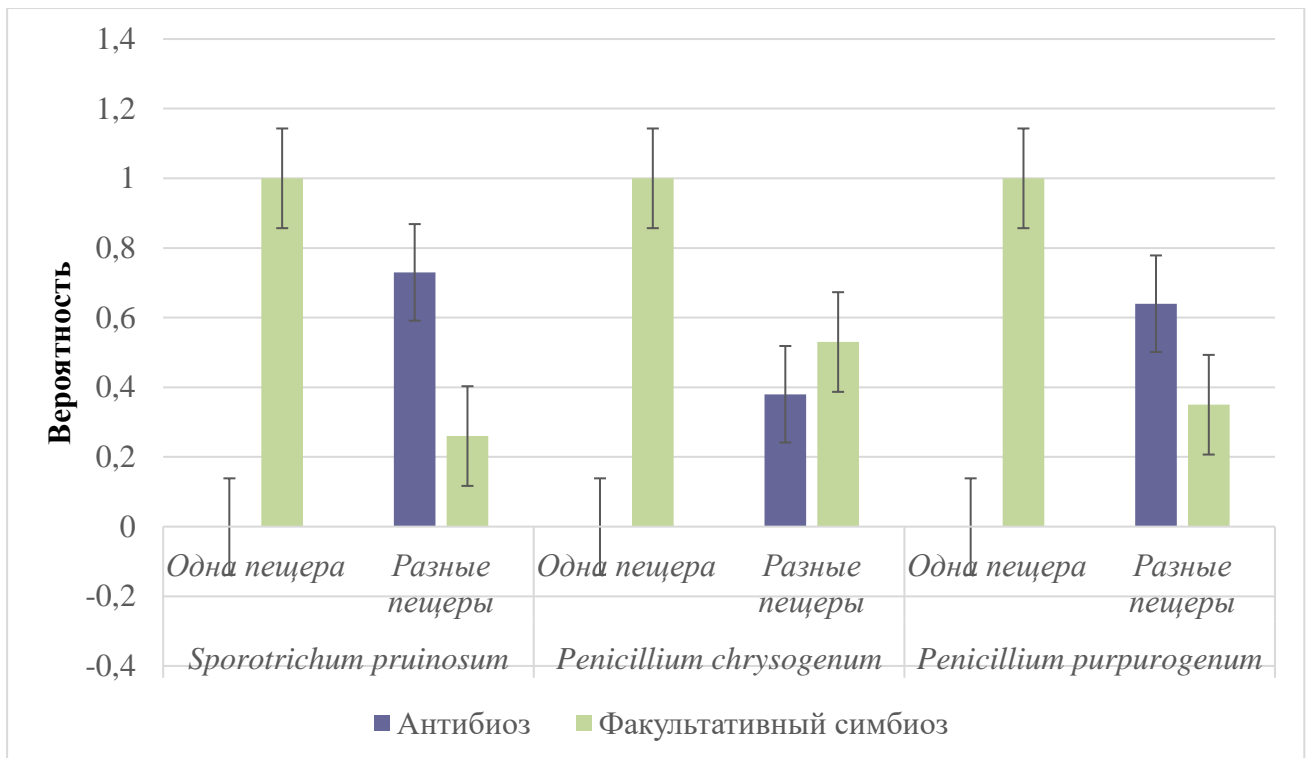


Рисунок 5.35 – Вероятность кооперации и антибиоза между штаммами *Nostoc punctiforme* и микромицелиальными грибами

## 5.2 Температурные оптимумы и экстремумы фототрофных видов, выделенных из пещер

В пещерных экосистемах, даже в зоне входа микроклимат значительно отличается от поверхности. Различные формы пещерных входов определяют степень механического воздействия на развивающиеся сообщества обрастаний снежно-ледовых масс и температуру входной зоны. В данном исследовании большинство пещерных входов горизонтальные, гротового типа. Они различались объемом и наличием водных потоков. Вследствие этого отсутствовали вертикальные градиенты, которые присутствуют во входных колодцах. Все исследованные пещеры лежали в одном температурном диапазоне. Помимо климатических особенностей региона, где расположена пещера, именно температура пещеры накладывает основные ограничения на температуру входной зоны, поскольку существуют постоянные воздушные потоки, которые изменяются сезонно. При наличии водных потоков температура воздуха значительно зависит от температуры вод, которая соответствует температуре основной части пещеры.

Стабильность температуры входной зоны и длительность развития сообществ обрастаний в этих условиях, позволяет предположить наличие температурных оптимумов у видов фототрофов в этих сообществах.

Для исследования были взяты штаммы *Chlorella vulgaris*, чаще других присутствовавшие в сообществах. Определены их удельные скорости роста при разных температурах. На основе этих данных выявлены зоны оптимума развития популяций (рис 5.36).

Для штаммов *Chlorella vulgaris* Вор.08.19, *Chlorella vulgaris* Ах.04.19, *Chlorella vulgaris* НА.08.19, *Chlorella vulgaris* СК.04.19, *Chlorella vulgaris* Гот.04.19, выделенных из подземных полостей с температурой 8-12 °С, температурные оптимумы находились в пределах от 8 до 24 °С, в то время как для штаммов *Chlorella vulgaris* Вор.Р.08.19, *Chlorella vulgaris* Мз.Р.08.19, *Chlorella vulgaris* Пс.Р.08.19, *Chlorella vulgaris* Хаб.Р.08.19, *Chlorella vulgaris* Мч.Р.08.19,

выделенных из поверхностных местообитания, но при аналогичной температуре 8-12 °С, температурные оптимумы находились в пределах от 20-24 °С.

Для штаммов *Chlorella vulgaris* Ил.07.19, *Chlorella vulgaris* Меж.07.19, *Chlorella vulgaris* Кры.05.19, *Chlorella vulgaris* Куй.09.19, *Chlorella vulgaris* Кас.05.19, выделенных из пещер с низкими положительными температурами (4-5 °С), зона оптимума находились в пределах 4-6 °С.

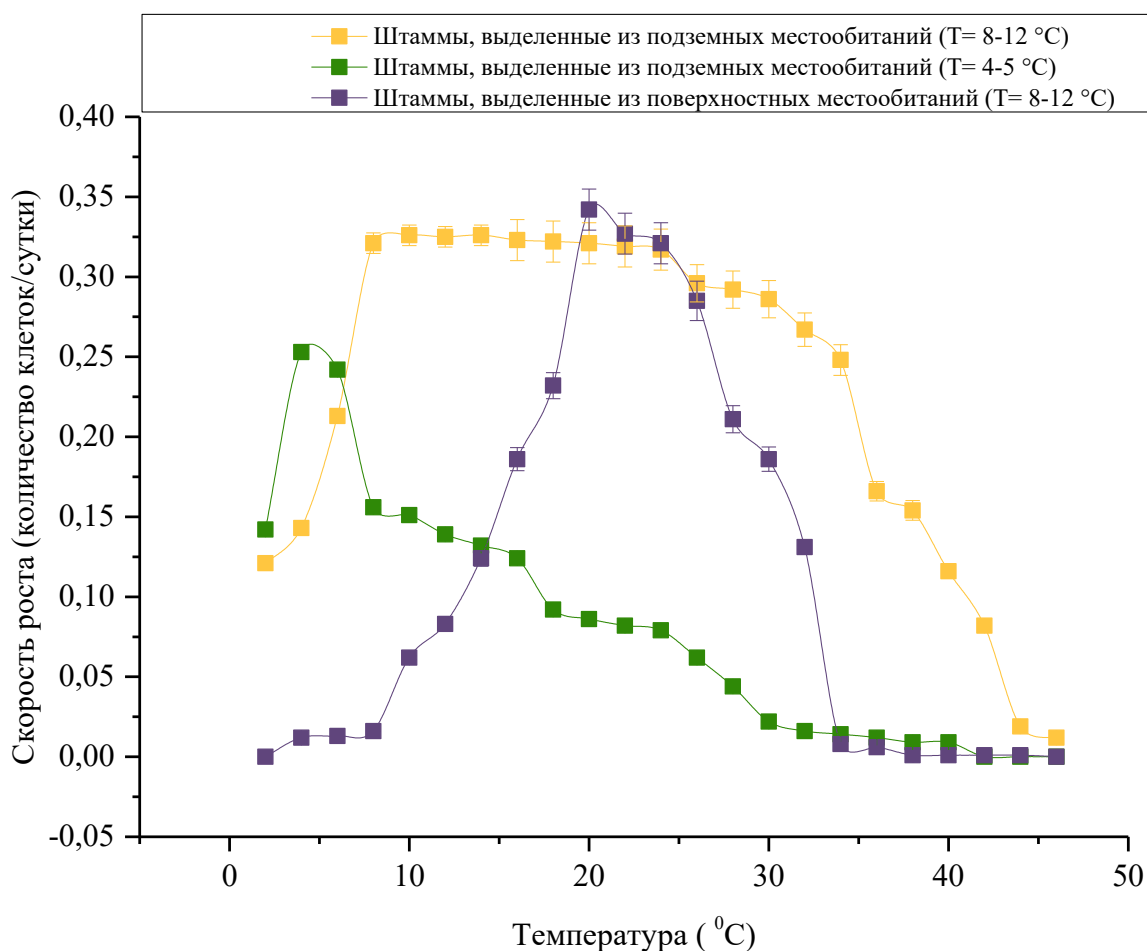


Рисунок 5.36 – Кривые толерантности для штаммов *Chlorella vulgaris* по отношению к температурному фактору

В результате исследования выявлены зоны толерантности по фактору температуры для штаммов, принадлежащих к различным функциональным группам фотосинтезирующих организмов. Для зеленой водоросли *Chlorella vulgaris* зона толерантности находилась в пределах 2 до 46 °С. Однако, зона



оптимума зависела от температуры местообитаний выделенных штаммов. Отмечено, что зона оптимума штаммов, выделенных из подземных местообитаний, шире, чем у штаммов из поверхностных местообитаний.

### **5.3 Пределы освещенности для фототрофных видов, выделенных из пещер**

Существует две характеристики для естественного потока освещения: интенсивность освещения и длительность.

Освещенность меняется в течение дня, зависит от сезона и погодных условий. Длительность освещения также зависит от сезона. Входные части пещеры освещаются по-разному в зависимости от экспозиции полости и морфологии входного участка. Известны работы Абуллина Ш.Р. (2016) и Мазиной С.Е. (2008), в которых указываются пределы теневыносливости для разных групп видов входной зоны пещер или сообществ ламповой флоры. Для ламповой флоры характерна зависимость роста и развития видов от характеристик спектра освещения, периодичности включения ламп и длительности.

Для входных участков полостей в природе довольно сложно оценить для каждой точки выпадение того или иного вида или группы видов. Необходимо проводить многолетние всесезонные исследования, учитывающие динамику изменений освещенности по комплексу факторов. Производили многократные измерения освещенности на участках по градиенту освещенности в зонах развития фототрофов, оценив освещенность в разные сезоны и в разное время суток удалось выявить нижние пределы освещенности для развития различных экологических форм и видов доминантов водорослей, цианобактерий и мохообразных, которые рассчитывали как наиболее часто фиксируемый минимум на точке появления видов (сообществ). Были выделены точки, где зафиксировано начало развития (появление первых особей исследуемого вида) определенных групп видов или видов доминантов (табл. 5.1).

Таблица 5.1.

## Пределы освещенности для фототрофных видов пещер

Морфо-функциональная группа организмов	Нижний предел освещенности	Количество измерений	Начало зоны оптимума	Количество измерений
<i>Цианобактерии</i> <i>одноклеточные</i> <i>колониальные</i>	0,03 0,06	120	0,08	280
<i>Цианобактерии</i> <i>нитчатые</i>	0,08	140	0,48	230
<i>Цианобактерии</i> <i>с кальцинированными</i> <i>трихомами</i>	0,08 0,03 (лф)	250	2,9	400
<i>Одноклеточные зеленые</i> <i>водоросли (хлорелла)</i>	0,07	300	2	350
<i>Диатомовые водоросли</i>	1 0 (лф)	80	Не определен	
<i>Протонема мхов</i>	0,5	120	1,6	240
<i>Мхи печеночные</i>	1,9	60	Не определен	
<i>Верхоплодные мхи</i>	1,7	360	5,5	150
<i>Fissidens gracilifolius</i>	1,7	60	3,25	110
<i>Бокоплодные мхи</i>	3,32	210	13,8	260

Выявлено, что наибольшей толерантностью к недостаточному освещению обладают цианобактерии с кальцинированными трихомами, а также диатомовые водоросли. В литературе обсуждается влияние кальцинированных трихом на степень теневыносливости цианобактерий. Например, в работе Lamprinou et al. (2012) показано, что цианобактерии рода *Scytonema* с кальцинированными трихомами, выделенные из пещерных зон с низкой интенсивностью света, выживают лучше, чем те, у которых нет отложений  $\text{CaCO}_3$  во внеклеточных оболочках.

#### 5.4 Миксотрофия подземных видов при различных уровнях освещенности

Проведен эксперимент по установлению возможности миксотрофного типа питания у водорослей, выделенных из подземных полостей. Исследовано влияние сахаров (глюкоза, мальтоза, глицерин, малат, ацетат, сахароза) на рост двух видов зеленых водорослей *Chlorella vulgaris* и *Stichococcus bacillaris*, а также двух видов цианобактерий *Leptolyngbya foveolaria*, *Scytonema drilosiphon* (культивируемая форма без карбонатных чехлов).

В результате исследования выявлено, что *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus bacillaris*, *Leptolyngbya foveolaria*, *Scytonema drilosiphon* потребляют все предложенные субстраты. Включение углеводов в метаболизм исследованных фототрофных организмов сопровождалось возрастанием удельной скорости роста, по сравнению с культурой, экспонированной в темноте без добавления субстратов.

Для *Chlorella vulgaris* любая добавка в темноте увеличивает скорость роста, однако для мальтозы, глицерина, малата, ацетата и пептона это увеличение находится в пределах ошибки. Статистически достоверное увеличение удельной скорости роста отмечено только при добавлении глюкозы и сахарозы (рис 5.37).

Мальтоза, глицерин, малат и пептон стимулируют развитие культуры на свету. Однако, глюкоза, ацетат и сахароза достоверно снижают скорость роста по сравнению с контролем, что может быть связано с резким ростом популяции на начальных этапах. Подобный эффект описан в работе Orosa et al. (2001). Малат и ацетат оказывают ингибирующее действие на рост культур зеленой водоросли *Haematococcus pluvialis* в концентрациях, превышающих 0,25%.

Для *Stichococcus bacillaris* добавление органических соединений за исключением пептона в темноте увеличивает скорость роста. Наибольшее увеличение отмечено в присутствии глюкозы, ацетата и сахарозы. На свету добавление органических соединений также оказывает стимулирующее влияние (рис. 5.38).

Для *Leptolyngbya foveolaria* добавление всех исследуемых органических соединений в темноте увеличивает скорость роста. Наибольшее увеличение отмечено в присутствии глюкозы (в 4,8 раза), сахарозы (в 4,6 раза) и глицерина (в 4,5 раза). На свету добавление органических соединений также оказывает стимулирующее влияние, скорость роста увеличивалась практически в 2,5 раза (рис. 5.39).

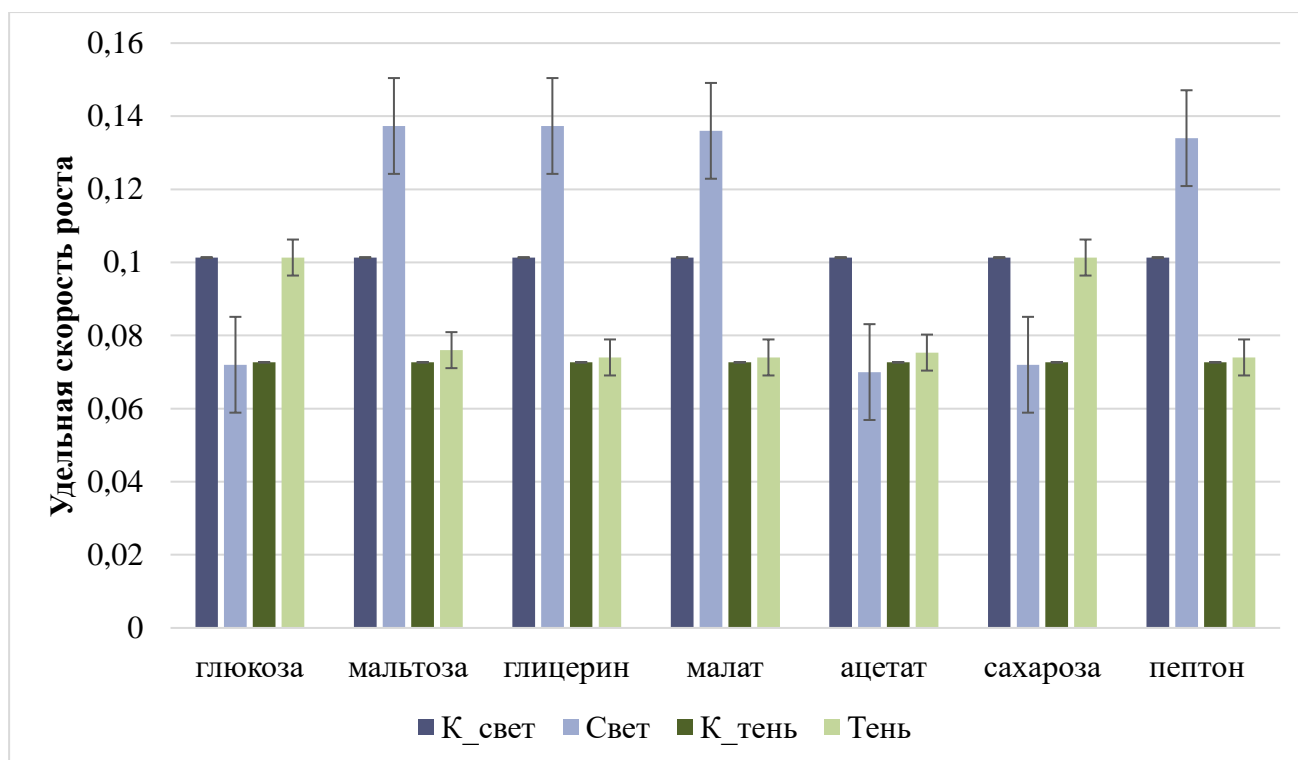


Рисунок 5.37 – Удельная скорость роста *Chlorella vulgaris* на средах с добавлением различных органических соединений

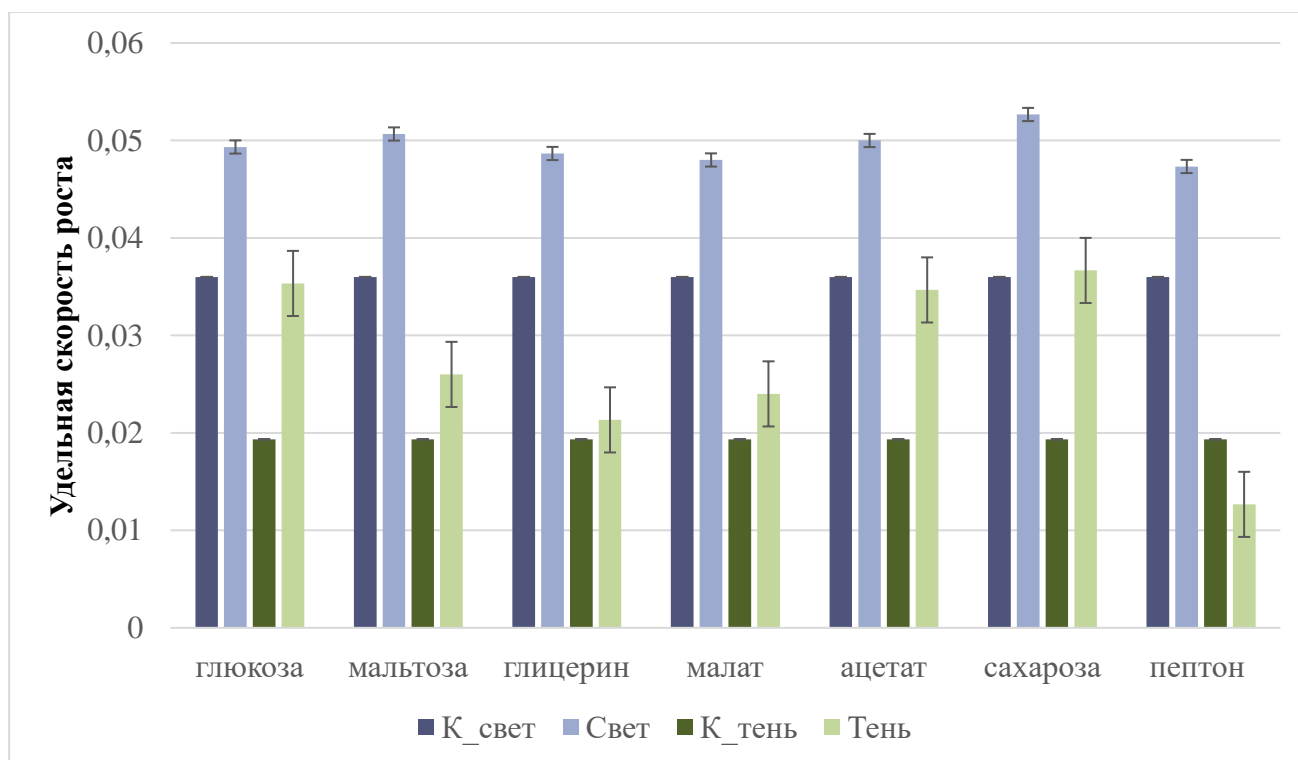


Рисунок 5.38 – Удельная скорость роста *Stichococcus bacillaris* на средах с добавлением различных органических соединений

Для *Scytonema drilosiphon* добавление всех исследуемых органических соединений в темноте увеличивает скорость роста. Наибольшее увеличение отмечено в присутствии глюкозы (в 7,3 раза), сахарозы (в 7,3 раза), ацетата (в 6,9 раза) и малата (в 6,8 раза). На свету добавление органических соединений также оказывает стимулирующее влияние (рис. 5.40).

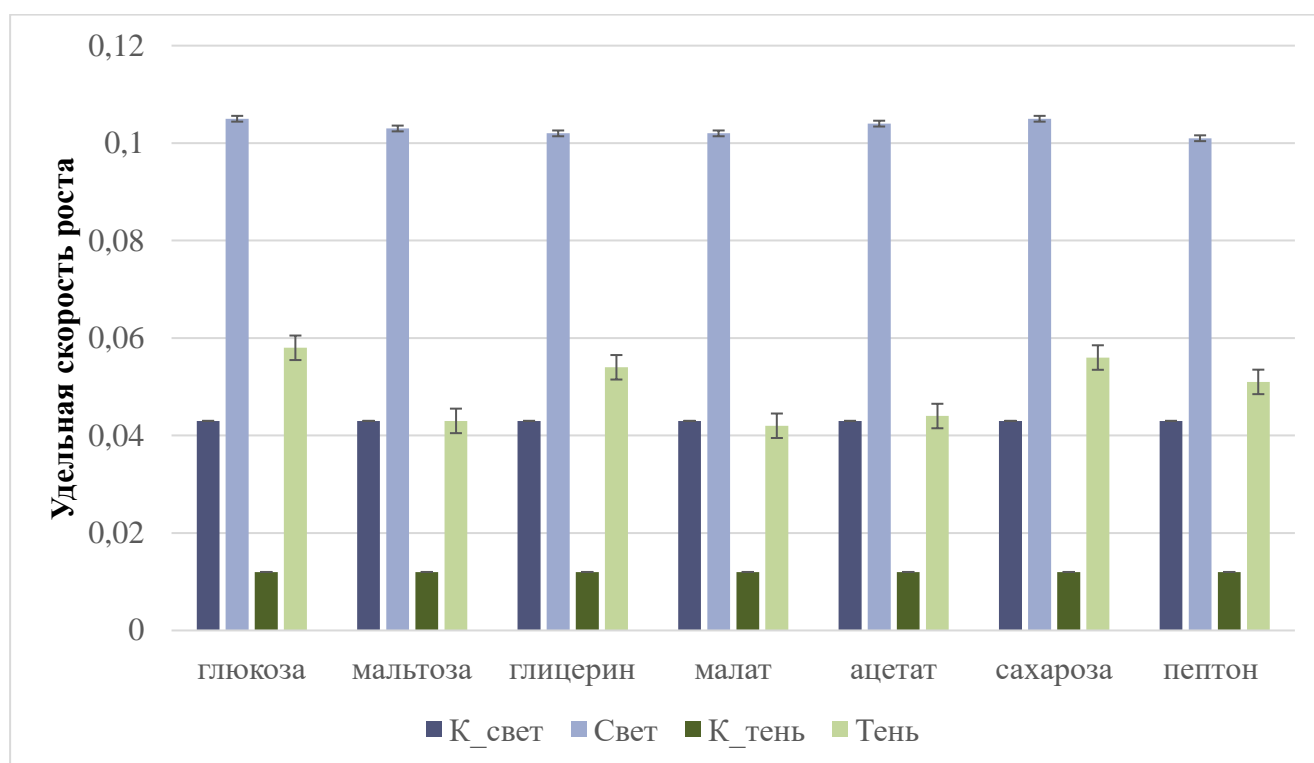


Рисунок 5.39 – Удельная скорость роста *Leptolyngbya foveolaris* на средах с добавлением различных органических соединений

Доказано стимулирующее действие на развитие водорослей в темноте всех добавок. Глюкоза и сахароза вызвали наиболее значительное увеличение удельной скорости роста для всех исследованных штаммов. Экспериментальные данные Абдуллина, Багмет (2016) также показывают, что зеленые водоросли *Mychonastes homosphaera* (Skuja) Kalina et Punc и диатомовые водоросли *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm., выделенные из пещеры Пропащая яма (Республика Башкортостан), способны ассимилировать глюкозу и могут быть отнесены к миксотрофным штаммам.

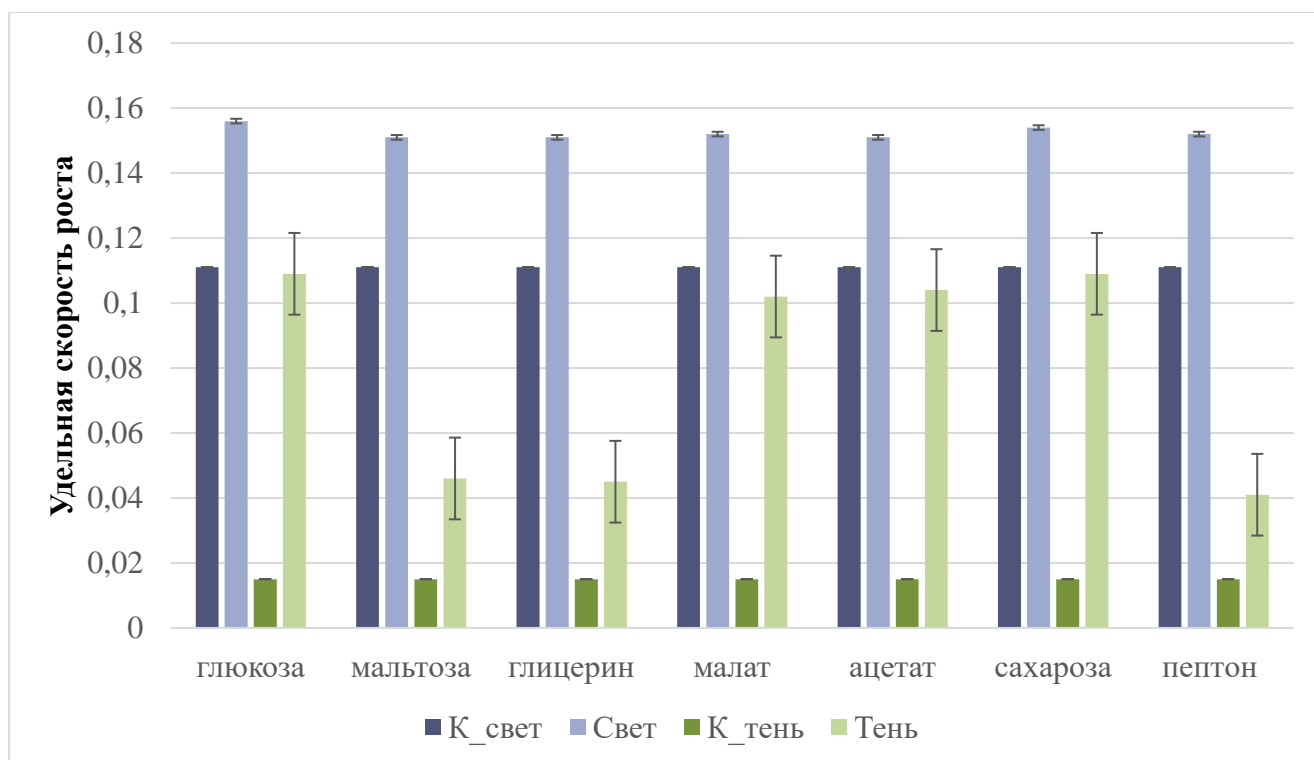


Рисунок 5.40 – Удельная скорость роста *Scytonema drilosiphon* на средах с добавлением различных органических соединений

Механизмы миксотрофии специфичны для видов и могут включать фаготрофию, поглощение других организмов (Xiao, Ju, 2018), или осмотрофию, поглощение растворенного органического углерода из окружающей среды. Осмотрофия была доказана на примере *Chlorella vulgaris* (Spijkerman et al., 2017). Количество ассимилированного углерода также варьируется в зависимости от вида и условий культивирования (Carpenter et al., 2018). Факторы окружающей среды, управляющие процессом ассимиляции углерода, спорны, но они могут включать освещенность, концентрацию органических питательных веществ или pH (Thingstad et al., 1996).

Согласно Sauer, Tanner (1989), проводивших исследования на *Chlorella kessleri*, миксотрофный рост требует наличия соответствующих поглощающих белков, таких как Hup1, и способности метаболизировать поглощенный источник углерода (Droop, 1974).

Источник органических веществ для миксотрофии в условиях пещер остается под вопросом. Ведь подземные среды обитания олиготрофны. Источником

органического вещества для цианобактерий и водорослей могут быть вещества, находящиеся в экзополимерной матрице биопленок. В результате многочисленных исследований установлено наличие слизистых внеклеточных мембран у цианобактерий, которые могут накапливать и удерживать воду, что позволяет цианобактериям оставаться жизнеспособными в периоды засухи (Macedo et al., 2009; Keshari, Adhikary, 2013). Основными компонентами этих мембран являются внеклеточные полимерные вещества (EPS), такие как полисахариды, липополисахариды, белки, гликопротеины, липиды, гликолипиды, жирные кислоты и ферменты. Они образуют органическую матрицу, в которую встраиваются сообщества различных микроорганизмов, образуя биопленку. Таким образом, EPS может быть источником углерода для миксотрофного роста пещерных фототрофов.

Следует отметить, что гетеротрофное культивирование фототрофов может хорошо контролироваться и обеспечивает возможность достижения быстрого роста и высокого выхода ценных продуктов в больших масштабах, что может быть полезно для биотехнологии (Chen, Chen, 2006). Исследования доказали, что миксотрофия может быть потенциальным механизмом снижения затрат на культивирование микроводорослей (Smith et al., 2020). Миксотрофное культивирование имеет существенные преимущества перед фототрофным культивированием микроводорослей: теоретически более низкая стоимость (Perez-Garcia et al., 2011), повышенное количество биомассы (Day, Tsavalos, 1996), повышенная плотность клеток (Kumar et al., 2018) и увеличение целевого биохимического компонента (Pahl et al., 2010). Таким образом, выделение уникальных потенциально миксотрофных видов может быть перспективным направлением исследований.

## Выводы к главе 5

1. Обнаружено наличие кооперации между *Leptolyngbya foveolaria* и *Penicillium chrysogenum*, *Sporotrichum pruinosum*, *Penicillium purpurogenum*; *Chlorella vulgaris* и *Penicillium chrysogenum*; *Nostoc punctiforme* и *Penicillium chrysogenum*, *Sporotrichum pruinosum*, *Penicillium purpurogenum*.

2. Установлено, что наибольшую способность к кооперации имеют виды, выделенные из одного сообщества, меньшую способность – виды, выделенные из разных сообществ одной пещеры, наименьшую способность имеют виды, выделенные из пещер разных регионов

3. Отмечено, что наибольшей толерантностью к недостаточному освещению обладают цианобактерии с кальцинованными трихомами, а также диатомовые водоросли.

4. Выявлены зоны толерантности и оптимума по фактору температуры для зеленой водоросли *Chlorella vulgaris*. Зона толерантности находилась в пределах 2 до 46 °С, зона оптимума зависела от температуры местообитаний выделенных штаммов.

5. Отмечено, что у штаммов, выделенных из подземных местообитаний, зона оптимума по отношению к температурному фактору шире, чем у штаммов из поверхностных местообитаний.

6. Установлено стимулирующее действие глюкозы, мальтозы, глицерина, малата, ацетата, сахарозы на рост *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus bacillaris*, *Leptolyngbya foveolara*, *Scytonema drilosiphon*. Наилучший рост отмечен на глюкозе и сахарозе.



## ВЫВОДЫ

1. Выявлено 290 видов фототрофов в исследованных полостях: 33 – в пещерах Воронежской области, 29 – в гроте Симона Кананита, 15 – в кельях Старого Орхья, 77 – в пещере Голова Отапа, 24 – в пещере Аняшка, 21 – в естественном входе Новоафонской пещеры, 17 – в пещере Мааникварская, 74 – в пещере Ахштырская. Наибольшее видовое разнообразие установлено в сообществах входной зоны п. Голова Отапа (индекс Симпсона  $D=0,02$ , индекс Шеннона 4,13), где обнаружено максимальное количество биотопов. Корреляционный анализ показал слабую положительную корреляцию между влажностью воздуха и биоразнообразием фототрофов пещер ( $r=0,6$ ). Выявлен географический тренд биоразнообразия пещер гротового типа.

2. Сообщества, развивающиеся в условиях естественного и искусственного освещения, в п. Ахштырская сходны (индекс Жаккара  $I_{jc}=0,96$ ). В Новоафонской пещере отмечено различие между сообществами ламповой флоры и сообществ естественного входа ( $I_{jc}=0,14$ ). Это обусловлено наличием нескольких пространственно разобщенных путей заноса видов фототрофов в полость.

3. В парах штаммов *Leptolyngbya foveolara* и *Penicillium chrysogenum*, *Sporotrichum pruinosum*, *Penicillium purpurogenum*; *Chlorella vulgaris* и *Penicillium chrysogenum*; *Nostoc punctiforme* и *Penicillium chrysogenum*, *Sporotrichum pruinosum*, *Penicillium purpurogenum* реализуется кооперация. Наибольшую способность к кооперации имеют виды, выделенные из одного сообщества, меньшую способность – виды из разных сообществ одной пещеры, а наименьшую способность – виды из пещер разных регионов.

4. Зона оптимума по фактору температуры штаммов зеленой водоросли *Chlorella vulgaris*, выделенных из подземных местообитаний, шире, чем у штаммов из поверхностных местообитаний.

5. Для штаммов доминирующих видов *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus bacillaris*, *Leptolyngbya foveolara*, *Scytonema drilosiphon* при культивировании без освещения, присутствие глюкозы и сахарозы увеличивает скорость роста

## РЕКОМЕНДАЦИИ

При разработке проектов оборудования пещер искусственным освещением необходимо использовать результаты анализа биоразнообразия сообществ входной зоны для выявления видов, имеющих большой потенциал к быстрой колонизации подземных местообитаний.

В эксплуатируемых пещерах гротового типа можно рекомендовать снижение влажности биотопов как приоритетный способ предотвращения развития нежелательных фототрофных обрастаний.

На основании выявленной способности к миксотрофии фототрофных видов, часть из которых широко используется в биотехнологии, можно рекомендовать гетеротрофное культивирование с целью повышения выхода биомассы.

## ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ДИССЕРТАЦИИ ИЗЛОЖЕНЫ В СЛЕДУЮЩИХ РАБОТАХ

### В изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Мазина, С.Е. Сообщества освещенной зоны подземных келий скального монастыря «Успение Божьей Матери» заповедника Старый Орхей» / **А.В. Попкова** // Юг России, Т.12. – №4, 2017. – С. 138-146.

2. **Попкова, А.В.** Биоразнообразие фототрофных сообществ грота Симона Кананита / С.Е. Мазина // Экология урбанизированных территорий.– 2020.– №2.– С. 32-37.

3. Мазина, С.Е. Распределение фотосинтезирующих видов в пещерах гротового типа разных регионов / **А.В. Попкова** // Вестник РУДН. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности.– 2020.– Т.28. – №3. – С. 275-284.

### В изданиях, рецензируемых в WoS и Scopus:

4. **Popkova, A.** Phototrophic communities of Ahshtyrskaya Cave in the condition of artificial light / S. Mazina, T. Lashenova // Ecologica Montenegrina. – 2019. – Vol. 23. – P. 8-19.

5. **Popkova, A.V.** Microbiota of hypogean habitats in Otap Head Cave / S.E. Mazina // Environmental Research, Engineering and Management. – 2019. – Vol. 75, No 3. – P. 71-83.

6. **Popkova, A.** An comparative analysis of airborne and terrestrial fungi in show caves Novoafonskaya (Caucasus) and Ali-Sadr (Iran) / E. Kozlova, S. Khazaei, S. Kochetkov, A. Fedorov, E.U. Benitsiafantoka, R.B. Soanjaras, S. Mazina // Ecologica Montenegrina. – 2020. – Vol. 37. – P. 11-18.

7. Mazina, S.E. Biodiversity and productivity of phototrophic communities from the illuminated cave zone with high content of CO<sub>2</sub> / **A.V. Popkova**, V.P. Zvolinski, A.K. Yuzbekov // Cave and Karst Science. – 2020. – Vol.47, №.3. – P. 131–137.

**В других изданиях:**

8. Мазина, С.Е. Фототрофы меловых культовых пещер Дивногорья и Костомарово / **А.В. Попкова**, Ш.Р. Абдуллин // Успехи современной науки и образования. — 2016. — Т. 1, № 8. — С. 151–157.

9. **Попкова, А.В.** Сравнительный анализ особенностей совместного культивирования цианобактерий пещер и микромицетов / В.Б. Багмет, Е.Ю. Егупова, Ш.Р. Абдуллин // Успехи современной науки. — 2017.- С. 22-25.

10. **Попкова, А.В.** Характеристика популяции зеленой водоросли *Chlorella Vulgaris* beijerinck в Новоафонской пещере (Абхазия) / Куманяев А.С., Мазина С.Е. // Христианские пещерные комплексы Восточной Европы: Тезисы международной научно-практической конференции (24-27 апреля 2014, Дивногорье, Воронежская обл., Россия). – Воронеж: Издательство «Истоки». – 2014. –С. 35-36.

11. Мазина, С.Е. Цианобактерии в составе сообществ ламповой флоры карстовых пещер / О.В. Горяева, **А.В.Попкова** // Автотрофные микроорганизмы: 5-й Всероссийский симпозиум с международным участием. Москва, МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический ф-т. 21-24 декабря 2015 г., Материалы / отв. ред. Нетрусов А.И., Колотилова Н.Н. – М.: МАКС Пресс, 2015. – С. 56.

12. Мазина, С.Е. Адаптации водорослей и цианобактерий к среде карстовых известняковых пещер / **Попкова А.В.** // Биоспелеологические исследования в России и сопредельных государствах, Москва, ИПЭЭ РАН,

Ленинский проспект, 33, Россия, 1-2 декабря 2016. – Ярославль: Филигрань, 2017. – С.74-80.

13. **Попкова, А.В.** Анализ взаимодействия *Mychonastes homosphaera* (Skuja) Kalina & Punc. и микромицетов из экосистем пещер / В.Б. Багмет, Е.Ю. Егупова, В.П. Зволинский // Actualscience. – 2016. –Т.2, № 12. –С.7-8.

14. **Попкова, А.В.** Сравнительный анализ особенностей совместного культивирования диатомей пещер и микромицетов / В.Б. Багмет, Е.Ю. Егупова, В.П. Зволинский // Результаты современных научных исследований и разработок: сборник статей Международной научно-практической конференции. – 2017. –С.30-33.

15. **Popkova, A.V.** Biotechnological potential of cave microbiota // Environmental Problems of the Third Millennium Proceeding of the International Youth Scientific Conference. – 2016. –P. 28 – 31.

16. **Попкова, А.В.** Взаимодействие между фототрофами и микромицетами из пещерных сообществ обрастаний / С.Е. Мазина, В.Б. Багмет, Е.Ю. Егупова, В.П. Зволинский // Современная микология в России. Том 6. Материалы 4-го Съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии. – 2017. – С. 393-394.

17. Мазина, С.Е. Сообщества карстовых пещер как источник видов, пригодных для восстановления почвенного плодородия и рекультивации / **А.В. Попкова** // Сборник тезисов V Международной научной экологической конференции, посвященной 95-летию Кубанского ГАУ, 2017. – С. 350-352.

18. **Попкова, А.В.** Биотехнологический потенциал сообществ микробиоты подземных карстовых полостей / С.Е. Мазина // Актуальные аспекты современной микробиологии, ФИЦ Биотехнологии РАН. Тезисы. – Москва: МАКС Пресс. – 2017. –С.89-91.

19. **Попкова, А.В.** Биоразнообразие и особенности видовой структуры сообществ обводненных освещенных участков известняковых карстовых полостей / С.Е. Мазина // Материалы IV (XII) Международной ботанической конференции молодых учёных, СПб.: БИН РАН. – 2018. – С.28-29.

20. **Popkova, A.V.** Microbiota of Otap Head Cave / S.E. Mazina, A.M. Stoinova // Abstract Book of 2ND International Conference "Smart Bio". – 2018. – P. 203.

21. Мазина, С.Е. Микробиоты входных участков пещер Абхазии / **А.В. Попкова** // Сохраняя традиции – к новым достижениям: научная конференция, посвященная памяти ведущих ученых в области почвенной микробиологии И. Ю. Чернова, М. М. Умарова, О. Е. Марфениной, Б. А. Бызова: 25 декабря 2019 г.: Тезисы докладов. Москва: МАКС Пресс. – 2019. – С. 43.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Абдуллин, Ш.Р. Альгофлора пещеры Шульган-Таш (Каповой) в различные годы / М.Ю. Шарипова // Вестник Башкирского университета. – 2005. – №3. – С. 49-50.
2. Абдуллин, Ш.Р. Биоразнообразие цианобактерий и водорослей Аскинской пещеры (Южный Урал). Вестник ОГУ. – 2009. – №6. – С. 9-10.
3. Абдуллин, Ш.Р. Разнообразие трофической структуры экосистем пещер // Успехи современной биологии. – 2014. – Т. 134. – № 2. – С. 192-204.
4. Абдуллин, Ш.Р., Миксотрофия цианобактерий и водорослей в условиях пещер / В.Б. Багмет // Журнал общей биологии. – 2016. – Т. 77. – №. 1. – С. 54-62.
5. Андреева, В.М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). СПб.: Наука. – 1998. – 351 с.
6. Виноградова, О.Н. Альгофлора пещер и гротов национального природного парка «Подольские Товтры» (Украина) / Т.И. Михайлюк // Альгология. – 2009. – Т. 19. – № 2. – С. 155-171.
7. Виноградова, О.Н. Синезеленые водоросли (Cyanoprocaruota) пещеры Джамал (Национальный парк Маунт Кармель, Израиль) / О.В. Коваленко, С.П. Вассер, Э.Д. Нево, М. Вайнштейн-Эврон // Альгология. – 2000. – Т. 10. – № 1. – С. 82-90.
8. Виноградова, О.Н., Альгофлора пещеры Сефуним (Израиль): видовое разнообразие в условиях мультифакторного абиотического стресса / Э. Нево, С.В. Вассер // Альгология. – 2009. – Т. 19. – № 1. – С. 47-65.
9. Гайсина, Л.А. Современные методы выделения и культивирования водорослей: учебное пособие // А.И. Фазлутдинова, Р.Р. Кабиров // Уфа: Изд-во БГПУ. – 2008. – 152с.
10. Гвоздецкий, Н.А. Карст. М.: Мысль. – 1981. – 214 с.

11. Гецен, М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука. – 1985. – 163 с.
12. Голлербах, М.М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезеленые водоросли / Е.К. Косинская, В.И. Полянский // М.: Советская наука. – 1953. – 654 с.
13. Дорошина, Г.Я. Мхи (Bryophyta) Абхазии. Новости сист. низш. раст. – 2015. – Т. 49. – Р. 295–313.
14. Дублянский, В.Н. Карстовые пещеры и шахты Горного Крыма. Л.: Наука. – 1977. – 182с.
15. Дублянский, В.Н. Крупные карстовые полости СССР. III. Спелеологические провинции Большого и Малого Кавказа / А.Б. Климчук, В.Э. Киселев, Б.А. Вахрушев, Ю.Н. Ковалев, В.П. Мельников, А.Ф. Рыжков, З.К. Тинтилозов, В.Д. Чуйков, М.Л. Чуруброва // АН УССР. Киев, № 32792. – 1987. – 80 с.
16. Жубанова, А.А. Конструирование циано-бактериального консорциума на основе аксеничных культур цианобактерий и гетеротрофных бактерий для биоремедиации нефтезагрязненных почв и водоемов // Физиология растений. – 2013. – Т.60. – №4. – С. 588-595.
17. Забелина, М.М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Диатомовые водоросли / И.А. Киселев, А.И. Прошкина-Лавренко, В.С.Шешукова // М.: Советская наука. – 1951. – Вып. 4. – 620 с.
18. Игнатов, М.С. Флора мхов средней части Европейской России / Е.А. Игнатова // М.: КМК. – 2003. – Т. 1. – С. 1-608.
19. Игнатов, М.С. Флора мхов средней части Европейской России / Е.А. Игнатова // М.: КМК. – 2004. – Т. 2. – С. 609-960.
20. Клименко, В.И. Инженерно-геологическое районирование территории развития горного известнякового карста для обоснования защитных мероприятий / В.Д. Резван, В.Н. Дублянский // Сочи: ПНИИИС. – 1991. – 116 с.
21. Мавлюдов, Б.Р. Отложения Новоафонской пещеры / О.И. Кадебская, Е.П. Базарова, Т.М. Кудерина, Я.А. Экба // Фундаментальные проблемы квартера:

итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Мат-лы X Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Москва 25-29 сентября 2017 г. Москва: ГЕОС. – 2017. – С. 241-242.

22. Мазина, С.Е. Ламповая флора Новоафонской пещеры // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. — 2015. — Т. 9. — № 113. – С. 1-12.

23. Мазина, С.Е. Распределение фотосинтезирующих видов в пещерах гротового типа разных регионов / А.В. Попкова // Вестник РУДН. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. – 2020. – Т.28. – №3. – С. 275-284

24. Мазина, С.Е. Сообщества фотосинтезирующих организмов экскурсионной пещеры Ахштырская / В.Н. Максимов // Вестн. Моск. Ун-Та. Сер. 16. Биология. – 2011. – № 1. – С. 41-46.

25. Мазина, С.Е. Сообщества фотосинтезирующих организмов, развивающихся в условиях искусственного освещения на оборудованном участке пещеры Мраморная. Спелеология и Карстология. – 2009. – №2. – С. 92-99.

26. Мазина, С.Е. Формирование почвоподобных тел на участках искусственного освещения в пещерах / А.А. Семиколенных // Материалы докладов международной научной конференции Роль почв в биосфере и жизни человека. К 100-летию со дня рождения академика Г.В. Добровольского, к Международному году почв. — МАКС Пресс Москва. – 2015. – С. 205–207.

27. Мазина, С.Е. Фотосинтезирующие виды пещеры Новоафонская, развивающиеся в условиях искусственного освещения / А.А. Концевова, А.К. Юзбеков // Естественные и технические науки. – 2015. – Т. 88. – № 10. – С. 162–171.

28. Мазина, С.Е. Фототрофы меловых культовых пещер Дивногорья и Костомарово / А.В. Попкова, Ш.Р. Абдуллин // Успехи современной науки и образования. — 2016. — Т. 1, № 8. — С. 151–157.

29. Мазина, С.Е., Особенности выявления сообществ пещер включающих фотосинтезирующие виды / А.А. Концевова // Материалы всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России»



(ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3-4 декабря 2015 г.) / под ред. Турбанова И.С., к.б.н. Марина И.Н., к.б.н. Гонгальского К.Б. // Кострома: Костромской печатный дом. – 2015. – С. 28-31.

30. Мазина, С.Е. Сообщества карстовых пещер как источник видов, пригодных для восстановления почвенного плодородия и рекультивации / А.В. Попкова // Сборник тезисов V Международной научной экологической конференции, посвященной 95-летию Кубанского ГАУ. – 2017. – С. 350-352.

31. Мазина, С.Е. Сообщества освещенной зоны подземных келий скального монастыря «Успение Божьей Матери» заповедника Старый Орхей / А.В. Попкова // Юг России. – 2017. – Т.12. – №4. – С. 138-146.

32. Мазина, С.Е. Распределение фотосинтезирующих видов в пещерах гротового типа разных регионов / А.В. Попкова // Вестник РУДН. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. – 2020. – Т.28. – №3. – С. 275-284.

33. Маккавеев, А.А. Словарь по гидрогеологии и инженерной геологии. М.: Недра. – 1971. – 214 с.

34. Максимов, В.Н. Эталон сходства: использование при сравнении состава и структуры сообществ / Н.А. Кузнецова // М.: КМК. – 2013. – 89 с.

35. Максимович, Г.А. Основы карстоведения. Вопросы морфологии карста, спелеологии и гидрогеологии карста. Пермское Книжное Издательство, Пермь. – 1963. – Т.1. – 445 с.

36. Матанцева, О.В. Миксотрофия у микроорганизмов: экологические и цитофизиологические аспекты / С.О. Скарлато // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 2013. – Т. 49. – № 4. – С. 245-254.

37. Нетрусов, А.И. Практикум по микробиологии / М.А. Егорова, Л.М. Захарчук // М.: Издательский центр «Академия». – 2005. – 602 с.

38. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 10(1). Мошкова Н. А., Голлербах М. М. Зеленые водоросли. Класс Улотриксковые (1). — Л.: Наука, 1986. — 360 с.

39. Попкова, А.В. Анализ взаимодействия *Mychonastes homosphaera* (Skuja) Kalina & Punc. и микромицетов из экосистем пещер / В.Б. Багмет, Е.Ю. Егупова, В.П. Зволинский // Actualscience. – 2016. – Т.2. – № 12. – С.7-8.
40. Попкова, А.В. Биоразнообразие и особенности видовой структуры сообществ обводненных освещенных участков известняковых карстовых полостей / С.Е. Мазина // Материалы IV (XII) Международной ботанической конференции молодых учёных, СПб.: БИН РАН. – 2018. – С.28-29.
41. Попкова, А.В. Биоразнообразие фототрофных сообществ грота Симона Кананита / С.Е. Мазина // Экология урбанизированных территорий.– 2020.– №2.– С. 32-37.
42. Попкова, А.В. Взаимодействие между фототрофами и микромицетами из пещерных сообществ обрастаний / С.Е. Мазина, В.П. Зволинский, В.Б. Багмет, Е.Ю. Егупова // Современная микология в России. Материалы 4-го Съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии. – 2017а. – Том 6. – С. 393-394.
43. Попкова, А.В. Сравнительный анализ особенностей совместного культивирования цианобактерий пещер и микромицетов / В.Б. Багмет, Е.Ю. Егупова, Ш.Р. Абдуллин // Успехи современной науки. – 2017б. – С. 22-25.
44. Попкова, А.В. Сравнительный анализ особенностей совместного культивирования диатомей пещер и микромицетов / В.Б. Багмет, Е.Ю. Егупова, В.П. Зволинский // Результаты современных научных исследований и разработок: сборник статей Международной научно-практической конференции. – 2017в. – С.30-33.
45. Попова, Н.Н. Редкие петрофильные мхи-кальцефиты в «Красных книгах» средней полосы России. Вестник ТвГУ Серия «Биология и экология». – 2015. – №2. –С. 104 – 120.
46. Семиколенных, А.А. Почвоподобные тела автохемотрофных экосистем пещер хребта Кугитангтау (Восточный Туркменистан) / В.О. Таргульян // Почвоведение. – 2010. – № 6. – С. 658–672.

47. Степкин, В.В. Пещерные памятники Среднедонского региона. Искусственные пещеры Среднего Дона, Сборник статей. Вып. 4. Москва. – 2004. – С. 41 – 137
48. Тимофеев, Д.А. Терминология карста / В.Н. Дублянский, Т.З. Кикнадзе // М. Наука. – 1991. – 259 с.
49. Тинтилозов, З.К. Новоафонская пещерная система. Тбилиси, Мецниереба. – 1983. – 151 с.
50. Толмачев, А.И. Введение в географию растений. Л.: изд-во ЛГУ. – 1974. – 244 с.
51. Шарипова, М.Ю. Альгофлора пещеры Шульган-Таш / Ш.Р. Абдуллин // Ботанический журнал. – 2006. – Т. 91.–№4. – С. 546-555.
52. Шербэнеску, М. К изучению пещерных водорослей Олтении / В. Деку // Rev. Biol. – 1962. – Т. 7.– №2. – С. 201-214.
53. Шитиков, В.К. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации // Г.С. Розенберг, Т.Д. Зинченко // Тольятти: ИЭВБ РАН. – 2003. – 463 с.
54. Шмидт, В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд. ЛГУ. – 1980. – 176 с. Abdullin, S. Studies of algae in the Shulgan-Tash (Kapova) Cave, South Ural, Russia / M. Sharipova // Cave and Karst Science. – 2004. – Vol. 31. – P. 83-96.
55. Aboal, M. Studies on cave cyanophytes from southeastern Spain: *Scytonema julianum* (Meneghini ex Franck) Richter / A.D. Asencio, M. Prefasi // Algological Studies. – 1994. – Vol.75. – P. 31-36.
56. Adetutu, E.M. Phylogenetic diversity of fungal communities in areas accessible and not accessible to tourists in Naracoorte Caves / K. Thorpe, S. Bourne, X. Cao, E. Shamsavari, G. Kirby, A.S. Ball // Mycologia. – 2011. – Vol. 103, № 5. – P. 959-968.
57. Adhikary, S.P. Survival in darkness and heterotrophic growth of epilithic cyanobacteria from temples of India. Arch Hydrobiol Suppl Algal Stud. – 2002. – Vol. 105. – P. 141–155.

58. Albertano, P. Cyanobacterial Biofilms in Monuments and Caves // B.A. Whitton (ed.), *Ecology of Cyanobacteria II: Their Diversity in Space and Time*, Springer Science+Business Media B.V. – 2012. – P. 317-345.
59. Albertano, P. Epilithic algal communities in hypogean environments. *Giornale Botanico Italiano*, 1993. – Vol. 127. – P. 386- 392.
60. Albertano, P. New strategies for the monitoring and control of cyanobacterial films on valuable lithic faces / L. Bruno, S. Bellezza // *Plant Biosystems*. – 2005. – Vol. 139. – P. 311-322.
61. Albertano, P. Structural interactions among epilithic Cyanobacteria and heterotrophic Microorganisms in Roman Hypogea / C.Urzi // *Microbial ecology*. – 1999. – Vol. 38. – P. 244-252.
62. Albertano, P. A complex photoreceptive structure in the cyanobacterium *Leptolyngbya* sp. / L. Barsanti, V. Passarelli, P. Gualtieri // *Micron*. – 2000a. – Vol. 31. – P. 27–34.
63. Aley, T. Control of exotic plant growth in Carlsbad / C. Aley, R. Rhodes // *Report to Carlsbad Caverns National Park*. – 1985. – Vol. 25. – P. 159-171.
64. Aley, T. Control of unwanted plant growth in electrically lighted caves. *Caves and Karst*, 1972. – Vol. 14, № 5. – P. 33-35.
65. Altieri, A. Un'associazione di alghe e muschi in un sito archeologico ipogeo / A.M. Pietrini, S. Ricci // *Giornale Botanico Italiano*. – 1993. – Vol. 127. – P. 611.
66. Angert, E.R. Molecular phylogenetic analysis of a bacterial community in Sulphur River, Parker Cave, Kentucky / D.E. Northup, A.-L. Reysenbach, A.S. Peek, B.M. Goebel, N.R. Pace // *American Mineralogist*. – 1998. – Vol. 83. – P. 1583–1592.
67. Ariño, X. Colonization of Roman tombs by calcifying cyanobacteria / M. Hernández-Mariné, C. Saiz-Jimenez // *Phycologia*. – 1997. – Vol. 36. – P. 366-373.
68. Asencio, A.D. Cell inclusions in the chasmoendolithic Cyanophytes from cave-like environments in Murcia (SE Spain) / M. Aboal // *Arch Hydrobiol Suppl Algal Stud*. – 2004. – Vol. 113. – P. 117–127.
69. Ashton, F.M. *Mode of Action of Herbicides* / A.S. Crafts // John Wiley and sons. - New York. - 1973. - 504 p.

70. Atherton, I. Mosses and Liverworts of Britain and Ireland: a field guide / S. Bosanquet, M. Lawley // British Bryological Society. – 2010. – 848 pp.
71. Bahls, L.L. Diatoms of Lewis and Clark Caverns. Proceedings of the Montana Academy of Sciences. – 1981. – Vol. 40. – P.11-18.
72. Balskus, E.P. Investigating the initial steps in the biosynthesis of cyanobacterial sunscreen scytonemin / C.T. Walsh // Journal of the Chemical American Society. – 2008. – Vol.130. – P. 15260-15261.
73. Bartlett, P.C. Decontamination of a *Histoplasma capsulatum* infested bird roost in Illinois / R.J. Weeks, L. Ajello // Archives of Environmental Health. – 1982. – Vol. 37, № 4. – P. 221-223.
74. Barton, H.A. Molecular phylogenetic analysis of a bacterial community in an oligotrophic cave environment / M.R. Taylor, N.R. Pace // Geomicrobiol J. – 2004. – Vol. 21. – P. 11–20.
75. Barton, H.A. The impact of host rock geochemistry on bacterial community structure in oligotrophic cave environments / N.M. Taylor, M. Kreate et al // International Journal of Speleology. – 2007. – Vol. 36. – P. 93–104.
76. Bastian, F. The microbiology of Lascaux Cave / V. Jurado, A. Novakova, C. Alabouvette, C. Saiz-Jimenez // Microbiology. – 2010. – Vol. 156. – P. 644-652.
77. Bellezza, S. Exopolysaccharides of two cyanobacterial strains from Roman hypogeal / P. Albertano, R. de Philippis, G. Paradossi // Geomicrobiology Journal. – 2006. – Vol. 23. – P. 301-310.
78. Bellezza, S. Leptolyngbya strains from Roman hypogea: cytochemical and physico-chemical characterisation of exopolysaccharides / G. Paradossi, R. De Philippis, P. Albertano // Journal of Applied Phycology. – 2003. – Vol. 15. –P. 193-200.
79. Benoit, J.B. Mycoflora of a troglonec Cave Cricket, *Hadenocercus cumberlandicus* (Orthoptera: Rhaphidophoridae), from two small caves in northeastern Kentucky / J.A. Yoder, L.W. Zettler, H.H. Hobbs // Annals of the Entomological society of America. – 2004. – Vol. 97, № 5. – P. 989-993.
80. Bischler-Causse, H. *Marchantia* L. The European and African taxa. Bryophyt. Biblioth. – 1993. – Vol. 45. – P. 1–129.

81. Bock, W. Diatomeen extrem trockener Standorte. *Nova Hedwigia*, 1963 – Vol. 5. – P. 99-254.
82. Bolhar-Nordenkamp, H.R. Chlorophyll Fluorescence as a Probe of the Photosynthetic Competence of Leaves in the Field: A Review of Current Instrumentation / S. Long, N.R. Baker, G. Oquist, U. Schreiber, E.G. Lechner // *Functional Ecology*. – 1989. – Vol. 3. – P. 497–514.
83. Bonacci, O. A framework for karst ecohydrology / T. Pipan, D.C. Culver // *Environ Geol*. – 2009. – Vol. 56. – P. 891–900.
84. Borderie, F. Factors driving epilithic algal colonization in show caves and new insights into combating biofilm development with UV-C treatments / N. Tête, D. Cailhol, L. Alaoui-Sehmer, F. Bousta, D. Rieffel, L. Aleya, B. Alaoui-Sossé // *Science of the Total Environment*. – 2014. – Vol. 484. – P. 43–52.
85. Borderie, F. UV-C irradiation as a tool to eradicate algae in caves / A.-S. Laurence, R. Naoufal, B. Faisl, O. Geneviève, R. Dominique, A.-S. Badr // *International Biodeterioration & Biodegradation*. – 2011. – Vol. 65. – P. 579-584.
86. Buczkó K. *Diadesmis brekkaensoides* (W. Bock) Moser, Lange-Bertalot et Metzeltin: a new aerophytic diatom for the Hungarian flora. *Studia Botanica Hungarica*. – 2003. – Vol. 34. – P. 5-10.
87. Buczko', K. Contributions to the flora of the Hungarian caves II. Flora of the three caves near Beremend, Hungary / M. Rajczy // *Studia Botanica Hungarica (Antea: Fragmenta Botanica)*. – 1989. – Vol. 21. – P. 13–26.
88. Bunt, J.S. Data on the composition and dark survival of four sea-ice microalgae / C.C. Lee // *Limnology & Oceanography*. – 1972. – Vol. 17. – P. 458–462.
89. Carmichael, M.J. Mn(II)-oxidizing bacteria are abundant and environmentally relevant members of ferromanganese deposits in caves of the Upper Tennessee river basin / S.K. Carmichael, C.M. Santelli, A. Strom, S.L. Bräuer // *Geomicrobiol.J.* – 2013. – Vol. 30. – P. 779–800.
90. Carpenter, K.J. Single-cell view of carbon and nitrogen acquisition in the mixotrophic alga *Prymnesium parvum* (Haptophyta) inferred from stable isotope tracers

and NanoSIMS / M. Bose, L. Polerecky, A.A. Lie, K.B. Heidelberg, D.A. Caron // *Frontiers in Marine Science*. – 2018. – Vol. 5. – P. 157.

91. Carter, J.R. Diatoms from the Devil's Hole Cave Fife, Scotland. *Nova Hedwigia*. – 1971. – Vol. 21. – P. 657-681.

92. Caumartin, V. Review of the microbiology of underground environments. *Bull Natl Speleol Soc*. – 1963. – Vol. 25. – P. 1–14.

93. Cennamo, P. A survey of the algal flora of anthropogenic caves of Campi Flegrei (Naples, Italy) archeological district / C. Marzano, C. Ciniglia, G. Pinto, P. Cappelletti, P. Caputo, A. Pollio // *Journal of Cave and Karst Studies*. – 2012. – Vol. 74, №. 3. – P. 243–250.

94. Chapman, A.D. The effects of temperature, irradiance, and nitrogen on the encystment and growth of the freshwater dinoflagellates *Peridinium cinctum* and *Peridinium willei* in culture (Dinophyceae) / L.A. Pfister // *Journal of Phycology*. – 1995. – Vol. 31. – P. 355–359.

95. Chelius, M.K. Impacts of alterations of organic inputs on the bacterial community within the sediments of Wind Cave, South Dakota, USA / G. Beresford, H. Horton, M. Quirk, G. Selby, R.T. Simpson, R. Horrocks, J.C. Moore // *International Journal of Speleology*. – 2009. – Vol. 38. – P. 1-10.

96. Chelius, M.K. Molecular phylogenetic analysis of Archaea and bacteria in Wind Cave, South Dakota / J.C. Moore // *Geomicrobiol J*. – 2004. – Vol. 21. – P. 123–134.

97. Chen, G.Q. Growing phototrophic cells without light / F. Chen // *Biotechnology Letters*. – 2006. – Vol. 28. – P. 607-616.

98. Chen, Y. Life without light: microbial diversity and evidence of sulfur- and ammonium-based chemolithotrophy in Movile Cave / L. Wu, R. Boden, A. Hillebrand, D. Kumaresan, H. Moussard, M. Baciu, Y. Lu, J.C. Murrell // *ISME J*. – 2009. – 3. – P. 1093–1104.

99. Chodat, R. Étude critique et expérimentale sur le polymorphisme des algues. *Georg & Cie. Genève*. – 1909. – 165 p.

100. Claus, G. Algae and their mode of life in the Baradla cave at Aggtelek II. *International Journal of Speleology*. – 1964. – Vol. 1. – P. 13-17.
101. Claus, G. Algae and their mode of life in the Baradla cave at Aggtelek. *Act. Bot. Acad. Sc. Hungar.* – 1955. – Vol. 2, №1-2. – P. 1-26.
102. Claus, G. Beiträge zur Kenntnis der Algenflora der Abaligeter Höhle. *Hydrobiologia*. – 1962b. – Vol. 19. – P.192-222.
103. Claus, G. Data on the ecology of the algae of Peace cave in Hungary. *Nova Hedwigia*, 1962a. – Vol. 4. – P. 55-79.
104. Claus, G. Daten zur Kenntnis der Algenflora der Höhle Kölyuk von Mánfa. *International Journal of Speleology*. – 1965. – Vol. 1. – P. 541-551.
105. Conard, H.S. Cave mosses // *Bryologist*. – 1932. – 13 p.
106. Couté, A. – Algae / O. Chauveau // In: Juberthie C. & Decu V. (Eds.) - *Encyclopaedia Biospeologica 1. Société de Biospéléologie. Moulis – Bucarest.* – 1994. – P. 371-380.
107. Couté, A. Ultrastructure d'une cyanophycée aérienne calcifiée cavernicole: *Geitleria calcarea* Friedmann. *Hydrobiologia*. – 1982. – Vol. 97. – P. 255-274.
108. Cowan, B.D. Temporal variability of cave-air CO<sub>2</sub> in central Texas / M.C. Osborne, J.L. Banner // *Journal of Cave and Karst Studies*. – 2013. – Vol. 75, №. 1.– P. 38-50.
109. Cox, G. Cyanobacterially deposited speleothems: Subaerial stromatolites / J.M. James, K.E.A. Leggett, R.A.L. Osborne // *Geomicrobiology J.* – 1989. – Vol. 7. – P. 245-252.
110. Cuezva, S. The biogeochemical role of actinobacteria in Altamira cave, Spain / A. Fernandez-Cortes, E. Porca, L. Pašic, V. Jurado, M. Hernandez- Marine et al. // *FEMS Microbiol. Ecol.* – 2012. – Vol. 81. – P. 281–290.
111. Culver, D. *Cave Life: Ecology & Evolution*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. – 1982. – 189p.
112. Culver, D.C. *The biology of caves and other subterranean habitats* / T. Pipan // *Oxford University Press*. – 2009. – P. 1–273.



113. Czerwik-Marcinkowska, J. Algae and cyanobacteria in caves of the Polish Jura / T. Mrozińska // *Polish Botanical Journal*. – 2011. – Vol. 56, № 2. – P. 203–243.
114. Czerwik-Marcinkowska, J. Epilithic algae from caves of the Krakowsko-Czestochowska upland (Southern Poland) / T. Mrozińska // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. – 2009. – Vol. 78, № 4. – P. 301-309.
115. Czerwik-Marcinkowska, J. Observations on aerophytic cyanobacteria and algae from ten caves in the Ojców national park. *Acta Agrobotanica*. – 2013. – Vol. 66, № 1. – P.39–52.
116. Dalby, D.H. The growth of *Eucladium verticillatum* in a poorly illuminated cave. *Rev. Bryol. Lichénol.* – 1966 a. – Vol. 34. – P. 929-930.
117. Dalby, D.H. The growth of plants under reduced light *Stud. Speleol.* – 1966 b. – Vol. 1. – P. 193-203.
118. Dale, B. Dinoflagellate resting cysts: “benthic plankton”. In: *Survival strategies of the algae* (Ed. by G.A. Fryxell) Cambridge University Press, Cambridge, UK. – 1983. – P. 69–134.
119. Day, J.G. An investigation of the heterotrophic culture of the green alga *Tetraselmis* / A.J. Tsavalos // *Journal of Applied Phycology*. – 1996. – Vol. 8, №1. – P. 73-77.
120. Dayner, D.M. Observations on the algal flora of Seneca Cavern, Seneca County, Ohio / J.R. Johansen // *Ohio Journal of Science*. – 1991. – Vol. 91. – P. 118-121.
121. Dickson, G.W. A preliminary study of heterotrophic microorganisms as factors in substrate of troglobitic invertebrates. *NSS Bulletin*. – 1975. – Vol. 37. – P. 89-93.
122. Dickson, G.W. Distribution of heterotrophic microorganisms in relation to detritivores in Virginia caves (with supplemental bibliography on cave mycology and microbiology) / P.W. Kirk // In: Parker B.C. & Roane M.K. (Eds.), *The distributional history of the biota of the southern Appalachians. IV. Algae and fungi*. Charlottesville, Va: University of Virginia Press. – 1976. – P. 205-226.

123. Dobat, K. Considerations sur la vegetation cryptogamique des grottes du Jura souabe (sud-ouest de l'Allemagne). *Annales de Spéléologie*. – 1970. – Vol. 25, №4. – P. 871-907.
124. Domsch, K.H. *Compendium of soil fungi* / W.Gams, T.H. Anderson. Eching: IHW-Verlag, 2007. – 672 p.
125. Droop, M.R. Heterotrophy of carbon // *Algal physiology and biochemistry*. – 1974. – P. 530-559.
126. Dyson, H.J. A preliminary study of cave bacteria / J.M. James. // *J Sydney Speleol Soc.* – 1973. – Vol. 17. – P. 221–230.
127. Eavis, A. An up to date report of cave exploration around the world. In: White, B. (ed.) *Proceedings of 15th International Congress of Speleology, Kerrville, Texas.* – 2009. – P. 21–25.
128. Egemeier, S.J. Cavern development by thermal waters. *National Speleological Society Bulletin*. – 1981. – Vol. 43. – P. 31–51.
129. Elango, V.A. Simple strategy to purify cyanobacterial cultures / R. Yuvakkumar, S. Jegan, N. Kannan, V. Rajendran // *J. Adv. Biotechnol.* – 2008. – Vol. 7, №4. – P. 23-24.
130. Engel, A.S. Bacterial diversity and ecosystem function of filamentous microbial mats from aphotic (cave) sulfidic springs dominated by chemolithoautotrophic “Epsilonproteobacteria” / M.L. Porter, L.A. Stern, S. Quinlan, P.C. Bennett // *FEMS Microbiology Ecology*. – 2004. – Vol. 51. – P.31–53.
131. Engel, A.S. Bringing microbes into focus for speleology: an introduction. In: Engel AS (ed) *Microbial life of cave systems*. DeGruyter, Germany. – 2015. – P. 1–18.
132. Engel, A.S. Filamentous “Epsilonproteobacteria” Dominate Microbial Mats from Sulfidic Cave Springs / N. Lee, M.L. Porter, L.A. Stern, P.C. Bennett, M. Wagner // *Microbiology*. – 2003. – Vol. 69, № 9. – P. 5503–5511.
133. Engel, A.S. Karst microbial ecosystems. In: Reitner, J. and Thiel, V. (eds) *Encyclopedia of Geobiology*. Springer Encyclopedia of Earth Sciences Series (EESS, formerly Kluwer Edition), Berlin, Germany. – 2011. – P. 521–531.

134. Engel, A.S. Microbial Diversity of Cave Ecosystems / L.L. Barton et al. (eds.) // *Geomicrobiology: Molecular and Environmental Perspective*, Springer Science+Business Media B.V. – 2010. – P. 219-238.
135. Estrada-Barcenas, D.A. Biological activity of the mite *Sancassania* sp. (Acari: Acaridae) from bat guano associated with the pathogenic fungus *Histoplasma capsulatum* / J.G. Palacios-Vargas, E. Estrada-Venegas, P.B. Klimov, A. Martinez-Mena, M.L. Taylor // *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*. – 2010. – Vol. 105, № 2. – P. 127-131.
136. Ettl, H. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen / G. Gärtner. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. – 1995. – 721 p.
137. Faimon, J. Environmentally acceptable effect of hydrogen peroxide on cave “lamp-flora”, calcite speleothems and limestones / J. Stelcl, S. Kubesova, J. Zimak // *Environmental Pollution*. – 2003. – Vol. 122. – P. 417-422.
138. Falasco, E. Diatom flora in subterranean ecosystems: a review / L. Ector, M. Isaia, C.E. Wetzel, L. Hoffmann, F. Bona // *International Journal of Speleology*. – 2014. – Vol. 43, №3. – P. 231-251.
139. Falch, B. What remains of cyanobacteria? // *Pharmazie in Unserer Zeit*. – 1996. – Vol. 25, №. 6. – P. 311-321.
140. Falkowski, P.G. Acclimation to spectral irradiance in algae / J. La Roche // *Journal of Phycology*. – 1991. – Vol. 27. – P. 8–14.
141. Fernandez-Cortes, A. Detection of human-induced environmental disturbances in a show cave / S. Cuezva, S. Sanchez-Moral, J.C. Can~averas, E. Porca, V. Jurado et al. // *Environmental Science and Pollution Research*. – 2011. Vol. 18. – P. 1037–1045.
142. Ford, D.C. Karst Hydrogeology and Geomorphology / P. Williams. Wiley, Chichester, UK. – 2007. – 576 pp.
143. Forti, P. State of the art in the speleological sciences. In: White, B. (ed.) *Proceedings of 15th International Congress of Speleology*, Kerrville, Texas. – 2009. – P. 26–31.

144. Gallon, J.R. Nitrogen fixation by *Oscillatoria* spp. under autotrophic and photoheterotrophic conditions / M.A. Hashemm, A.E. Chaplina // *Journal of General Microbiology*. – 1991. – Vol.137. – P. 31-39.
145. Garbacki, N. Contribution à l'étude de la flore des grottes de Belgique / L. Ector, I. Kostikov, L. Hoffmann L. // *Belgian Journal of Botany*. – 1999. – Vol. 132. – P. 43-76.
146. Georgescu, C.C. Contribution à la connaissance des macromycètes des mines de charbon de Roumanie / V. Tutunaru // *Revue Roumaine de Biologie Serie de Botanique*. – 1966. – Vol. 11, №4. – P. 287-293.
147. Giordano, M. Photosynthesis in the caves of Frasassi (Italy) / F. Mobili, V. Pezzoni, M.K. Hein, J.S. Davis // *Phycologia*. – 2000. – Vol. 39. – P. 384-389.
148. Goldscheider, N. Review: microbial biocenoses in pristine aquifers and an assessment of investigative methods / D. Hunkeler, P. Rossi // *Hydrogeol J*. – 2006. – Vol. 14. – P. 926–941.
149. Golubić, S. Algenvegetation der Felsen: Eine ökologische Algenstudie im dinarischen Karstgebiet. In: Elster H.J., Ohle W. (Eds.), *Die Binnengewässer: Band XXIII*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. – 1967. – 183 pp.
150. Golubic, S. The lithobiontic ecological niche, with special reference to microorganisms / I. Friedmann, J. Schneider // *J Sediment Petrol*. – 1981. – Vol. 5. – P. 475–478.
151. Gorbushina, A. Life on the rocks. *Environmental Microbiology*. – 2007. – Vol. 9. – P. 1613-1615.
152. Gorbushina, A.A. Microbiology of the atmosphere rock interface: how biological interactions and physical stresses modulate a sophisticated microbial ecosystem / W.J. Broughton // *Annu Rev Microbiol*. – 2009. – Vol. 63. – P. 431–450.
153. Grobbelaar, J.U. Lithophytic algae: A major threat to the karst formation of show caves. *Journal of Applied Phycology*. – 2000. – Vol. 12. – P. 309–315.
154. Grossman, A.R. The response of cyanobacteria to environmental conditions: light and nutrients / M.R. Schaefer, G.G. Chiang, J.L. Collier // In: *The Molecular Biology*

of Cyanobacteria (Ed. By D.A. Bryant). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands. – 1994. – P. 641-675.

155. Hernández-Mariné, M. Discovery of population of the lime–incrusting genus *Loriella* (Stigonematales) in Spanish caves / A.D. Asencio, A. Canals, X. Ariño, M. Aboal, L. Hoffmann // Arch. Hydrobiol. Suppl. Algal. Stud. – 1999. – Vol. 129, №94. – P 121-138.

156. Hernández-Mariné, M. Phototrophic biofilm morphology in dim light. The case of the Puigmolto sinkhole / M. Roldán, E. Clavero, A. Canals, X. Ariño // Nova Hedwigia Beiheft. – 2001. – Vol. 123. – P. 237-254.

157. Hernández-Mariné, M. Why there is such luxurious growth in the hypogean environments / E. Clavero, M. Roldán // Algological Studies, 2003. – Vol. 109.– P. 229-239.

158. Hershey, O.S. The Microbial Diversity of Caves / H.A. Barton // In Cave Ecology ed. by O.T. Moldovan et al. (eds.), Ecological Studies 235, Springer Nature Switzerland AG. – 2018. – P. 72-90.

159. Hess, W.H. The origin of nitrates in cavern earths. J Geol. –1900. –Vol. 8. – P. 129–134.

160. Hill, C. Cave minerals of the world / P. Forti // NSS. – 1986. – 238 p.

161. Hill, W.R. Effects of light, in Stevenson, R.J., Bothwell, M.L., and Lowe, R.L., eds., Algal ecology: freshwater benthic ecosystems, San Diego, Academic Press. – 1996. – P. 121–144.

162. Høeg, O.A. Cyanophyceae and bacteria in calcareous sediments in the interior of limestone caves in Nord-Rana, Norway. Nytt Magazin for Naturvidenskapene. – 1946. – Vol. 85. – P. 99–104.

163. Hoffmann, L. Caves and other low-light environments: aerophitic photoautotrophic microorganisms. In Bitton G. (Ed.) - Encyclopedia of Environmental Microbiology. New York: John Wiley & Sons. – 2002. – P.835-843.

164. Howarth, F.G. Ecology of cave arthropods. Annu Rev Entomol. – 1983. – Vol. 28. – P. 365–389.

165. Howarth, F.G. The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes, 1. Introduction. *Pac Insect.* – 1973. – Vol. 15. – P. 139–151.
166. Howarth, F.G. Where Cave Animals Live / O.T. Moldovan // In *Cave Ecology* ed. by O.T. Moldovan et al. (eds.), *Ecological Studies* 235, Springer Nature Switzerland AG. – 2018. – P. 23-37.
167. Hsu, M.J. Occurrence and diversity of thermophilous soil microfungi in forest and cave ecosystems of Taiwan / G. Agoramoorthy // *Fungal Diversity.* – 2001. – Vol. 7. – P. 27-33.
168. Ivanova, V. High phylogenetic diversity of bacteria in the area of prehistoric paintings in Magura Cave, Bulgaria / I. Tomova, A. Kamburov et al // *J Cave Karst Stud.* – 2013. – Vol. 75. – P. 218–228.
169. Ivarsson, L.N. Epilithic and aerophilic diatoms in the artificial environment of Kung-strädgåden metro station, Stockholm, Sweden / M. Ivarsson, J. Lundberg, T. Sallstedt, C. Rydin // *Int. J. Spel.* – 2013. – Vol. 42. – P. 289–297.
170. Jaki, B. A novel extracellular diterpenoid with antibacterial activity from the cyanobacterium *Nostoc commune* / J. Orjala, O. Sticher // *J. Nat. Prod.* – 1999. – Vol. 62. – P. 502–503.
171. Jaki, B. Novel extracellular diterpenoids with biological activity from the cyanobacterium *Nostoc commune* / J. Orjala, J. Heilmann, A. Linden, B. Vogler, O. Sticher // *J. Nat. Prod.* – 2000. – Vol. 63. – P. 339–343.
172. Jaki, B. Two novel cyclic peptides with antifungal activity from the cyanobacterium *Tolypothrix byssoidea* (EAWAG 195) / O. Zerbe, J. Heilmann, O. Sticher // *J. Nat. Prod.* – 2001. – Vol. 64. – P. 154–158.
173. John, D.M. The freshwater algal flora of the British Isles : an identification guide to freshwater and terrestrial algae / B.A. Whitton, A.J. Brook // Cambridge: Cambridge University Press. – 2002.
174. Jones, B. Origin of endogenetic micrite in karst terrains: a case study from the Cayman Islands / C.F. Kahle // *J Sed Res A.* – 1995. – Vol. 65. – P. 283–293.
175. Jones, R.I. Mixotrophy in planktonic protists as a spectrum of nutritional strategies / *Marine Microbial Food Webs.* – 1994. – Vol. 8. – P. 87–96.

176. Jones, R.I. Mixotrophy in planktonic protists: an overview. *Freshwater Biology*. – 2000. – Vol. 45. – P. 219–226.
177. Kashima, N. Diatom, contributors of coralloid speleothems, from Togawa-Sakaidani-do cave in Miyazaki Prefecture, Central Kyushu, Japan / T. Irie, N. Kinoshita // *International Journal of Speleology*. – 1987. – Vol. 16. – P. 95-100.
178. Kawecka, B. Sessile algal communities in a mountain stream in conditions of light gradation during its flow through a cave (West Tatra, Poland). *Acta Hydrobiologica*. – 1989. – Vol. 31. – P. 35-42.
179. Kelly, W.R. Bacteria contamination of groundwater in a mixed land-use karst region / S.V. Panno, K.C. Hackley, A.T. Martinsek, I.G. Krapac, C.P. Weibel, E.C. Stormont // *Water Qual Expo Health*. – 2009. – Vol. 1. – P. 69–78.
180. Kermode, L.O. Glowworm Cave Waitomo: conservation study // *New Zealand Speleological Bulletin*. – 1974. – Vol. 5, № 91. – P.329.
181. Keshari, N. Characterization of cyanobacteria isolated from biofilms on stone monuments at Santiniketan, India / S.P. Adhikary // *Biofouling: The Journal of Bioadhesion and Biofilm Research*. – 2013. – Vol. 29, №5. – P. 525-536
182. Kirk, J.T.O. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*, Cambridge, Cambridge University Press. – 1983. – p. 401.
183. Kirst, G.O. *Ecophysiology of polar algae* / C. Wiencke // *Journal of Phycology*. – 1995. – Vol. 31. – P. 181–199.
184. Klemenčič, A. Algal flora of Krška jama Cave / Vrhovšek D. // *Acta Mus. Nat. Pragae, Ser. B, Hist. Nat.* – 2005. – Vol. 61, №1-2. – P. 77–80.
185. Kol E. The microvegetation of a small ice-cave in Hungary // *International Journal of Speleology*. – 1964. – Vol. 1, №. 1. – C. 19-24
186. Kol, E. The microvegetation of a small ice-cave in Hungary // *International Journal of Speleology*. – 1964. – Vol. 1, №1-2. – P. 19-24.
187. Komárek, J. Cyanoprokaryota. 2. Oscillatoriales. / K. Anagnostidis // In: Büdel B., Krienitz L., Gärtner G. & Schagerl M. (eds), *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. – 2005. – Vol. 19/2. – p. 759.

188. Komáromy, Z.P. Flora in the lamp-lit areas of the cave "Anna-Barlang" near Lillafuered (Hungary) / J. Padisak, M. Rajczy // *Ann. Hist. Nat. Mus. Natl. Hung.* – 1985. – Vol. 77. – P. 103-112.
189. Koponen, T. Kulosammal (*Ceratodon purpureus*) ja varstasammal (*Pohlia nutans*) 176 m syvyydessa Vihannin Kaivoksessa. [*Ceratodon purpureus* and *Pohlia nutans* found at a depth of 176 m in the mine at Vihanti, Finland.]. *Luonnon Tutkija.* – 1977. – Vol. 81. – P. 59.
190. Krajick, K. Cave biologists unearth buried treasure. *Science.* – 2001. – Vol. 293. – P. 2378–2381.
191. Kubesova, S. Bryophyte flora at lamps in public caves in the Moravian Karst (Czech Republic). *Acta. Mus. Morav. Sci. Biol.* – 2001 – Vol. 86, №19 – P.195-202.
192. Kumar, S.D. Initial population density plays a vital role to enhance biodiesel productivity of *Tetraselmis* sp. under reciprocal nitrogen concentration / K.M. Ro, P. Santhanam, B. Dhanalakshmi, S. Latha, M.K. Kim // *Bioresource Technology Reports.* – 2018. – Vol. 3. – P. 15-21.
193. Kuzmina, L.Y. Microbiota of the Kinderlinskaya Cave (South Urals, Russia) / N.F. Galimzianova, S.R. Abdullin, A.S. Ryabova // *Microbiology.* – 2012. – Vol. 81, №2. – P. 251-258.
194. Lakshmi, K.S. Growth response and protein profile of two different *Scytonema* species from cave walls and soil crusts in light and dark / R. Jnanendra, S.P. Adhikary // *Algol Stud.* – 2008. – Vol. 127. – P.49–60.
195. Lamprinou, V. Cave cyanobacteria showing antibacterial activity / K. Tryfinopoulou, E.M. Velonakis, A. Vatopoulos, S. Antonopoulou, E. Fragopoulou, P. Pantazidou, A. Economou-Amilli // *International Journal of Speleology.* – 2015. – Vol. 44, №3. – P. 231-238.
196. Lamprinou, V. Cyanobacteria in Leontari Cave / A. Pantazidou, G. Papadogiannaki, C. Radea, A. Economou-Amilli // *Fottea.* – 2009. – Vol. 9, №1. – P. 155–164.



197. Lamprinou, V. Distribution survey of Cyanobacteria in three Greek caves of Peloponnese / D.B. Danielidis, A. Economou-Amilli, A. Pantazidou // *International Journal of Speleology*. – 2012. – Vol. 41, №2. – P. 267-272.
198. Lamprinou, V. The show cave of Diros vs. wild caves of Peloponnese, Greece - distribution patterns of Cyanobacteria / D.B. Danielidis, A. Pantazidou, A. Oikonomou, A. Economou-Amilli // *International Journal of Speleology*. – 2014. – Vol. 43, №3. – P. 335-342.
199. Lauriol, B. The distribution of diatom flora in ice caves of the northern Yukon Territory, Canada: relationship to air circulation and freezing / C. Prévost, D. Lacelle // *International Journal of Speleology*. – 2006. – Vol. 35, № 2. – P. 83-92.
200. Lauritzen, S.-E. Physiography of the Caves. In *Cave Ecology* ed. by O.T. Moldovan et al. (eds.), *Ecological Studies 235*, Springer Nature Switzerland AG. – 2018. – P. 7-23
201. Lee, N.M. Caves and karst environments / D.B. Meisinger, R. Aubrecht, L. Kováčik, C. Saiz-Jimenez, S. Baskar, R. Baskar, W. Liebl, M.L. Porter, A.S. Engel // In: Bell E.M. (Ed.) - *Life at Extremes: Environments, Organisms and Strategies for Survival*. Wallingford: CAB International. – 2012. – P. 320-344.
202. Leferur, M. The "Maladie Verte" of Lascaux, diagnosis and treatment / Laporte // *Studies in Speleology*. – 1969. – Vol. 2, №1. – P. 35-44.
203. Li, R. Akinete formation in plankton *Anabaena* spp. (cyanobacteria) by treatment with low temperature / M. Watanabe, M. Watanabe // *Journal of Phycology*. – 1997. – Vol. 33. – P. 576–584.
204. Lorch, J.M. Experimental infection of bats with *Geomyces destructans* causes white-nose syndrome / C.U. Meteyer, M.J. Behr, J.G. Boyles, P.M. Cryan, A.C. Hicks, A.E. Ballmann, J.T.H. Coleman, D.N. Redell, D.M. Reeder, D.S. Blehert // *Nature*. – 2011. – Vol. 480, №7377. – P. 376-378.
205. Luder, U.H. Acclimation of photosynthesis and pigments during and after six months of darkness in *Palmaria decipiens* (Rhodophyta): a study to simulate Antarctic winter sea ice cover / C. Wiencke, J. Knoetzel // *Journal of Phycology*. – 2002. – Vol. 38. – P. 904–913.

206. Lund, J.W.G. Observations on soil algae. I. The ecology, size and taxonomy of British soil diatoms. *New Phytologist*. – 1946. – Vol. 45. – P. 56-110.
207. Macalady, J.L. Extremely acidic pendulous cave wall biofilms from the Frasassi cave system, Italy / D.S. Jones, E.H. Lyon // *Environ.Microbiol.* – 2007. – Vol. 9. – P. 1402–1414.
208. Macedo, M.F. Biodiversity of cyanobacteria and green algae on monuments in the Mediterranean Basin: an overview / A.Z. Miller, A. Dionísio, C. Saiz-Jimenez // *Microbiology*. – 2009. – Vol. 155. – P.-3476-3490.
209. Macintyre, H.L. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria / T.M. Kana, T. Anning, R.J. Geider // *Journal of Phycology*. – 2002. – Vol. 38. – P. 17–38.
210. Mahler, B.J. Transport of free and particulate-associated bacteria in karst / J.C. Personne, G.F. Lods, C. Drogue // *J Hydrol.* – 2000. – Vol. 238. – P. 179–193.
211. Mandić, M. Concentration and stable carbon isotopic composition of CO<sub>2</sub> in cave air of Postojnska jama, Slovenia / A. Mihevc, A. Leis, I. Krajcar Bronić // *International Journal of Speleology*. – 2013. – Vol. 42, №3. – P. 279-287.
212. Martí'nez, A. Distribution of Cyanobacteria at the Gelada Cave (Spain) by physical parameters / A.D. Asencio // *Journal of Cave and Karst Studies*. – 2010. – Vol. 72, №. 1. – P. 11–20.
213. Martinčič, A. Flora v jamah z umetno osvetlitvijo / D. Vrhovšek, F. Batič // *Biološki Vestnik*. – 1981. – Vol. 29, № 2. – P.27-56.
214. Martinkova, N. Increasing incidence of *Geomyces destructans* fungus in bats from the Czech Republic and Slovakia / P. Backor, T. Bartonicka, P. Blazkova, J. Cerveny, L. Falteisek, J. Gaisler, V. Hanzal, D. Horacek, Z. Hubalek, H. Jahelkova, M. Kolarik, L. Korytar, A. Kubatova, B. Lehotska, R. Lehotsky, R.K .Lucan, O. Majek, J. Mateju, Z. Rehak, J. Safar, P. Tajek, E. Tkadlec, M. Uhrin, J. Wagner, D. Weinfurtova, J. Zima, J. Zukal, I. Horacek // *PLoS ONE*. – 2010. – Vol. 5, №11. – e13853
215. Matthey, D.P. Carbon dioxide, ground air and carbon cycling in Gibraltar karst / T.C. Atkinson, J.A. Barker, R. Fisher, J.-P. Latin, R. Durell, M. Ainsworth // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. – 2016. – Vol. 184. – P. 88–113.

216. Mazina S.E. Biodiversity and productivity of phototrophic communities from the illuminated cave zone with high content of CO<sub>2</sub> / A.V. Popkova, V.P. Zvolinski, A.K. Yuzbekov // *Cave and Karst Science*. – 2020. – Vol.47, №.3. – P. 131–137.
217. Mazon-Williams, M. Further investigations into bacterial and algal populations of caves in South Wales. *International Journal of Speleology*. – 1966. – Vol. 2. – P. 389-395.
218. Mcquoid, M.R. Review: diatom resting stages / L.A. Hobson // *Journal of Phycology*. – 1996. – Vol. 32. – P. 889–902.
219. Miskiewicz, E. Photosynthetic acclimation of the filamentous cyanobacterium, *Plectonema boryanum* UTEX 485 to temperature and light/ A.G. Ivanov, J.P. Williams, M.U. Khan, S. Falk, N.P.A. Huner // *Plant Cell Physiology*. – 2000. – Vol. 41, № 6. – P. 767–775.
220. Montechiaro, F. Effect of prolonged dark incubation on pigments and photosynthesis of the cavedwelling cyanobacterium *Phormidium autumnale* (Oscillatoriales, Cyanobacteria) / M. Giordano // *Phycologia*. – 2006. – Vol. 45. – P. 704–710.
221. Mosca, A.M.L. Soil mycological analyses of natural caves in the Piedmont / F. Campanino // *Allonia*. – 1962. – Vol. 8. – P. 27-43.
222. Mulec, J. Algae in the aerophytic habitat of Račiške ponikve cave (Slovenia) / G. Kosi // *Natura Sloveniae*. – 2008. – Vol. 10, №. 1. – P. 39-49.
223. Mulec, J. Characterization of cave aerophytic algae communities and effects of irradiance levels on production of pigments / G. Kosi, D. Vrhovšek // *Journal of Cave and Karst Studies*. – 2008. – Vol. 70, №. 1. – P. 3–12.
224. Mulec, J. Diversity of bryophytes in show caves in Slovenia and relation to light intensities / S. Kubešová // *Acta Carsologica*. – 2010. – Vol. 39, №3. – P.587–596.
225. Mulec, J. Lampenflora algae and methods of growth control / G. Kosi // *Journal of Cave and Karst Studies*. – 2009. – Vol. 71, №2. – P 109–115.
226. Mulec, J. Microorganisms in hypogean: examples from sloenian karst caves. *Acta Carsologica*. – 2008. – Vol. 37, №1. – P. 153-160.

227. Mulec, J. Prokaryotic and eukaryotic airborne microorganisms as tracers of microclimatic changes in the underground (Postojna Cave, Slovenia) / J. Vaupotic, J. Walochnik // *Environmental Microbiology*. – 2012. – Vol. 64. – P. 654-667.
228. Murphy, A.M. Effects of darkness on multiexcitation in vivo fluorescence and survival in a marine diatom / T.J. Cowles // *Limnology & Oceanography*. – 1997. – Vol. 42, №6. – P. 1444–1453.
229. Nobel, P.S. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology* (Fourth Edition). – Academic Press. – New. York, 2009.
230. Northup, D.E. Biological investigations in Lechuguilla Cave / D.L. Carr, M.T. Crocker, K.I. Cunningham, L.K. Hawkins, P. Leonard, W.C. Welbourn // *Journal of Cave and Karst Studies*. – 1994. – Vol. 56, №2. – P. 54-63.
231. Northup, D.E. Diverse microbial communities inhabiting ferromanganese deposits in Lechuguilla and Spider Caves / S.M. Barnes, L.E. Yu et al // *Environ Microbiol*. – 2003. – Vol. 5. – P.1071–1086.
232. Northup, D.E. Geomicrobiology of Caves: A Review / K.H. Lavoie // *Geomicrobiology Journal*. – 2001. – Vol. 18. – P. 199–222.
233. Olson, R. Control of lamp flora in Mammoth Cave National Park, in Hazslinszky, T., ed., *International Conference on Cave Lighting*, Budapest, Hungary, Hungarian Speleological Society. – 2002. – P. 131–136.
234. Opsahl, S.P. Isotopic evidence for methane-based chemosynthesis in the Upper Floridan aquifer food web / J.P. Chanton // *Oecologia*. – 2006. – Vol. 150. – P. 89–96.
235. Pahl, S.L. Growth dynamics and the proximate biochemical composition and fatty acid profile of the heterotrophically grown diatom *Cyclotella cryptica* / D.M. Lewis, F. Chen, K.D. King // *Journal of applied phycology*. – 2010. – Vol. 22, № 2. – P. 165-171.
236. Palik, P.A. barlangok algavilágáról (Study into the algal flora of caves). *Hidrológiai Közlöny*. – 1960. – Vol. 40. – P. 417-422.
237. Palmer, A.N. Origin and morphology of limestone caves. *Geological Society of America Bulletin*. – 1991. – Vol. 103. – P.1-21.

238. Pašic, L. Diversity of microbial communities colonizing the walls of a Karstic cave in Slovenia / B. Kov'ce, B. Sket, Herzog Velikonja // *B.FEMS Microbiol.Ecol.* – 2010. – Vol. 71. – P. 50–60.
239. Patrick, R. Factors affecting the distribution of diatoms. *The Botanical Review.* – 1948. – Vol. 14. – P. 473-524.
240. Pattanaik, B. Effects of ultraviolet radiation on cyanobacteria and their protective mechanisms. In: Seckbach J (ed) *Algae and cyanobacteria in extreme environments* / R. Schumann, U. Karsten // Springer, Dordrecht. – 2007. – P. 31–45.
241. Patterson, G.M.L. Bioactive natural products from blue–green algae / L.K. Larsen, R.E. Moore // *J. Appl. Phycol.* – 1994. – Vol. 6. – P. 151–157.
242. Pentecost, A. The distribution of plants in Scoska Cave, North Yorkshire, and their relationship to light intensity / Z. Zhaohui // *International Journal of Speleology.* – 2001. – Vol. 30, №. 1. – P. 27-37.
243. Perez-Garcia, O. Heterotrophic cultures of microalgae: metabolism and potential products / F.M. Escalante, L.E. De-Bashan, Y. Bashan // *Water research.* – 2011. – Vol. 45, №. 1. – P. 11-36.
244. Petersen, J.B. The aërial Algae of Iceland. In: Rosenvinge L.K. & Warming E. (Eds.). *The Botany of Iceland.* J. Frimodt, Copenhagen – 1928. – Vol. 2, №8. – P. 325-447.
245. Peterson, C.G Responses of benthic algal communities to natural physical disturbance. In: R. J. Stevenson, M. L. Bothwell & R. L. Lowe (Eds). *AlgalEcology.* Academic Press, California. – 1996. – P. 375-398.
246. Pfendler, S. Biofilm biodiversity in French and Swiss show caves using the metabarcoding approach: First data / B. Karimi, P.-A. Maron, L. Ciadamidaro, B. Valot, F. Bousta, L. Alaoui-Sosse, B. Alaoui-Sosse, L. Aleya // *Science of the Total Environment.* – 2018. – Vol. 615. – P. 1207–1217.
247. Popkova, A. Phototrophic communities of Ahshtyrskaya Cave in the condition of artificial light / S. Mazina, T. Lashenova // *Ecologica Montenegrina.* – 2019. – Vol. 23. – P. 8-19.

248. Popkova, A.V. Microbiota of hypogean habitats in Otap Head Cave / S.E. Mazina // *Environmental Research, Engineering and Management*. – 2019. – Vol. 75, No 3. – P. 71-83.
249. Popović, S. Cyanobacteria, algae and microfungi present in biofilm from Božana Cave (Serbia) / G.S. Simić, M. Stupar, N. Unković, J. Jovanović, M.L. Grbić // *International Journal of Speleology*. – 2015. – Vol. 44. – P. 141–149.
250. Porca, E. Comparative analysis of yellow microbial communities growing on the walls of geographically distinct caves indicates a common core of microorganisms involved in their formation / V. Jurado, D. Žgur-Bertok et al // *FEMS Microbiol Ecol*. – 2012. – Vol. 81. – P.255–266.
251. Porter, M.L. Productivity-diversity relationships from chemolithoautotrophically based sulfidic karst systems / A.S. Engel, B. Kinkle, T.C. Kane // *Int J Speleol*. – 2009. – Vol. 38. – P. 27–40.
252. Poulíčková, A. Aerophytic diatoms from caves in central Moravia (Czech Republic) / P. Hašler // *Preslia*. – 2007. – Vol. 79. – P.185–204.
253. Poulson, T.L. The Cave Environment / W.B. White // *Science*. – 1969. – Vol.165. – P.971-981.
254. Pronk, M. Dynamics and interaction of organic carbon, turbidity and bacteria in a karst aquifer system / N. Goldscheider, J. Zopfi // *Hydrogeol J*. – 2006. – Vol. 14. – P. 473–484.
255. Puechmaille, S.J. White-nose syndrome: is this emerging disease a threat to European bats? / W.F. Frick, T.H. Kunz, P.A. Racey, C.C. Voigt, G. Wibbelt, E.C. Teeling // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2011. – Vol. 26, №11. – P. 570- 576.
256. Puglisi, M. Diversity and ecology of the bryophytes in the cave environment: a study on the volcanic and karstic caves of Sicily / M. Privitera, P. Minissale, R. Costa // *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. – 2019. – Vol. 153, №. 1. – P. 134-146.
257. Puglisi, M. Phytosociology and life syndromes of bryophyte communities from Sicilian caves, a clear example of relationship between bryophytes and environment / H. Kürschner, M. Privitera // *Plant Sociology*. – 2018. – Vol. 55, №1. – P. 3-20.

258. Pulido-Bosch, A. Human impact in a tourist karstic cave (Araceña, Spain) / W. Martín-Rosales, M. López-Chicano, C.M. Rodríguez-Navarro, A. Vallejos // *Environmental Geology*. – 1997. – Vol. 31, №3/4. – P. 142-149.
259. Pusz, W. Airborne fungi as indicators of ecosystem disturbance: an example from selected Tatra Mountains caves (Poland) / M. Kro'ł, T. Zwijacz-Kozica // *Aerobiologia*. – 2018. – Vol. 34. – P.111–118.
260. Raboy, B. Active transport of glucose and alpha-methylglucoside in cyanobacterium *Plectonema boryanum* / E. Padan // *Journal of Biological Chemistry*. – 1978. – Vol. 253. – P. 3287-3291.
261. Racovitza E. G. Éssai sur les problèmes biospéleologiques. *Arch. Zool. Exp //Générale*. – 1907. – Vol. 6. – P. 371-488.
262. Rajczy, M. The flora of Hungarian caves. *Karszt és Barlang (Budapest)*. – 1989. – (Spec. issue). – P. 69–72.
263. Ramirez, C. *Manual and atlas of the penicillia*. Amsterdam; N. Y., Oxford: Elsevier Biomedical Press, 1982. – 874 p.
264. Reinoso, F.J. Precisions on the ecology and chorology of *Schistostega pennata* (Hedw.) Webb & Mohr. in the Iberian Peninsula / O.J. Rodríguez, Viera Benitez, M. C. Lazaroa. – 1994. Vol. 14. – P.13-19.
265. Rengefors, K. Environmental and endogenous regulation of cyst germination in two fresh-water dinoflagellates / D.M. Anderson // *Journal of Phycology*. – 1998. – Vol. 34. – P. 568–577.
266. Roldán, M. Distribution of phototrophic biofilms in cavities (Garraf, Spain) / E. Clavero, T. Canals, A. Gómez-Bolea, X. Ariño, M. Hernández-Mariné // *Nova Hedwigia*. – 2004. – Vol. 78. – P. 329-351.
267. Roldán, M. Exploring the secrets of the three-dimensional architecture of phototrophic biofilms in caves / M. Hernández-Mariné // *International Journal of Speleology*. – 2009. – Vol. 38, №1. – P. 41-53.
268. Rother, J.A. Sporulation and the development of planktonic blue-green algae in two Salopian meres / P. Fay // *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Science*. – 1977. – 196. – P. 317– 332.

269. Rushforth, S.R. The subaerial diatom flora of Thurston Lava Tube, Hawaii / I. Kaczmarska, J.R. Johansen // *Bacillaria*. – 1984. – Vol. 7. – P. 135-157.
270. Rusznyak, A, Calcite biomineralization by bacterial isolates from the recently discovered pristine karstic Herrenberg cave / D.M. Akob, S. Nietzsche et al // *Appl Environ Microbiol*. – 2012. – Vol. 78. – P. 1157–1167.
271. Rutherford, J.M. A study of fungi of remote sediments in West Virginia caves and a comparison with reported species in the literature / L.H. Huang // *NSS Bull*. – 1994. – Vol. 56. – P. 38–45.
272. Santamaria, S. Rhachomyces (Ascomycota, Laboulbeniales) parasites on cave inhabiting Carabid beetles from the Pyrenees / A. Faille // *Nova Hedwigia*. – 2007. – Vol. 85. – P. 159-186.
273. Sarbu, S.M. A chemoautotrophically based cave ecosystem / T.C. Kane, B.K. Kinkle // *Science*. – 1996. – Vol. 272. – P. 1953–1955.
274. Sauer, N. The hexose carrier from *Chlorella*: cDNA cloning of a eucaryotic H<sup>+</sup>-cotransporter / W. Tanner // *FEBS letters*. – 1989. – Vol. 259, №. 1. – P. 43-46.
275. Scheerer, S. Microbial deterioration in stone monuments – an updated overview / O. Ortega-Morales, C. Gaylarde // in Laskin, A., Gadd, G., and Sariaslani, S., eds. *Advances in Applied Microbiology*. – 2009. – Vol. 66. – P. 97-130.
276. Scott, W. An ecological study of the plankton of Shawnee Cave, with notes on the cave environment. *Biol Bull*. – 1909. – Vol. 17. – P. 386–407.
277. Selvi, B. Algae of Ballica Cave (Tokat-Turkey) / Z. Altuner // *International Journal of Natural and Engineering Sciences*. – 2007. – Vol. 1, №3. – P.99-103.
278. Shabarova, T. Karst pools in subsurface environments: collectors of microbial diversity or temporary residence between habitat types / J. Pernthaler // *Environ Microbiol*. – 2010. – Vol. 12. – P. 1061–1074.
279. Shabarova, T. Mass effects meet species sorting: transformations of microbial assemblages in epiphreatic subsurface karst water pools / F. Widmer, J. Pernthaler // *Environ. Microbiol*. – 2013. – 15. – P. 2476–2488.



280. Shacklette, M.H. The natural occurrence of *Histoplasma capsulatum* in a cave. 3. Effect of flooding / H.F. Hasenclever // *American Journal of Epidemiology*. – 1968. – Vol. 88, №2. – P. 210-214.
281. Shapiro, J. Anthropogenic influences on the diversity of fungi isolated from caves in Kentucky and Tennessee / A. Pringle // *American Midland Naturalist*. – 2010. – Vol. 163, №1. – P. 76-86.
282. Sicko-Goad, L. Diatom resting cell rejuvenation and formation: time course, species records and distribution / E.F. Stoermer, J.P. Kociolek // *Journal of Plankton Research*. – 1989. – Vol. 11. – P. 375–389.
283. Šmarda, J. Flóra kolem jeskynních reflektorů. Pp. 304–305. In: ABSOLON K.: Moravský kras. II. Academia, Praha, 1970. – 345 p.
284. Smith, J.K.P. Tailoring of the biochemical profiles of microalgae by employing mixotrophic cultivation / A.D. Hughes, L. McEvoy, J.D. Day // *Bioresource Technology Reports*. – 2020. – Vol. 9. – P. 100321.
285. Smith, T. A Taxonomic Survey of Lamp Flora (Algae and Cyanobacteria) in Electrically Lit Passages within Mammoth Cave National Park, Kentucky / R. Olson // *International Journal of Speleology*. – 2007. – Vol. 36, №2. – P.105-114.
286. Souffreau, C. Tolerance of benthic diatoms from temperate aquatic and terrestrial habitats to experimental desiccation and temperature stress / P. Vanormelingen, E. Verleyen, K. Sabbe, W. Vyverman // *Phycologia*. – 2010. – Vol. 49. – P. 309-324.
287. Spijkerman, E. Ecophysiological strategies for growth under varying light and organic carbon supply in two species of green microalgae differing in their motility / M. Lukas, A. Wacker // *Phytochemistry*. – 2017. – Vol. 144. – P. 43-51.
288. Spilde, M.N. Geomicrobiology of cave ferromanganese deposits: a field and laboratory investigation / D.E. Northup, P.J. Boston, R.T. Schelble, K.E. Dano, L.J. Crossey, C.N. Dahm // *Geomicrobiol J*. – 2005. – Vol. 22. – P. 99–116.
289. St. Clair, L.L. Diatoms of Oregon Caves National Monument, Oregon / S.R. Rushforth, J.V. Allen // *Great Basin Naturalist*. – 1981. – Vol. 41. – P. 317-332.
290. St. Clair, L.L. The diatoms of Timpanogos Cave National Monument, Utah / S.R. Rushforth // *American Journal of Botany*. – 1976. – Vol. 63. – P. 49-59.

291. Stal, L.J. Cyanobacterial mats and stromatolites. In: Whitton B.A. & Potts M. (Eds.) - The Ecology of the Cyanobacteria: Their Diversity in Space and Time. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. – 2000. – P.61-120.
292. Stephenson, S. Cave crickets (Orthoptera: Rhaphidophoridae) as vectors of Dictyostelids (Protista: Dictyosteliida) / M. Slay, C. Slay, A. Tuggle // Entomological News. – 2007. – Vol. 118, №3. – P. 292-295.
293. Sustr, V. Ecophysiology of the cave isopod *Mesoniscus graniger* (Frivaldszky 1865) (Crustacea: Isopoda) / D. Elhottova, V. Kristufek, A. Lukesova, A. Novakova, K. Tajovsky, J. Triska // European Journal of Soil Biology. – 2005. – Vol. 41. – P. 69-75.
294. Thatcher, E.P. Bryophytes of an artificially illuminated cave. Bryologist. – 1949. – Vol. 52. – P. 212-214.
295. Thingstad, T.F. On the strategy of "eating your competitor": A mathematical analysis of algal mixotrophy / H. Havskum, K. Garde, B. Riemann // Ecology. – 1996. – Vol. 77, №. 7. – P. 2108-2118.
296. Tilzer, M.M. Sustained viability of aphotic phytoplankton in Lake Tahoe (California-Nevada) / H.W. Paerl, C.R. Goldman // Limnology & Oceanography. – 1977. – Vol. 22. – P. 84–91.
297. Tosh, F.E. The use of formalin to kill *Histoplasma capsulatum* at an epidemic site / R.J. Weeks, F.R. Pfeiffer, S.L. Hendricks, D.L. Greer, T.D.Y. Chin // American Journal of Epidemiology. – 1967. – Vol. 85, №2. – P. 259-265.
298. Uher, B. Epilithic cyanobacteria of subaerial habitats in National Park Slovak Paradise (1998 - 2000) / L. Kováčik //Bull. Slov. Bot. Spoločn., Bratislava. – 2002. – Vol. 24. – P. 25 – 29.
299. Vandel, A. Biospeleology: the biology of cavernicolous animals. (Translated from the 1964 French edition by BE Freeman). Oxford: Pergamon Press. – 1965. – 524 p.
300. Vanderwolf, K. A world review on fungi, yeasts, and slime molds in caves / D. Malloch, D.F. McAlpine, G.J. Forbes // International Journal of Speleology. – 2013. – Vol. 42, №1. – P. 77-96.

301. Vaughan-Martini, A. The influence of human and animal visitation on the yeast ecology of three Italian caverns / P. Angelini, L. Zacchi // *Annals of Microbiology*. – 2000. – Vol. 50. – P. 133-140.
302. Vinogradova, O.N. Epilithic algal communities of dry rocks of the Neg ev Desert, Israel / O.V. Kovalenko, A. Levanets et al. // *Ukr. Bot. J.* – 2004. – Vol. 61, № 2. – P. 7-20.
303. Vinogradova, O.N. Species diversity gradient to darkness stress in blue-green algae/cyanobacteria: a microscale test in a prehistoric cave, Mount Carmel, Israel / O.V. Kovalenko, S.P. Wasser, E. Nevo, M. Wein-stein-Evron // *Israel Journal of Plant Sciences*. – 1998. – 46. – P. 229-238.
304. Walochnik, J. Free-living amoebae in carbonate precipitating microhabitats of karst caves and a new vahlkampfiiid amoeba, *Allovahlkampfia spelaea* gen. nov., sp. nov. / J. Mulec // *Acta Protozoologica*. – 2009. – Vol. 48. – P. 25-33.
305. Wang, W. Seasonal dynamics of airborne fungi in different caves of the Mogao Grottoes, Dunhuang, China / X. Ma, Y. Ma, L. Mao, F. Wu, X. Ma, L. An, H. Feng // *International Biodeterioration and Biodegradation*. – 2010. – Vol. 64. – P. 461-466.
306. Whitton, B.A. Cyanobacteria (Cyanophyta). In: *The freshwater algal flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae. Second edition.* (D.M. John, B.A. Whitton, A.J. Brook, Eds), Cambridge: Cambridge University Press. – 2011. – P. 31-158.
307. Whitton, B.A. *Ecology of Cyanobacteria II: their diversity in space and time.* Springer, London. – 2012. – 760 pp.
308. Whitton, B.A. *The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space/* M. Potts // Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, London, Boston. – 2000. – 669 pp.
309. Wibbelt, G. White-nose syndrome fungus (*Geomyces destructans*) in bats, Europe / A. Kurth, D. Hellmann, M. Weishaar, A. Barlow, M. Veith, J. Pruger, T. Gorfol, L. Grosche, F. Bontadina, U. Zophel, H.P. Seidl, P.M. Cryan, D.S. // *Bleherth Emerging Infectious Diseases*. – 2010. – Vol. 16, №8. – P. 1237-1243.

310. Wu, Y. Profiling bacterial diversity in a limestone cave of the western Loess Plateau of China / L. Tan, W. Liu, B. Wang, J. Wang, Y. Cai, X. Lin // *Front. Microbiol.* – 2015. – Vol. 6. – P. 244.
311. Xiao, S. Phagotrophic microalgae production from waste activated sludge under non-sterile conditions / L.K. Ju // *Water research.* – 2018. – Vol. 145. – P. 190-197.
312. Yentsch, C.S. The effects of prolonged darkness on photosynthesis, respiration, and chlorophyll in the marine flagellate, *Dunaliella euchlora* / C.A. Reichert // *Limnology & Oceanography.* – 1963. – Vol. 8. – P. 338–342.
313. Yoder, J.A. Entomopathogenic fungi carried by the cave orb weaver spider, *Meta ovalis* (Araneae, Tetragnathidae), with implications for mycoflora transfer to cave crickets / J.B. Benoit, B.S. Christensen, T.J. Croxall, H.H. Hobbs // *Journal of Cave and Karst Studies.* – 2009. – Vol. 71, №2. – P. 116-120.
314. Young, E. Transient perturbations in chlorophyll a fluorescence elicited by nitrogen re-supply to nitrogen-stressed microalgae: distinct responses to NO<sub>3</sub> versus NH<sub>4</sub> / J. Beardall // *Journal of Phycology.* – 2003. – Vol. 39. – P. 332–342.
315. Zammit, G. The subaerophytic cyanobacterium *Oculatella subterranea* (Oscillatoriales, Cyanophyceae) gen. et sp. nov: a cytomorphological and molecular description / D. Billi, P. Albertano // *Euro J Phycol.* – 2012. – P. 314-354
316. Zammit, G., The biodiversity of subaerophytic phototrophic biofilms from Maltese hypogeal / D. Billi, E. Shubert, J. Kaštovský, P. Albertano // *Fottea*, 2011. – Vol. 11. – P. 187-201.
317. Zhou, J.P. Phylogenetic diversity of bacteria in an earth-cave in Guizhou Province, southwest of China / Y. Gu, C. Zou et al // *J Microbiol.* – 2007. – Vol. 45. – P. 105–112.

## Приложение 1.

## Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в Больших Дивах

Вид	Относительное обилие (%)
<b>EMPIRE PROKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Eubacteria</b>	
<b>Phylum Cyanobacteria</b>	
<b>Class Cyanophyceae</b>	
<b>Order Chroococcales</b>	
<b>Family Chroococcaceae</b>	
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	1,123596
<b>Family Microcystaceae</b>	
<i>Microcystis pulverea</i> (H.C.Wood) Forti	1,123596
<i>Gloeocapsa</i> sp. Kützing	1,123596
<b>Order Synechococcales</b>	
<b>Family Leptolyngbyaceae</b>	
<i>Leptolyngbya boryana</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	10,11236
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	1,123596
<b>Subclass Nostocophycideae</b>	
<b>Order Nostocales</b>	
<b>Family Nostocaceae</b>	
<i>Anabaena minutissima</i> Lemmermann	2,247191
<i>Nostoc punctiforme</i> f. <i>populorum</i> (Geitler) Hollerbach	2,247191
<b>EMPIRE EUKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Plantae</b>	
<b>Phylum Chlorophyta</b>	
<b>Class Chlorophyceae</b>	
<b>Order Chlamydomonadales</b>	
<b>Family Chlorococcaceae</b>	
<i>Chlorococcum minutum</i> R.C.Starr	10,11236
<b>Family Coccomyxaceae</b>	
<i>Choricystis chodatii</i> (Jaag) Fott	4,494382
<b>Family Chlorosarcinaceae</b>	
<i>Chlorosarcina longispinosa</i> Chantanachat & H.C.Bold	8,988764
<b>Order Sphaeropleales</b>	
<b>Family Mychonastaceae</b>	
<i>Mychonastes homosphaera</i> (Skuja) Kalina & Puncochárová	7,865169
<b>Family Radiococcaceae</b>	
<i>Sporotetras polydermatica</i> (Kützing) I.Kostikov, T.Darienko, A.Lukesová, & L.Hoffmann	3,370787

## Приложение 1, продолжение.

<b>Class Trebouxiophyceae</b>	
<b>Order Chlorellales</b>	
<b>Family Chlorellaceae</b>	
<i>Muriella terrestris</i> J.B.Petersen	4,494382
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	3,370787
<b>Order Prasiolales</b>	
<b>Family Prasiolaceae</b>	
<i>Stichococcus minor</i> Nägeli	10,11236
<b>Phylum Bryophyta</b>	
<b>Class Bryopsida</b>	
<b>Order Grimmiales</b>	
<b>Family Seligeriaceae</b>	
<i>Seligeria calcarea</i> (Hedw.) B. S. G.	14,60674
<i>Seligeria donniana</i> (Sm.) Muell. Hal.	2,247191
<b>Order Bryales</b>	
<b>Family Bartramiaceae</b>	
<i>Plagiopus oederianus</i> (Sw.) Crum et Anderson	1,123596
<b>Order Hypnales</b>	
<b>Family Brachytheciaceae</b>	
<i>протонема мхов</i>	10,11236

## Приложение 2.

## Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в Малых Дивах

Вид	Относительное обилие (%)
<b>EMPIRE PROKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Eubacteria</b>	
<b>Phylum Cyanobacteria</b>	
<b>Class Cyanophyceae</b>	
<b>Order Chroococcales</b>	
<b>Family Chroococcaceae</b>	
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	4,635762
<b>Family Microcystaceae</b>	
<i>Microcystis pulvereae</i> (H.C.Wood) Forti	3,311258
<i>Gloeocapsa</i> sp. Kützing	1,986755
<b>Order Synechococcales</b>	
<b>Family Pseudanabaenaceae</b>	
<i>Jaaginema subtilissimum</i> (Kützing ex Forti) Anagnostidis & Komárek	2,649007
<b>Family Leptolyngbyaceae</b>	
<i>Leptolyngbya boryana</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	7,94702
<i>Leptolyngbya foveolara</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	0,662252
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	2,649007
<b>Subclass Nostocophycideae</b>	
<b>Order Nostocales</b>	
<b>Family Nostocaceae</b>	
<i>Anabaena minutissima</i> Lemmermann	5,298013
<i>Nostoc punctiforme</i> f. <i>populorum</i> (Geitler) Hollerbach	5,298013
<b>EMPIRE EUKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Chromista</b>	
<b>Phylum Bacillariophyta</b>	
<b>Class Bacillariophyceae</b>	
<b>Order Bacillariales</b>	
<b>Family Bacillariaceae</b>	
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow in Cleve & Grunow	1,324503
<b>Order Naviculales</b>	
<b>Family Diadesmidaceae</b>	
<i>Humidophila contenta</i> (Grunow) Lowe, Kociolek, J.R.Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová	1,986755
<b>Order Tabellariales</b>	
<b>Family Tabellariaceae</b>	
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing	2,649007

## Приложение 2, продолжение.

<b>Kingdom Plantae</b>	
<b>Phylum Chlorophyta</b>	
<b>Class Chlorophyceae</b>	
<b>Order Chlamydomonadales</b>	
<b>Family Chlamydomonadaceae</b>	
<i>Chlamydomonas</i> sp. Ehrenberg	2,649007
<b>Family Chlorococcaceae</b>	
<i>Chlorococcum minutum</i> R.C.Starr	4,635762
<i>Chlorococcum infusionum</i> (Schrank) Meneghini	5,960265
<b>Order Sphaeropleales</b>	
<b>Family Mychonastaceae</b>	
<i>Mychonastes homosphaera</i> (Skuja) Kalina & Puncochárová	3,97351
<i>Bracteacoccus minor</i> (Chodat) Petrová	1,324503
<b>Family Radiococcaceae</b>	
<i>Sporotetras polydermatica</i> (Kützing) I.Kostikov, T.Darienko, A.Lukesová, & L.Hoffmann	3,311258
<b>Class Trebouxiophyceae</b>	
<b>Order Chlorellales</b>	
<b>Family Chlorellaceae</b>	
<i>Muriella terrestris</i> J.B.Petersen	1,986755
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	9,933775
<b>Order Prasiolales</b>	
<b>Family Prasiolaceae</b>	
<i>Stichococcus minor</i> Nägeli	4,635762
<b>Phylum Bryophyta</b>	
<b>Class Bryopsida</b>	
<b>Order Grimmiales</b>	
<b>Family Seligeriaceae</b>	
<i>Seligeria calcarea</i> (Hedw.) B. S. G.	6,622517
<i>Seligeria donniana</i> (Sm.) Muell. Hal.	0,662252
<b>Order Bryales</b>	
<b>Family Bartramiaceae</b>	
<i>Plagiopus oederianus</i> (Sw.) Crum et Anderson	2,649007
<b>Order Hypnales</b>	
<b>Family Brachytheciaceae</b>	
<i>Sciuro-hypnum</i> sp.	1,986755
<i>протонема мхов</i>	9,271523



Приложение 3.  
**Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в пещере №3  
(Костомарово)**

Вид	Относительное обилие (%)
<b>EMPIRE PROKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Eubacteria</b>	
<b>Phylum Cyanobacteria</b>	
<b>Class Cyanophyceae</b>	
<b>Order Chroococcales</b>	
<b>Family Chroococcaceae</b>	
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	3,773585
<b>Family Microcystaceae</b>	
<i>Microcystis pulverea</i> (H.C.Wood) Forti	3,144654
<i>Gloeocapsa</i> sp. Kützing	3,773585
<b>Order Synechococcales</b>	
<b>Family Pseudanabaenaceae</b>	
<i>Jaaginema subtilissimum</i> (Kützing ex Forti) Anagnostidis & Komárek	2,515723
<b>Family Leptolyngbyaceae</b>	
<i>Leptolyngbya foveolaria</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	15,09434
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	5,660377
<b>Order Nostocales</b>	
<b>Family Nostocaceae</b>	
<i>Anabaena minutissima</i> Lemmermann	4,402516
<i>Nostoc punctiforme</i> f. <i>populorum</i> (Geitler) Hollerbach	1,886792
<b>EMPIRE EUKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Chromista</b>	
<b>Phylum Bacillariophyta</b>	
<b>Class Bacillariophyceae</b>	
<b>Order Bacillariales</b>	
<b>Family Bacillariaceae</b>	
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow in Cleve & Grunow	0,628931
<b>Order Naviculales</b>	
<b>Family Diadesmidaceae</b>	
<i>Humidophila contenta</i> (Grunow) Lowe, Kociolek, J.R.Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová	1,257862
<b>Kingdom Plantae</b>	
<b>Phylum Chlorophyta</b>	
<b>Class Chlorophyceae</b>	
<b>Order Chlamydomonadales</b>	
<b>Family Chlamydomonadaceae</b>	
<i>Chlamydomonas</i> sp. Ehrenberg	1,257862
<b>Family Chlorococcaceae</b>	
<i>Chlorococcum minutum</i> R.C.Starr	5,031447
<i>Chlorococcum infusionum</i> (Schrank) Meneghini	3,144654

## Приложение 3, продолжение.

<i>Choricystis chodatii</i> (Jaag) Fott	0,628931
<b>Order Sphaeropleales</b>	
<b>Family Mychonastaceae</b>	
<i>Mychonastes homosphaera</i> (Skuja) Kalina & Puncochárová	2,515723
<b>Family Bracteacoccaceae</b>	
<i>Bracteacoccus minor</i> (Chodat) Petrová	0,628931
<b>Family Radiococcaceae</b>	
<i>Gloeocystis vesiculosa</i> Nägeli	1,257862
<i>Sporotetras polydermatica</i> (Kützing) I.Kostikov, T.Darienko, A.Lukesová, & L.Hoffmann	3,144654
<b>Class Trebouxiophyceae</b>	
<b>Order Chlorellales</b>	
<b>Family Chlorellaceae</b>	
<i>Muriella terrestris</i> J.B.Petersen	0,628931
<i>Muriella magna</i> F.E.Fritsch & R.P.John	1,257862
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	10,69182
<b>Order Prasiolales</b>	
<b>Family Prasiolaceae</b>	
<i>Desmococcus olivaceus</i> (Persoon ex Acharius) J.R.Laundon	1,257862
<b>Phylum Bryophyta</b>	
<b>Class Bryopsida</b>	
<b>Order Grimmiales</b>	
<b>Family Seligeriaceae</b>	
<i>Seligeria calcarea</i> (Hedw.) B. S. G.	10,06289
<i>Seligeria donniana</i> (Sm.) Muell. Hal.	1,886792
<i>протонема мхов</i>	14,46541

Приложение 4.  
**Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в пещере №4  
(Костомарово)**

Вид	Относительно обилие (%)
<b>EMPIRE PROKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Eubacteria</b>	
<b>Phylum Cyanobacteria</b>	
<b>Class Cyanophyceae</b>	
<b>Order Chroococcales</b>	
<b>Family Chroococcaceae</b>	
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	5,714286
<b>Family Microcystaceae</b>	
<i>Microcystis pulverea</i> (H.C.Wood) Forti	5,714286
<b>Order Synechococcales</b>	
<b>Family Pseudanabaenaceae</b>	
<i>Jaaginema subtilissimum</i> (Kützing ex Forti) Anagnostidis & Komárek	5,714286
<b>Family Leptolyngbyaceae</b>	
<i>Leptolyngbya foveolara</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	17,14286
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	8,571429
<b>Order Nostocales</b>	
<b>Family Nostocaceae</b>	
<i>Anabaena minutissima</i> Lemmermann	2,857143
<i>Nostoc punctiforme</i> f. <i>populorum</i> (Geitler) Hollerbach	2,857143
<b>EMPIRE EUKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Plantae</b>	
<b>Phylum Chlorophyta</b>	
<b>Class Chlorophyceae</b>	
<b>Order Chlamydomonadales</b>	
<b>Family Chlamydomonadaceae</b>	
<i>Chlamydomonas</i> sp. Ehrenberg	2,857143
<b>Family Chlorococcaceae</b>	
<i>Chlorococcum minutum</i> R.C.Starr	2,857143
<b>Order Sphaeropleales</b>	
<b>Family Bracteacoccaceae</b>	
<i>Bracteacoccus minor</i> (Chodat) Petrová	2,857143
<b>Class Trebouxiophyceae</b>	
<b>Order Chlorellales</b>	
<b>Family Chlorellaceae</b>	
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	8,571429
<b>Order Prasiolales</b>	
<b>Family Prasiolaceae</b>	
<i>Stichococcus minor</i> Nägeli	5,714286

## Приложение 4, продолжение.

<b>Phylum Bryophyta</b>	
<b>Class Bryopsida</b>	
<b>Order Grimmiales</b>	
<b>Family Seligeriaceae</b>	
<i>Seligeria calcarea</i> (Hedw.) B. S. G.	14,28571
<i>Seligeria donniana</i> (Sm.) Muell. Hal.	2,857143
<i>протонема мхов</i>	11,42857

Приложение 5.  
Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в пещере №5  
(Костомарово)

Вид	Относительное обилие (%)
<b>EMPIRE PROKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Eubacteria</b>	
<b>Phylum Cyanobacteria</b>	
<b>Class Cyanophyceae</b>	
<b>Order Chroococcales</b>	
<b>Family Chroococcaceae</b>	
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	5,714286
<b>Family Microcystaceae</b>	
<i>Microcystis pulvereae</i> (H.C.Wood) Forti	8,571429
<b>Order Synechococcales</b>	
<b>Family Pseudanabaenaceae</b>	
<i>Jaaginema subtilissimum</i> (Kützing ex Forti) Anagnostidis & Komárek	5,714286
<b>Family Leptolyngbyaceae</b>	
<i>Leptolyngbya foveolara</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	20
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	5,714286
<b>Order Nostocales</b>	
<b>Family Nostocaceae</b>	
<i>Anabaena minutissima</i> Lemmermann	5,714286
<b>EMPIRE EUKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Plantae</b>	
<b>Phylum Chlorophyta</b>	
<b>Class Chlorophyceae</b>	
<b>Order Chlamydomonadales</b>	
<b>Family Chlamydomonadaceae</b>	
<i>Chlamydomonas</i> sp. Ehrenberg	2,857143
<b>Family Chlorococcaceae</b>	
<i>Chlorococcum minutum</i> R.C.Starr	5,714286
<b>Order Sphaeropleales</b>	
<b>Family Bracteacoccaceae</b>	
<i>Bracteacoccus minor</i> (Chodat) Petrová	2,857143
<b>Class Trebouxiophyceae</b>	
<b>Order Chlorellales</b>	
<b>Family Chlorellaceae</b>	
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	8,571429
<b>Phylum Bryophyta</b>	
<b>Class Bryopsida</b>	
<b>Order Grimmiales</b>	
<b>Family Seligeriaceae</b>	
<i>Seligeria calcarea</i> (Hedw.) B. S. G.	14,28571
<i>Seligeria donniana</i> (Sm.) Muell. Hal.	2,857143
протонема мхов	11,42857

Приложение 6.  
Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в пещере №6  
(Костомарово)

Вид	Относительное обилие (%)
<b>EMPIRE PROKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Eubacteria</b>	
<b>Phylum Cyanobacteria</b>	
<b>Class Cyanophyceae</b>	
<b>Order Chroococcales</b>	
<b>Family Chroococcaceae</b>	
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	5,714286
<b>Family Microcystaceae</b>	
<i>Microcystis pulverea</i> (H.C.Wood) Forti	5,714286
<b>Order Synechococcales</b>	
<b>Family Pseudanabaenaceae</b>	
<i>Jaaginema subtilissimum</i> (Kützing ex Forti) Anagnostidis & Komárek	11,42857
<b>Family Leptolyngbyaceae</b>	
<i>Leptolyngbya foveolara</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	17,14286
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	5,714286
<b>Order Nostocales</b>	
<b>Family Nostocaceae</b>	
<i>Nostoc punctiforme</i> f. <i>populorum</i> (Geitler) Hollerbach	5,714286
<b>EMPIRE EUKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Plantae</b>	
<b>Phylum Chlorophyta</b>	
<b>Class Chlorophyceae</b>	
<b>Order Chlamydomonadales</b>	
<b>Family Chlorococcaceae</b>	
<i>Chlorococcum minutum</i> R.C.Starr	5,714286
<b>Order Sphaeropleales</b>	
<b>Family Bracteacoccaceae</b>	
<i>Bracteacoccus minor</i> (Chodat) Petrová	2,857143
<b>Class Trebouxiophyceae</b>	
<b>Order Chlorellales</b>	
<b>Family Chlorellaceae</b>	
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	8,571429
<b>Phylum Bryophyta</b>	
<b>Class Bryopsida</b>	
<b>Order Grimmiiales</b>	
<b>Family Seligeriaceae</b>	
<i>Seligeria calcarea</i> (Hedw.) B. S. G.	14,28571
<i>Seligeria donniana</i> (Sm.) Muell. Hal.	2,857143
<i>протонема мхов</i>	14,28571

Приложение 7.  
**Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов в пещере №7  
(Костомарово)**

Вид	Относительное обилие (%)
<b>EMPIRE PROKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Eubacteria</b>	
<b>Phylum Cyanobacteria</b>	
<b>Class Cyanophyceae</b>	
<b>Order Chroococcales</b>	
<b>Family Chroococcaceae</b>	
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	7,317073
<b>Order Synechococcales</b>	
<b>Family Leptolyngbyaceae</b>	
<i>Leptolyngbya foveolara</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	14,63415
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	7,317073
<b>Order Nostocales</b>	
<b>Family Nostocaceae</b>	
<i>Anabaena minutissima</i> Lemmermann	4,878049
<b>EMPIRE EUKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Plantae</b>	
<b>Phylum Chlorophyta</b>	
<b>Class Chlorophyceae</b>	
<b>Order Chlamydomonadales</b>	
<b>Family Chlorococcaceae</b>	
<i>Chlorococcum minutum</i> R.C.Starr	4,878049
<i>Chlorococcum infusionum</i> (Schrank) Meneghini	7,317073
<b>Class Trebouxiophyceae</b>	
<b>Order Chlorellales</b>	
<b>Family Chlorellaceae</b>	
<i>Muriella magna</i> F.E.Fritsch & R.P.John	4,878049
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	9,756098
<b>Order Prasiolales</b>	
<b>Family Prasiolaceae</b>	
<i>Stichococcus minor</i> Nägeli	4,878049
<i>Stichococcus bacillaris</i> Nägeli	7,317073
<b>Phylum Bryophyta</b>	
<b>Class Bryopsida</b>	
<b>Order Grimmeriales</b>	
<b>Family Seligeriaceae</b>	
<i>Seligeria calcarea</i> (Hedw.) B. S. G.	12,19512
<i>Seligeria donniana</i> (Sm.) Muell. Hal.	2,439024
<i>протонема мхов</i>	12,19512

## Приложение 8.

## Видовой состав сообществ фототрофов в пещере №8 (Костомарово)

Вид	Относительное обилие (%)
<b>EMPIRE PROKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Eubacteria</b>	
<b>Phylum Cyanobacteria</b>	
<b>Class Cyanophyceae</b>	
<b>Order Chroococcales</b>	
<b>Family Chroococcaceae</b>	
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	7,142857
<b>Family Microcystaceae</b>	
<i>Microcystis pulverea</i> (H.C.Wood) Forti	4,761905
<b>Order Synechococcales</b>	
<b>Family Pseudanabaenaceae</b>	
<i>Jaaginema subtilissimum</i> (Kützing ex Forti) Anagnostidis & Komárek	7,142857
<b>Family Leptolyngbyaceae</b>	
<i>Leptolyngbya foveolara</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	7,142857
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	4,761905
<b>Order Nostocales</b>	
<b>Family Nostocaceae</b>	
<i>Anabaena minutissima</i> Lemmermann	7,142857
<i>Nostoc punctiforme</i> f. <i>populorum</i> (Geitler) Hollerbach	4,761905
<b>EMPIRE EUKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Chromista</b>	
<b>Phylum Bacillariophyta</b>	
<b>Class Bacillariophyceae</b>	
<b>Order Bacillariales</b>	
<b>Family Bacillariaceae</b>	
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow in Cleve & Grunow	4,761905
<b>Order Naviculales</b>	
<b>Suborder Neidiineae</b>	
<b>Family Diadesmidaceae</b>	
<i>Humidophila contenta</i> (Grunow) Lowe, Kociolek, J.R.Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová	4,761905



## Приложение 8, продолжение.

<b>Kingdom Plantae</b>	
<b>Subkingdom Viridiplantae</b>	
<b>Phylum Chlorophyta</b>	
<b>Subphylum Chlorophytina</b>	
<b>Class Chlorophyceae</b>	
<b>Order Chlamydomonadales</b>	
<b>Family Chlamydomonadaceae</b>	
<i>Chlamydomonas</i> sp. Ehrenberg	4,761905
<b>Family Chlorococcaceae</b>	
<i>Chlorococcum minutum</i> R.C.Starr	4,761905
<i>Chlorococcum infusionum</i> (Schrank) Meneghini	2,380952
<b>Class Trebouxiophyceae</b>	
<b>Order Chlorellales</b>	
<b>Family Chlorellaceae</b>	
<i>Muriella terrestris</i> J.B.Petersen	2,380952
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	11,90476
<b>Order Prasiolales</b>	
<b>Family Prasiolaceae</b>	
<i>Stichococcus minor</i> Nägeli	4,761905
<b>Phylum Bryophyta</b>	
<b>Class Bryopsida</b>	
<b>Order Grimmiales</b>	
<b>Family Seligeriaceae</b>	
<i>Seligeria calcarea</i> (Hedw.) B. S. G.	4,761905
<i>протонема мхов</i>	11,90476

Приложение 9.  
**Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов подземных келий  
 Старого Ореха**

Вид	Пещера		Поверхность	
	Относительное обилие, %	Встречаемость, %	Относительное обилие, %	Встречаемость, %
<b>EMPIRE PROKARYOTA</b>				
<b>Kingdom Eubacteria</b>				
<b>Phylum Cyanobacteria</b>				
<b>Class Cyanophyceae</b>				
<b>Order Synechococcales</b>				
<b>Family Merismopediaceae</b>				
<i>Aphanocapsa muscicola</i> (Meneghini) Wille	7,8	50,0	7,1	50,0
<i>Synechocystis pevalekii</i> Ercegovic	3,9	16,7	14,3	50,0
<b>Family Pseudanabaenaceae</b>				
<i>Jaaginema angustissimum</i> (West & G.S.West) Anagnostidis & Komárek	7,8	50,0	-	-
<i>Jaaginema subtilissimum</i> (Kützing ex Forti) Anagnostidis & Komárek	1,9	16,7	7,1	50,0
<b>Order Oscillatoriales</b>				
<b>Family Coleofasciculaceae</b>				
<i>Anagnostidinema amphibium</i> (C.Agardh ex Gomont) Strunecký, Bohunická, J.R.Johansen & J.Komárek	2,9	16,7	-	-
<b>Family Oscillatoriaceae</b>				
<i>Phormidium bohneri</i> Schmidle	1,9	16,7	7,1	50,0
<b>Order Nostocales</b>				
<b>Family Aphanizomenonaceae</b>				
<i>Nodularia harveyana</i> Thuret ex Bornet & Flahault	1,9	16,7	7,1	50,0
<b>Family Nostocaceae</b>				
<i>Anabaena minima</i> Chernov [Tschernov]	2,9	16,7	10,7	50,0
<b>Order Chroococcales</b>				
<b>Family Chroococcaceae</b>				
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	2,9	16,7	-	-
<b>Family Microcystaceae</b>				
<i>Gloeocapsa punctate</i> Nägeli	15,5	66,7	-	-

## Приложение 9, продолжение.

<b>EMPIRE EUCARYOTA</b>				
<b>Kingdom Chromista</b>				
<b>Phylum Bacillariophyta</b>				
<b>Class Bacillariophyceae</b>				
<b>Order Naviculales</b>				
<b>Family Naviculaceae</b>				
<i>Navicula</i> sp. Bory	3,9	33,3	-	-
<b>Order Bacillariales</b>				
<b>Family Bacillariaceae</b>				
<i>Nitzschia</i> sp. Hassall	9,7	50,0	-	-
<b>Kingdom Plantae</b>				
<b>Phylum Chlorophyta</b>				
<b>Class Trebouxiophyceae</b>				
<b>Order Chlorellales</b>				
<b>Family Chlorellaceae</b>				
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	7,8	33,3	-	-
<b>Class Bryopsida</b>				
<b>Order Dicranales</b>				
<b>Family Dicranaceae</b>				
<i>Oncophorus virens</i> (Hedw.) Brid	9,7	50,0	3,6	50,0
<b>Order Hypnales</b>				
<b>Family Brachytheciaceae</b>				
<i>Homalothecium philippeanum</i> (Spruce) B.S.G.	7,8	50,0	17,9	50,0
ПРОТОНЕМА МХОВ	7,8	66,7	10,7	50,0

Приложение 10.  
**Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов грота Симона  
 Кананита**

Вид	Относительное обилие (%)
<b>EMPIRE PROKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Eubacteria</b>	
<b>Phylum Cyanobacteria</b>	
<b>Class Cyanophyceae</b>	
<b>Order Chroococcales</b>	
<b>Family Chroococcaceae</b>	
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	2,919708
<i>Chroococcus turgidus</i> (Kützing) Nägeli	5,839416
<b>Family Microcystaceae</b>	
<i>Gloeocapsa alpina</i> Nägeli	2,919708
<i>Gloeocapsa punctata</i> Nägeli	2,189781
<i>Microcystis pulverea</i> (H.C.Wood) Forti	2,919708
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	1,459854
<b>Family Aphanothecaceae</b>	
<i>Gloeothece rupestris</i> (Lyngbye) Bornet	4,379562
<b>Order Synechococcales</b>	
<b>Family Leptolyngbyaceae</b>	
<i>Leptolyngbya boryana</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	1,459854
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	4,379562
<i>Leptolyngbya voronichiniana</i> Anagnostidis & Komárek	2,919708
<i>Leptolyngbya foveolara</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	1,459854
<b>Family Merismopediaceae</b>	
<i>Aphanocapsa muscicola</i> (Meneghini) Wille	5,109489
<b>Order Oscillatoriales</b>	
<b>Family Oscillatoriaceae</b>	
<i>Oscillatoria</i> sp. Vaucher ex Gomont	
<b>Family Cyanothecaceae</b>	
<i>Cyanothece aeruginosa</i> (Nägeli) Komárek	1,459854
<b>Family Coleofasciculaceae</b>	
<i>Anagnostidinema amphibium</i> (C.Agardh ex Gomont) Strunecký, Bohunická, J.R.Johansen & J.Komárek	1,459854
<b>Order Nostocales</b>	
<b>Family Nostocaceae</b>	
<i>Nostoc microscopicum</i> Carmichael ex Bornet & Flahault	6,569343
<i>Nostoc paludosum</i> Kützing ex Bornet & Flahault	2,919708

## Приложение 10, продолжение.

<b>EMPIRE EUKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Plantae</b>	
<b>Phylum Chlorophyta</b>	
<b>Class Chlorophyceae</b>	
<b>Order Chlamydomonadales</b>	
<b>Family Chlorococcaceae</b>	
<i>Spongiochloris</i> sp. Starr	1,459854
<i>Chlorococcum minutum</i> R.C.Starr	2,189781
<b>Family Chlorosarcinaceae</b>	
<i>Chlorosarcinopsis minor</i> (Gerneck) Herndon	8,759124
<b>Order Sphaeropleales</b>	
<b>Family Bracteacoccaceae</b>	
<i>Bracteacoccus minor</i> (Schmidle ex Chodat) Petrová	1,459854
<b>Class Trebouxiophyceae</b>	
<b>Order Chlorellales</b>	
<b>Family Chlorellaceae</b>	
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	7,29927
<b>Kingdom Chromista</b>	
<b>Phylum Bacillariophyta</b>	
<b>Class Bacillariophyceae</b>	
<b>Order Naviculales</b>	
<b>Family Diadesmidaceae</b>	
<i>Humidophila contenta</i> (Grunow) Lowe, Kocielek, Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová	6,569343
<b>Class Coscinodiscophyceae</b>	
<b>Order Melosirales</b>	
<b>Family Melosiraceae</b>	
<i>Melosira</i> sp. C.Agardh	5,109489
<b>Family Orthoseiraceae</b>	
<i>Orthoseira roeseana</i> (Rabenhorst) Pfitzer	1,459854
<b>Phylum Bryophyta</b>	
<b>Class Bryopsida</b>	
<b>Order Hypnales</b>	
<b>Family Brachytheciaceae</b>	
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske	2,189781
<i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen	1,459854
<b>Order Pottiales</b>	
<b>Family Pottiaceae</b>	
<i>Gymnostomum aeruginosum</i> Sm.	1,459854

## Приложение 11.

## Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов пещеры Голова Отапа

Вид	Обилие (баллы)		
	Своды	Поток	Орошае мая зона
<b>EMPIRE PROKARYOTA</b>			
<b>Kingdom Eubacteria</b>			
<b>Phylum Cyanobacteria</b>			
<b>Class Cyanophyceae</b>			
<b>Order Chroococcales</b>			
<b>Family Microcystaceae</b>			
<i>Gloeocapsa atrata</i> Kützing	3		1
<i>Gloeocapsa</i> sp. Kützing	1		2
<i>Gloeocapsa magma</i> (Brébisson) Kützing	3		1
<i>Gloeocapsa punctata</i> Nägeli	2		3
<i>Gloeocapsa compacta</i> Kützing			3
<i>Gloeocapsa rupestris</i> Kützing			4
<i>Microcystis pulverea</i> (H.C.Wood) Forti	2		3
<b>Family Chroococcaceae</b>			
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	4		4
<i>Chroococcus dispersus</i> (Keissler) Lemmermann	2		2
<i>Chroococcus lithophilus</i> Ercegovic	2		1
<i>Chroococcus turgidus</i> (Kützing) Nägeli	2		2
<i>Gloeocapsopsis magma</i> (Brébisson) Komárek & Anagnostidis ex Komárek	2		1
<b>Family Aphanothecaceae</b>			
<i>Aphanothece microscopica</i> Nägeli	3		2
<i>Aphanothece saxicola</i> Nägeli	3		
<i>Gloeothece rupestris</i> (Lyngbye) Bornet	2		1
<i>Gloeothece palea</i> (Kützing) Nägeli	2		1
<b>Order Nostocales</b>			
<b>Family Nostocaceae</b>			
<i>Nostoc microscopicum</i> Carmichael ex Bornet & Flahault	3		
<i>Nostoc punctiforme</i> Hariot	2		
<b>Family Scytonemataceae</b>			
<i>Scytonema drilosiphon</i> Elenkin & V.I.Polyansky [Polyanski]	5		
<b>Family Stigonemataceae</b>			
<i>Stigonema</i> sp. C.Agardh ex Bornet & Flahault	2		
<b>Family Tolypothrichaceae</b>			
<i>Tolypothrix calcarata</i> Schmidle	5		

## Приложение 11, продолжение.

<b>Order Oscillatoriales</b>			
<b>Family Oscillatoriaceae</b>			
<i>Oscillatoria limosa</i> var. <i>tenuis</i> Seckt		2	
<i>Oscillatoria rupicola</i> (Hansgirg) Hansgirg ex Forti	2		1
<i>Oscillatoria tenuis</i> C.Agardh ex Gomont	2		1
<i>Oscillatoria simplicissima</i> Gomont	5		
<i>Phormidium aerugineo-coeruleum</i> (Gomont) Anagn. & Komárek	3	2	2
<i>Phormidium irriguum</i> (Kützing ex Gomont) Anagnostidis & Komárek		2	1
<i>Phormidium lividum</i> (Hansgirg) Forti		2	
<i>Phormidium</i> sp. Kützing ex Gomont		1	1
<i>Potamolinea aerugineo-caerulea</i> f. <i>calcareo</i> (Gomont) M.D.Martins & L.H.Z.Branco	2		
<b>Family Cyanothecaceae</b>			
<i>Cyanothece aeruginosa</i> (Nägeli) Komárek	2		2
<b>Family Microcoleaceae</b>			
<i>Symploca muscorum</i> Gomont ex Gomont	5		
<b>Order Synechococcales</b>			
<b>Family Merismopediaceae</b>			
<i>Aphanocapsa grevillei</i> (Berkeley) Rabenhorst	3		1
<i>Synechocystis crassa</i> Woronichin	2		1
<i>Synechocystis minuscula</i> Woronichin	1		1
<b>Family Leptolyngbyaceae</b>			
<i>Leptolyngbya angustissima</i> (West & G.S.West) Anagnostidis & Komárek	2		
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	3		
<i>Leptolyngbya voronichiniana</i> Anagnostidis & Komárek	2		
<i>Leptolyngbya foveolaria</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	1		
<b>Family Pseudanabaenaceae</b>			
<i>Jaaginema subtilissimum</i> (Kützing ex Forti) Anagnostidis & Komárek	2		
<b>Order Pseudanabaenales</b>			
<b>Family Schizotrichaceae</b>			
<i>Schizothrix</i> sp. Kützing ex Gomont	2		1
<b>EMPIRE EUKARYOTA</b>			
<b>Kingdom Plantae</b>			
<b>Phylum Chlorophyta</b>			
<b>Class Chlorophyceae</b>			
<b>Order Chlamydomonadales</b>			
<b>Family Chlamydomonadaceae</b>			
<i>Chlamydomonas intermedia</i> Chodat	1		1

## Приложение 11, продолжение.

<b>Family Chlorosarcinaceae</b>			
<i>Chlorosarcina rivularis</i> Pankow & B.Möller	2		
<b>Family Chlorococcaceae</b>			
<i>Tetracystis intermedia</i> (Deason & Bold) R.M.Brown & Bold	1		
<b>Class Trebouxiophyceae</b>			
<b>Order Chlorellales</b>			
<b>Family Chlorellaceae</b>			
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	4		4
<b>Family Trebouxiaceae</b>			
<i>Myrmecia bisecta</i> Reisingl	2		
<b>Order Prasiolales</b>			
<b>Family Prasiolaceae</b>			
<i>Stichococcus minor</i> Nägeli	1		1
<b>Phylum Bacillariophyta</b>			
<b>Class Bacillariophyceae</b>			
<b>Order Thalassiophysales</b>			
<b>Family Catenulaceae</b>			
<i>Amphora</i> sp. Ehrenberg ex Kützing		3	
<b>Order Tabellariales</b>			
<b>Family Tabellariaceae</b>			
<i>Diatoma vulgaris</i> Bory de Saint-Vincent	1	2	1
<i>Diatoma</i> sp. Bory			1
<b>Order Bacillariales</b>			
<b>Family Bacillariaceae</b>			
<i>Nitzschia</i> sp. Hassall			1
<b>Order Naviculales</b>			
<b>Family Diadesmidaceae</b>			
<i>Humidophila contenta</i> (Grunow) Lowe, Kociolek, Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová	1	2	3
<b>Family Naviculaceae</b>			
<i>Navicula cryptocephala</i> Kützing			1
<i>Navicula</i> sp.1 Bory		1	1
<i>Navicula</i> sp.2 Bory			1
<b>Family Neidiaceae</b>			
<i>Neidium affine</i> (Ehrenberg) Pfizer		2	1
<b>Family Pinnulariaceae</b>			
<i>Pinnularia borealis</i> Ehrenberg	2		2
<i>Pinnularia elegans</i> (W.Smith) K.Krammer	1		2



## Приложение 11, продолжение.

<b>Class Coscinodiscophyceae</b>			
<b>Order Aulacoseirales</b>			
<b>Family Aulacoseiraceae</b>			
<i>Aulacoseira</i> sp. Thwaites			1
<b>Phylum Ochrophyta</b>			
<b>Class Xanthophyceae</b>			
<b>Order Tribonematales</b>			
<b>Family Tribonemataceae</b>			
<i>Heterothrix bristoliana</i> Pascher	2		2
<i>Tribonema minus</i> (Wille) Hazen	2		2
<b>Phylum Rhodophyta</b>			
<b>Class Florideophyceae</b>			
<b>Order Hildenbrandiales</b>			
<b>Family Hildenbrandiaceae</b>			
<i>Hildenbrandia rivularis</i> (Liebm.) J. Ag.		1	2
<b>Phylum Marchantiophyta</b>			
<b>Class Marchantiopsida</b>			
<b>Order Marchantiales</b>			
<b>Family Marchantiaceae</b>			
<i>Marshantia polymorpha</i> L.			4
<b>Phylum Bryophyta</b>			
<b>Class Bryopsida</b>			
<b>Order Hypnales</b>			
<b>Family Brachytheciaceae</b>			
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske	2		
<i>Sciurohypnum reflexum</i> (Starke) Ignatov et Hetunen	1		
<i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen	1		
<b>Family Neckeraceae</b>			
<i>Thamnobryum alopecurum</i> (Hedw.) Nicuwl. Ex Giang.	4		1
<b>Family Amblystegiaceae</b>			
<i>Conardia compacta</i> (Drumm.) Robins.	1		
<b>Order Pottiales</b>			
<b>Family Pottiaceae</b>			
<i>Microbryum curvicolle</i> (Hedw.) Zander	1		
<b>Order Dicranales</b>			
<b>Family Fissidentaceae</b>			
<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.	2		1

## Приложение 11, продолжение.

<b>Order Bryales</b>			
<b>Family Mniaceae</b>			
<i>Plagiomnium medium</i> (B.S.G.) T. Kop.	1		1
<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T. Kop.	1		1
<b>Order Bartramiales</b>			
<b>Family Bartramiaceae</b>			
<i>Batramia ithyphylla</i> Brid.	1		
<b>Phylum Pteridophyta</b>			
<b>Class Polypodiopsida</b>			
<b>Order Polypodiales</b>			
<b>Family Pteridaceae</b>			
<i>Adiantum capillus-veneris</i> L.	2		
<b>Family Aspleniaceae</b>			
<i>Asplenium scolopendrium</i> L.	2		

## Приложение 12.

## Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов пещеры Аняшка

Вид	Обилие (баллы)		
	Своды	Поток	Орошае мая зона
<b>EMPIRE EUKARYOTA</b>			
<b>Kingdom Viridiplantae</b>			
<b>Phylum Marchantiophyta</b>			
<b>Class Marchantiopsida</b>			
<b>Order Marchantiales</b>			
<b>Family Marchantiaceae</b>			
<i>Marchantia polymorpha</i> L.	3	2	4
<b>Phylum Bryophyta</b>			
<b>Class Bryopsida</b>			
<b>Order Pottiales</b>			
<b>Family Pottiaceae</b>			
<i>Barbula</i> sp.	4		
<b>Order Dicranales</b>			
<b>Family Fissidentaceae</b>			
<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.	2		
Протогема	1		
<b>Phylum Pteridophyta</b>			
<b>Class Polypodiopsida</b>			
<b>Order Polypodiales</b>			
<b>Family Pteridaceae</b>			
<i>Adiantum capillus-veneris</i> L.	3		2
<b>Family Aspleniaceae</b>			
<i>Asplenium scolopendrium</i> L.	2		
<b>Phylum Magnoliophyta</b>			
<i>Duchenea indica</i> (Andrews) Fock	3		
<b>Phylum Chlorophyta</b>			
<b>Class Trebouxiophyceae</b>			
<b>Order Chlorellales</b>			
<b>Family Chlorellaceae</b>			
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	3		4
<b>Class Ulvophyceae</b>			
<b>Order Ulotrichales</b>			
<b>Family Ulotrichaceae</b>			
<i>Ulothrix subtilissima</i> Rabenhorst	4		

## Приложение 12, продолжение.

<b>Class Chlorophyceae</b>			
<b>Order Chaetophorales</b>			
<b>Family Chaetophoraceae</b>			
<i>Gongrosira</i> sp. Kutzing	2		
<b>Phylum Rhodophyta</b>			
<b>Class Florideophyceae</b>			
<b>Order Hildenbrandiales</b>			
<b>Family Hildenbrandiaceae</b>			
<i>Hildenbrandia rivularis</i> (Liebm.) J. Ag.	2	4	
<b>Phylum Bacillariophyta</b>			
<b>Class Bacillariophyceae</b>			
<b>Order Thalassiophysales</b>			
<b>Family Catenulaceae</b>			
<i>Amphora</i> sp. Ehrenberg ex Kützing	3	1	3
<b>Order Tabellariales</b>			
<b>Family Tabellariaceae</b>			
<i>Diatoma</i> sp. Bory	2	2	2
<b>Order Naviculales</b>			
<b>Family Diadesmidaceae</b>			
<i>Humidophila contenta</i> (Grunow) Lowe, Kociolek, Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová	2		2
<b>Family Naviculaceae</b>			
<i>Navicula</i> sp.1 Bory	2	2	2
<i>Navicula</i> sp. 2 Bory	2	2	2
<b>EMPIRE PROKARYOTA</b>			
<b>Kingdom Eubacteria</b>			
<b>Phylum Cyanobacteria</b>			
<b>Class Cyanophyceae</b>			
<b>Order Chroococcales</b>			
<b>Family Chroococcaceae</b>			
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	2		2
<i>Chroococcus minor</i> (Kützing) Nägeli	3		

## Приложение 12, продолжение.

<b>Family Aphanothecaceae</b>			
<i>Gloeotheca confluens</i> Nägeli	3		
<b>Order Synechococcales</b>			
<b>Family Leptolyngbyaceae</b>			
<i>Leptolyngbya voronichiniana</i> Anagnostidis & Komárek	2		
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	2		2
<i>Phormidesmis molle</i> (Gomont) Turicchia, Ventura, Komárková & Komárek	2		
<i>Leptolyngbya foveolaria</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	1		
<b>Order Oscillatoriales</b>			
<b>Family Microcoleaceae</b>			
<i>Johanseninema constrictum</i> (Szafer) Hasler, Dvorák & Poulícková	1		
<b>Family Coleofasciculaceae</b>			
<b>Genus Anagnostidinema</b>			
<i>Anagnostidinema amphibium</i> (C.Agardh ex Gomont) Strunecký, Bohunická, J.R.Johansen & J.Komárek	2		

Приложение 13.  
**Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов пещеры  
 Мааникварская**

Вид	Относительное обилие (%)
<b>EMPIRE PROKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Eubacteria</b>	
<b>Phylum Cyanobacteria</b>	
<b>Class Cyanophyceae</b>	
<b>Order Chroococcales</b>	
<b>Family Microcystaceae</b>	
<i>Gloeocapsa punctata</i> Nägeli	4,545454545
<i>Microcystis pulverea</i> (H.C.Wood) Forti	2,272727273
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	4,545454545
<b>Family Chroococcaceae</b>	
<i>Chroococcus turgidus</i> (Kützing) Nägeli	6,818181818
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	6,818181818
<b>Order Synechococcales</b>	
<b>Family Leptolyngbyaceae</b>	
<b>Genus Leptolyngbya</b>	
<i>Leptolyngbya boryana</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	4,545455
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	4,545455
<b>Order Nostocales</b>	
<b>Family Nostocaceae</b>	
<i>Nostoc microscopicum</i> Carmichael ex Bornet & Flahault	9,090909
<b>EMPIRE EUKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Plantae</b>	
<b>Phylum Chlorophyta</b>	
<b>Class Trebouxiophyceae</b>	
<b>Order Chlorellales</b>	
<b>Family Chlorellaceae</b>	
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	9,090909
<b>Phylum Bryophyta</b>	
<b>Class Bryopsida</b>	
<b>Order Hypnales</b>	
<b>Family Brachytheciaceae</b>	
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske	6,818182
<i>Sciurohypnum starkei</i> (Brid.) Ignatov et Huttunen	4,545455
<b>Family Neckeraceae</b>	
<i>Thamnobryum alopecurum</i> (Hdw.) Nicuwl. Ex Giang.	11,36364
<b>Family Anomodontaceae</b>	
<i>Anomodon attenuatus</i> (Hedw.) Hueb.	4,545455

## Приложение 13, продолжение.

<b>Order Dicranales</b>	
<b>Family Fissidentaceae</b>	
<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.	6,818182
<b>Order Pottiales</b>	
<b>Family Pottiaceae</b>	
<i>Gymnostomum aeruginosum</i> Sm.	4,545455
<b>Phylum Magnoliophyta</b>	
<b>Order Ericales</b>	
<b>Family Primulaceae</b>	
<i>Cyclamen caucasica</i> (C. Koch) O. Schwarz	4,545455
<b>Order Rosales</b>	
<b>Family Rosaceae</b>	
<i>Duchesnea indica</i> (Andrews) Focke	4,545455

Приложение 14.  
**Видовой состав сообществ обрастаний фототрофов естественного входа  
 в Новофонскую пещеру**

Вид	Относительное обилие (%)
<b>EMPIRE PROKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Eubacteria</b>	
<b>Phylum Cyanobacteria</b>	
<b>Class Cyanophyceae</b>	
<b>Order Chroococcales</b>	
<b>Family Microcystaceae</b>	
<i>Gloeocapsa punctata</i> Nägeli	4,347826
<i>Microcystis pulverea</i> (H.C.Wood) Forti	4,347826
<b>Family Chroococcaceae</b>	
<i>Chroococcus turgidus</i> (Kützing) Nägeli	4,347826
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	4,347826
<b>Family Aphanothecaceae</b>	
<i>Gloeotheca</i> sp. C.Nägeli	4,347826
<b>Order Synechococcales</b>	
<b>Family Merismopediaceae</b>	
<i>Aphanocapsa muscicola</i> (Meneghini) Wille	4,347826
<b>Order Nostocales</b>	
<b>Family Nostocaceae</b>	
<i>Nostoc microscopicum</i> Carmichael ex Bornet & Flahault	4,347826
<b>EMPIRE EUKARYOTA</b>	
<b>Kingdom Plantae</b>	
<b>Phylum Chlorophyta</b>	
<b>Class Trebouxiophyceae</b>	
<b>Order Chlorellales</b>	
<b>Family Chlorellaceae</b>	
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	2,173913
<b>Phylum Bacillariophyta</b>	
<b>Class Bacillariophyceae</b>	
<b>Order Naviculales</b>	
<b>Family Diadesmidaceae</b>	
<i>Humidophila contenta</i> (Grunow) Lowe, Kociolek, Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová	6,521739



## Приложение 14, продолжение.

<b>Phylum Bryophyta</b>	
<b>Class Bryopsida</b>	
<b>Order Hypnales</b>	
<b>Family Brachytheciaceae</b>	
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske	6,521739
<i>Sciurohypnum starkei</i> (Brid.) Ignatov et Huttunen	4,347826
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) B.S.G.	6,521739
<b>Family Neckeraceae</b>	
<i>Thamnobryum alopecurum</i> (Hdw.) Nicuwl. Ex Giang.	8,695652
<b>Family Anomodontaceae</b>	
<i>Anomodon attenuatus</i> (Hedw.) Hueb.	6,521739
<b>Family Amblystegiaceae</b>	
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Hueb.	6,521739
<b>Family Leucodontaceae</b>	
<i>Leucodon sciuroides</i> (Hedw.) S	4,347826
<b>Order Dicranales</b>	
<b>Family Fissidentaceae</b>	
<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.	4,347826
<b>Order Bryales</b>	
<b>Family Mniaceae</b>	
<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad.) T. Kop.	4,347826



## Приложение 15, продолжение.

<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Schimp.	2								1			2							1
<i>Platydictya jungermannioides</i> (Brid.) Crum	2											1							
<i>Conardia compacta</i> (Muell.Hal.) H.Rob.	1												4						1
<i>Hygroamblystegium humile</i> (P. Beauv.) Vanderpoorten	1			1					1			2							1
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske	2								3		3	1	3						
<i>Sciuro-hypnum plumosum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	2								3	1	2	1							2
<i>Sciuro-hypnum populeum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	2			4					2										2
<i>Thamnobryum alopecurum</i> (Hedw.) Nieuwl. ex Gangulee	3			1	3				2	3		3							1
<i>Lescuraea saxicola</i> (Schimp.) Milde	2								1				3						
<i>Isopterygiopsis pulchella</i> (Hedw.) Iwats.	1																		
<i>Amphidium mougeotii</i> (Bruch & Schimp.) Schimp.	3			3	5				3	2	1	3						1	2
<i>Fissidens gracilifolius</i> Brugg.-Nann. Et Nyh. In Nyh.	4			1		2			3	3	2	4	4	5					2
<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.	3					2					3	3							2
<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.	1										1								
<i>Niphotrichum canescens</i> (Hedwig) Bednarek-Ochyra & Ochyra	3			4					3										2
<i>Seligeria pusilla</i> (Hedw.) B. S. G.	2										1		2						1
<i>Eucladium verticillatum</i> (Brid.) Bruch & Schimp. in B.S.G.	4			2	3	3	3		3	3	3	2	3		2	2	2	2	2
<i>Tortula euryphylla</i> Zander	2								1										
<i>Rosulabryum capillare</i> (Hedw.) J.R.Spence	2			1	3	1			3	1								2	1
<i>Orthotrichum</i> sp.	1								1									2	2
<i>Plagiopus oederianus</i> (Sw.) Crum et Anderson	2			1	1	2	2												2
<b>Phylum Magnoliophyta</b>																			
<i>Hedera helix</i> L.	3																		
<i>Carex</i> sp.	2																		
<i>Poa</i> sp.	2																		
<i>Geranium robertianum</i> L. s.l.	3																		
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill. S.l.	3				1														
<i>Campanula</i> sp.	1		1																
<b>Phylum Polypodiophyta</b>																			
<i>Asplenium ruta-muraria</i> L.	2								3	2	2	3	2					1	2
<i>Asplenium trichomanes</i> L.	2					3	2				1	2	4						2
<i>Asplenium scolopendrium</i> (L.) Newman	3			2	2	2	1			2	2	2	2					3	2
<i>Woodsia fragilis</i> (Trev.) Moore	1										3	2							2
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman	2					2	1				2	2							
<i>Pteris cretica</i> L.	2																		
<i>Adiantum capillus-veneris</i> L.	3	2		2	2	1	1		2	2	2		3				2	2	2

