

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи



Козлова Екатерина Витальевна

**Структурно-функциональные особенности сообществ входных зон
карстовых пещер Черногории**

Специальность 03.02.08 – Экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2021

Работа выполнена на кафедре экологического мониторинга и прогнозирования экологического факультета (Института экологии) ФГАОУ ВО РУДН.

Научный руководитель

Мазина Светлана Евгеньевна – кандидат биологических наук

Официальные оппоненты

Гайсина Лида Альбертовна – доктор биологических наук, доцент, ФГБОУ ВО "БГПУ им. М. Акмуллы" кафедра биоэкологии и биологического образования, профессор

Саввичев Александр Сергеевич – доктор биологических наук, ИНМИ РАН, лаборатория микробиологии и биогеохимии водоемов, заведующий лабораторией

Терехова Вера Александровна – доктор биологических наук, доцент, ФГБОУ ВО МГУ им. М.В.Ломоносова, кафедра земельных ресурсов и оценки почв факультета почвоведения, профессор

Защита диссертации состоится «7» декабря 2021 г. в 15 часов 30 минут на заседании диссертационного совета МГУ.03.05 Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова по адресу: 119991, ГСП-1, Москва, Ленинские горы, МГУ имени М.В. Ломоносова, факультет почвоведения, аудитория М-2.

E-mail: natalia_kovaleva@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В.Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»: <https://istina.msu.ru/dissertations/368763880/>

Автореферат разослан «27» октября 2021 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,
доктор биологических наук



Н.О. Ковалева

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Входные участки карстовых пещер, включающие фотическую и афотическую зоны, являются типичными экотонами и уникальными местообитаниями на границе между поверхностной и подземной средами (Prous et al., 2004, 2015; Hills et al., 2008; Mulec et al., 2008; Novak et al., 2012; Czerwik-Marcinkowska, 2013). Основная часть подземной полости лишена освещения и отличается постоянными условиями, однако, зависит от внешних воздействий и функционирует за счет поступающего с поверхности органического вещества или хемолитоавтотрофных процессов (Romero, 2012; Lunghi, 2017; Mammola, 2019). Колонизированные фототрофами входные зоны пещер, несмотря на выраженные суточные флуктуации и сезонные изменения температуры, освещенности и влажности, более стабильны, чем наземные экосистемы и определяются как рефугиумы (Абдуллин, Миркин, 2013; Lunghi et al., 2014; García et al., 2020).

Пещеры различаются по морфологии, источникам органического вещества, степени воздействия человека. В зависимости от морфологического строения полости и характера потоков вещества и энергии могут преобладать различные пути миграции фототрофов и гетеротрофов в пещеры (Asencio, Aboal, 2000; Абдуллин, 2014). Оснащение туристических пещер искусственным освещением создает благоприятные условия для роста фотосинтезирующих организмов, известных как «ламповая флора» (Smith, Olson, 2007).

По мере удаления от фотической зоны к афотической и уменьшения освещенности происходит последовательное снижение численности представителей покрытосеменных, папоротников, мохообразных и водорослей. Наиболее адаптированными к условиям подземной среды оказываются цианобактерии (Шарипова, 2001; Mulec et al., 2008; Roldán, Hernández-Maríné, 2009; Lamprinou et al., 2012; Falasco et al., 2014). Выявлен интразональный характер цианобактериально-водорослевых ценозов фотических зон полостей, доказано лимитирующее влияние на распространение альгофлоры освещенности и характера увлажнения (Lamprinou et al., 2012; Абдуллин, Миркин, 2015; Czerwik-Marcinkowska, Massalski, 2018). Отмечено участие сообществ фототрофов в формировании почвоподобных тел и солоидов (Семиколенных, 1998; Турчинская и др., 2019).

Исследование экотонных зон как переходных сред необходимо для сохранения биологического разнообразия (Fagan et al., 1999, 2003; Strayer et al., 2003; Prous et al., 2004). Сообщества экотонных зон могут иметь индикаторную роль для выявления антропогенной нагрузки и аридизации климата (Burić, Doderović, 2019), при этом экотоны входных участков карстовых пещер слабо изучены (Prous et al., 2004, 2015; Novak et al., 2012; Mammola, 2019). Состав гетеротрофов на входных участках пещер не исследован, мало работ по типизации сообществ, оценке

биологической продуктивности, потоков биогенных элементов и функциональной активности отдельных трофических групп. Изучение входных зон пещер имеет важное теоретическое значение как исследование экосистем переходного типа между преимущественно автотрофными (на открытой поверхности) и преимущественно гетеротрофными (глубокие зоны пещер) экосистемами. Пещеры некоторых регионов с большой долей карстовых территорий практически не исследованы, к ним относится Черногория.

Цель и задачи исследования. *Цель работы* - выявить структуру и функциональные особенности сообществ входных экотонных зон карстовых пещер Черногории. *Задачи:*

1. Провести сравнительную оценку видового состава и структуры фототрофов фотических зон нативных пещер и ламповой флоры экскурсионной пещеры Липска.
2. Провести сравнительную оценку видового состава микромицетов различных биотопов входных зон пещер и ламповой флоры пещеры Липска.
3. Оценить вклад иммиграции фототрофов и гетеротрофов фотической зоны в биоразнообразие ламповой флоры на примере пещеры Липска.
4. Оценить вклад иммиграции микромицетов из фотической зоны в афотическую на примере нативных пещер, выявить характерные для пещерных биотопов виды.
5. Выявить основные сообщества фотических зон карстовых пещер. Определить биомассу фотоавтотрофов и гетеротрофов в сообществах.
6. Оценить потоки углерода, выявить приоритетные пути потребления диоксида углерода мхами фотических зон пещер.

Объектом исследования являются сообщества обрастаний входных фотических зон и ламповой флоры карстовых пещер Черногории, **предметом** – структурные и физиологические особенности сообществ.

Научная новизна работы. Впервые выявлен видовой состав и структура сообществ входных зон ряда пещер Черногории и ламповой флоры пещеры Липска, определены доминирующие виды. Впервые проведено сравнение видового состава и структуры фототрофов и гетеротрофов сообществ входных зон пещер Черногории. Количественно оценен вклад иммиграции микромицетов как источника формирования сообществ из фотической зоны в афотическую зону пещер. Выявлены основные типы сообществ фототрофов фотических зон пещер. Определены запасы биомассы фототрофов и гетеротрофов в грунтах и сообществах фотических зон пещер в зимний и летний периоды. Проведена оценка валовой первичной продукции сообществ, выявлено участие автохтонного диоксида углерода в продукции фототрофов.

Защищаемые положения. 1. Альгофлора ламповой флоры полностью совпадает с альгофлорой входной зоны, что отражает источник ее иммиграции. Сообщества ламповой флоры полидоминантны и имеют низкую численность видов, что особенно характерно для мхов. Это отражает начальную стадию формирования сообществ, а значительное участие протонемы указывает на дальнейшее направление их развития.

2. Сходство видового состава и структуры фототрофов входных зон нативных пещер определяется морфологией входа пещер.

3. Сообщества фототрофов фотических зон отличаются высоким видовым разнообразием и устойчивостью видовой структуры, что позволяет предположить позднюю стадию сукцессии сообществ и их длительное существование, определяемую стабильными условиями и сходством среды с минимальными стрессовыми факторами.

4. Биомассы фототрофов, потоки углерода и продуктивность в сообществах фототрофов не зависели от сезона, в отличие от дыхания гетеротрофов и биомассы бактерий, увеличивавшихся в зимний период. Сообщества обрастаний фотических зон пещер функционируют как сток углерода в летний и зимний периоды.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты могут быть применены для разработки методов диагностики состояния сообществ карстовых экосистем. Выявленные пути заноса видов из фотической в афотическую зоны важны для разработки способов снижения антропогенно-индуцированной трансформации экосистем пещер. Сообщества фотических зон пещер можно рекомендовать в качестве индикаторных для оценки антропогенного воздействия, как наименее подверженные стрессорным факторам.

Методология и методы исследования. Исползованные в работе данные получены в ходе полевых исследований 2017-2019 гг. и проанализированы с использованием классических методов анализа и их современных модификаций.

Личный вклад автора. Автору принадлежит подбор и обобщение данных литературы, модификация полевых методов исследования, определение видового состава биоты, лабораторный анализ отобранных образцов грунтов и сообществ, статистическая обработка массива экспериментальных данных, обобщение и интерпретация полученных данных, представление исследования на научных конференциях, подготовка публикаций.

Степень достоверности и апробация результатов. Полученные автором экспериментальные данные проанализированы с использованием общепринятых методов математической статистики. Выводы достоверны при принятом уровне доверительной вероятности $P=0.95$. Результаты и основные положения диссертации были доложены на: Международной научной конференции PLAMIC2018 «Растения и микроорганизмы: биотехнология будущего» (13-17

июня 2018, Уфа); Юбилейной конференция по медицинской микологии и микробиологии (11-12 апреля 2018, Москва); Научно-практической школе-конференции «Наземные и морские экосистемы Причерноморья и их охрана» (23-27 апреля 2018, Новороссийск); XXVII Российской конференции по электронной микроскопии «Современные методы электронной и зондовой микроскопии в исследованиях органических, неорганических наноструктур и нанобиоматериалов» (26-30 августа 2018, Черноголовка); Всероссийской научно-практической конференции II Крымские карстологические чтения «Изучение и использование естественных и искусственных подземных пространств и закарстованных территорий» (25-28 сентября 2018, Симферополь,); XXVI Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (8-12 апреля 2019, Москва); 8th International Symposium of Ecologist of Montenegro (2-6 октября 2019, Будва, Черногория); Научной конференции, посвященной памяти ведущих ученых в области почвенной микробиологии Ю.И. Чернова, М.М. Умарова, О.Е. Марфениной, Б.А. Бызова «Сохраняя традиции – к новым достижениям» (25 декабря 2019, Москва).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 15 работ (из них 5 - в рецензируемых журналах Scopus).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов, списка литературы из 430 цитируемых источников, из которых 341 на иностранном языке, и 6 приложений. Диссертация изложена на 221 странице, включая 41 таблицу и 50 рисунков.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность семье за вдохновение и всестороннюю поддержку на всех этапах работы, научному руководителю – к.б.н. Мазиной С.Е. за неоценимую помощь, терпение и чуткое руководство. За ценные замечания и рекомендации автор выражает искреннюю благодарность д.б.н., проф. Онипченко В.Г., д.б.н., профессору Юзбекову А.К., д.б.н. Федосову В.Э. и всему коллективу кафедры экологии и географии растений биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова. Отдельную благодарность за обсуждение результатов, ценные советы и рекомендации по улучшению работы автор выражает д.б.н., проф. Бонч-Осмоловской Е.А., д.б.н. Карелину Д.В., к.б.н. Гололобовой М.А. За помощь в проведении измерений и отборе образцов в пещерах автор благодарит членов Научного спелеологического общества, за проведение аналитических исследований благодарит Турчинскую С.М. Сотрудникам кафедры радиохимии к.х.н. Николаеву А.Л., к.х.н. Северину А.В., к.х.н. Гопину А.В. выражает благодарность за советы и поддержку.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Особенности биоты и сообществ обрастаний пещер, динамика потоков углекислого газа в сообществах

На основании данных литературы проанализированы особенности сообществ обрастаний, развивающихся в подземных полостях, закономерности динамики потоков диоксида углерода в подземных экосистемах, особенности круговорота углерода.

Глава 2. Объекты и методы

2.1 Объекты исследования

Объектами исследования были восемь карстовых пещер Черногории. Пещера *Липска* – единственная оборудованная для экскурсий пещера Черногории. Нативные пещеры различались морфологией естественных входных зон: пещеры с крупными гротообразными входами *Ободска* и *Голубиная*, пещеры с небольшими входами в виде горизонтальных полостей *Безымянная*, *Негоша*, *Велюштица* и пещеры-колодцы, относящиеся к типу вскрытых полостей – *Врбачка Яма* и *Яма ЕР-1*.

2.2 Методы отбора проб, объем исходных данных

Исследование пещер Черногории проводили в июле 2017 года, январе и мае 2019 года. Во всех пещерах отбирали участки сообществ фототрофов, образцы грунтов, пород и отложений пещеры в фотической и афотической зонах. В экскурсионной пещере *Липска* были отобраны образцы ламповой флоры на протяжении всей туристической тропы. Для анализа микромицетов из воздуха в пещерах применяли фильтрационный метод (прибор Дьяконова). В общей сложности проведен анализ более 200 образцов обрастаний. Для анализа грунтов и отложений в каждой зоне в пещере отбирали по 2 - 5 образцов с каждого типа грунта.

2.3 Выделение и идентификация фототрофов

Выявление видового состава водорослей и цианобактерий из проб грунта проводили с использованием стандартных методов почвенной альгологии (Штина, Голлербах, 1976). Применяли метод стекол обрастаний и культивирование в жидкой среде (Практикум..., 2005), время культивирования составляло 11 месяцев. Использовали среду Громова №6 (Громов, 1965), среду Бристоля, экспозицию проводили при температуре 11 и 25°C и освещенности 30-40 $\mu\text{моль} \times \text{м}^{-2} \times \text{с}^{-1}$. Просмотр образцов из сообществ обрастаний осуществляли в световом микроскопе *Leica DMLS* (Германия) и Биолам МБС-9 (Россия). Диатомовые водоросли определяли при помощи сканирующего электронного микроскопа *JSM-25 S* непосредственно из сообществ и из культур.

Водоросли и цианобактерии определяли с использованием определителей отечественных и зарубежных авторов (Забелина и др., 1951; Голлербах и др., 1953;

Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962; Ettl, Fischer, 1983; Komárek, Fott, 1983; Топачевский, Масюк, 1984; Мошкова и др., 1986; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, b; Komárek, Anagnostidis, 1996, 1998, 1989, 2005; Komárek, 2013). Мхи определяли с использованием определителей (Игнатов, Игнатова, 2003, 2004), папоротники по определителю (Маевский, 2006), лишайники по определителю (Андреев, 2008). Систематика цианобактерий и водорослей приведена в соответствии с базой данных <http://www.algaebase.org>. Названия видов сосудистых растений приведены по сводке Черепанова (Черепанов, 1995) для мхов - по Игнатову, Афониной (Игнатов, Афонина, 1992).

2.4 Выделение и идентификация микромицетов

Для выделения микромицетов в условиях пещер делали отпечатки с плотных субстратов, мхов, визуально отличимых обрастаний водорослей и цианобактерий на питательную среду, а также применяли метод стекол обрастания. Проводили посев из почвенных разведений на твердую питательную среду с последующим выделением в чистые культуры (Практикум..., 2005). Применяли стандартные агаризованные среды (Практикум..., 2005). Культивирование микромицетов осуществляли при температурах 4, 12 и 24°C, при низкой температуре время культивирования составляло от 4 до 12 недель. Микромицеты определяли по определителям: Booth (1971), Domsch (2007), Ellis (1971, 1976), Hoog (2001), Pitt (1991), Ramirez (1982) и Raper (1968). Названия видов микромицетов и лишайников приведены в соответствии с базой <http://www.mycobank.org> (Robert et al., 2005).

2.5 Оценка биоразнообразия сообществ обрастаний пещер

Для оценки участия макро-(мхов) и микро-компонентов (альгофлоры) сообществ использовали 5-ти балльную шкалу. Относительное участие вида выражали как отношение участия вида на участке зарастания к общему участию видов в процентах отдельно для мхов и альгофлоры. Жизненные формы цианобактерий и водорослей приведены по классификации (Алексахина, Штина, 1984). Сравнительный анализ биоразнообразия пещер проводили с применением индексов сходства видового состава Жаккара (K_{JCR}) и структуры сообществ Шорыгина (K_{SCH}); индекса Фи-квадрат (Phi-square); индекса разнообразия Шеннона-Уивера (H); индекса доминирования Симпсона (D); индекса выровненности Пиелу (E). Согласно работе Максимова, Кузнецовой (2013) за сходство принимали значения индексов $K_{JCR} \geq 0,4$, $K_{SCH} \geq 0,2$ и фи-квадрат от 0 до 0,6. Статистическая обработка материалов проводилась при помощи программ Excel, IBM SPSS 20, Statistica 12.

2.6 Измерение потоков углекислого газа в пещерах

Для анализа CO_2 -газообмена фототрофов были выбраны участки сообществ с однородным проективным покрытием, имеющие площадь не менее площади камеры, располагающиеся на ненарушенных участках, где уклон поверхности не

превышал 30°. В местах замеров освещенность составляла $\approx 25 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{сек}$. Поток CO_2 , направленный из грунтов в атмосферу пещеры, определяли методом закрытых камер (Карелин, Замолодчиков, 2008). Определяли чистый поток (нетто-поток) CO_2 (изменение концентрации CO_2 в светопрозрачной камере), валовое дыхание на участках, занятых сообществами фототрофов и на субстратах без фототрофов (измерение концентрации CO_2 в искусственно затемненной камере) и валовую первичную продукцию (нетто-поток CO_2 за вычетом дыхания сообществ). Потоки CO_2 сообществ обрастаний рассчитывали как разность потоков с участка, занятого обрастанием, и потоков от соответствующего субстрата без фототрофов. Для расчета изменения массы углерода в форме углекислого газа в камере за время экспозиции использовали уравнение Менделеева-Клапейрона (Сафонов и др., 2012). В общей сложности проведено 685 замеров.

2.7 Определение биомассы фототрофов и гетеротрофов

Определение фитомассы компонентов сообществ проводили весовым методом, результаты приведены в $\text{г} \times \text{л} \text{см}^{-2}$. Определение биомассы грибов и бактерий проводили методом световой люминисцентной микроскопии с применением калькофлуора белого для оценки грибного мицелия, и акридинового оранжевого для бактерий (Практикум..., 2005).

2.8 Изотопный анализ мхов сообществ

Изотопный состав определяли с использованием масс-спектрометра Isoprime PreciSION (Великобритания) в сочетании с элементным анализатором Vario Isotope Select (Elementar, Германия). Изотопный состав углерода выражали в тысячных долях отклонения от международного стандарта. Образцы были проанализированы относительно референтного газа, калиброванного по стандартам МАГАТЭ (кофеин IAEA-600 и целлюлоза IAEA-CH3). Изотопный анализ собранного материала и калибровка результатов исследования были проведены в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

2.9 Измерение микроклиматических параметров

Микроклиматические параметры полостей и физико-химические параметры субстратов определяли по стандартным методикам (Аринушкина, 1970).

Глава 3. Биота входных зон и ламповой флоры пещер Черногории

3.1 Характеристика входных зон пещер

Результаты измерения температуры и влажности воздуха в пещерах приведены в таблице 1.

Таблица 1 – Микроклиматические параметры входных зон нативных пещер

	п	Температура воздуха $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$				Относительная влажность воздуха $\pm 1\%$			
		июль/январь				июль/январь			
		Ф	ГР	АФ	П	Ф	ГР	АФ	П
Ободска	20	20/8	16/14	12/14	35/5	48/69	80-84/99	99/99	46/68
Безымянная	16	18/12	14/11	12/11	32/7	56/60	80-82/98	86/99	54/58
Голубиная	20	22/5	18-20/12	нет	32/5	45/61	45-65/72-85	нет	45/60
Велюштица	16	18/5	14/14	14/14	34/4	65/68	72/99	96/99	58/62
Врбачка яма	12	14/6	14/14	12/12	35/5	67/69	70/99	99/99	56/60
Яма ЕР-1	10	16/6	13/12	12/12	32/5	42/57	65/99	99/99	45/61
Негоша	6	16/6	14/14	14/14	32/5	54/69	72-86/98-99	88/99	45/61

Обозначения: Ф – фотическая зона, ГР – граница с афотической, АФ – афотическая глубинная зона, П – поверхность.

Проведенные тесты сравнения средних при $P=0.95$ выявили, что значительно отличаются по микроклиматическим параметрам только фотические зоны пещер Ободски, Безымянной, Голубиной и Велюштицы в летний период, и Ободски и Безымянной в зимний, вариативность параметров указанных полостей связана с морфологией входных зон и расположением пещер.

В пещерах Черногории известняк и кальцит имеют плотную структуру, что обуславливает низкую влажность породы и минеральных отложений, которая составляла не более 5%. Глинистые отложения в разных пещерах имели различную структуру, могли включать от 2 до 80% дресвы известняка или известняковой крошки, отношение содержания влаги к максимальной влагоудерживающей способности грунта высокое, в июле (самом жарком месяце года) снижалось (таблица 2).

Таблица 2 – Влажность (% влаги от полной влагоемкости) глинистых грунтов входных зон нативных пещер

	Ободска	Негоша	Голубиная	Врбачка яма	Велюштица	Безымянная	Яма ЕР-1
июль	58-84	20-80	10-60	60-75	35-80	45-70	30-80
январь	100	100	96-100	100	89-100	100	100

При наименьшей освещенности развивались биопленки цианобактерий, пороговые значения распространения флоры представлены в таблице 3.

Таблица 3 – Пороговые значения освещенности для развития фототрофов фотических зон нативных пещер

	Ободска	Безымянная	Голубиная	Велюштица	Врбачка яма	Яма ЕР-1	Негоша
Расстояние от входа, м	18	10	14	12	8	5	5
Освещенность на границе распространения альгофлоры/ мхов, лк	0,03/24	0,08/5,4	0,8/36	0,06/6,3	0,03/60	0,09/9	0,07/16

Условия микроклимата, при которых развиваются сообщества обрастаний входных фотических зон нативных пещер более стабильны, чем за пределами пещер. В наземных условиях в сформированном растительном сообществе наблюдается стабилизация условий биотопа по сравнению с сообществами на ранней стадии сукцессии, что предопределяет преобладание узко-специализированных видов на начальном этапе зарастания (Parrish, Bazzaz, 1982; Brown, Southwood, 1983), это характерно и для пещер.

3.2 Биоразнообразие фототрофов фотических зон и ламповой флоры пещер

В пещере Липска обнаружено 27 видов фотосинтезирующих организмов, альгофлора входной зоны и ламповой флоры совпадали, что выявляет основной источник формирования сообществ ламповой флоры-иммиграцию видов из зоны входа. При наличии единственного входа и превалирующего воздушного пути заноса биоты обнаруживается высокое сходство между сообществами входной зоны и всеми участками ламповой флоры (Popkova et al., 2019). В пещерах, где реализуется транспорт зачатков фототрофов водными, воздушными, антропогенными и зоогенными путями, наблюдается дискретность видового состава ламповой флоры (Мазина, 2016).

В спектре жизненных форм цианобактерий и водорослей $Ch_4C_2CF_2PF_2B_2H_2P_1X_1hydr_1$ преобладала Ch-форма, включающая виды-первопоселенцы, способные длительно удерживать влагу (Алексашина, Штина, 1984). Представители более влаголюбивой C-формы, выделенной в рамках нее CF-формы, включающей азотфиксирующие цианобактерии, ксерофитной PF-формы и неустойчивых против высыхания B- и H- форм имели равную встречаемость.

Поскольку пещера оборудована искусственным освещением в 2015 году, сообщества ламповой флоры находятся на пионерной стадии сукцессии, что объясняет низкое число видов мхов. Высокое участие протонемы вокруг всех

электрических ламп предполагает увеличение видового разнообразия мхов в процессе сукцессии, что характерно для сообществ ламповой флоры в пещерах с более длительным сроком освещения (Мазина, 2016).

В необорудованных пещерах исследовали таксономическую структуру флоры сообществ обрастаний фототрофов фотических зон. Выявлено преобладание представителей отдела *Cyanobacteria* (рисунок 1). Ряд адаптаций цианобактерий определяют их приспособленность к пещерным условиям: фиксация атмосферного азота, выработка экзополимерных веществ, способствующих адгезии к субстрату, колониальные формы со слизистыми оболочками, особенности фотосинтетического аппарата и адаптации к низкому освещению (Gallon et al., 1991; Stal, 2000). В спектре жизненных форм $C_{40}P_{22}Ch_{20}B_{13}CF_{8}amph_6hydr_4X_4PF_3X_1M_1H_1$ преобладала теневыносливая и влаголюбивая С-форма, переносящая засуху за счет способности образовывать обильную слизь (рисунок 2).

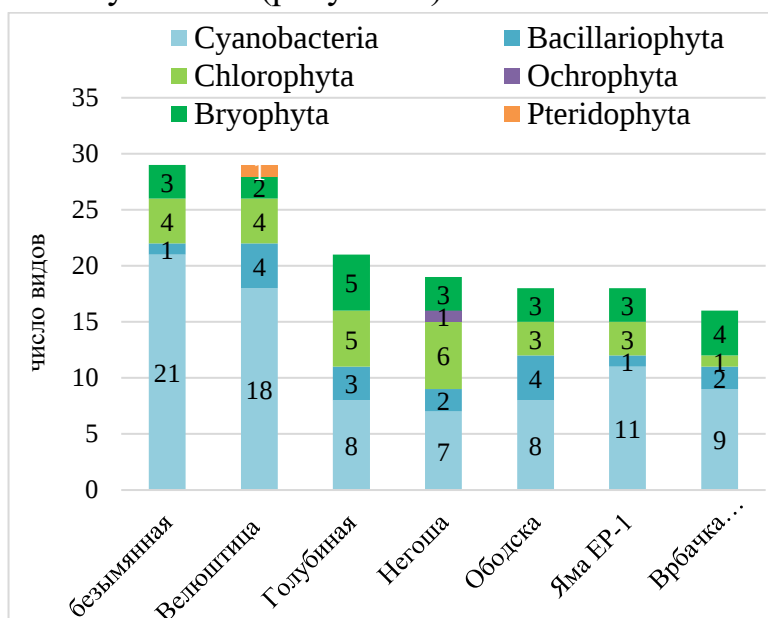


Рисунок 1 – Таксономическая структура фототрофов фотических зон нативных пещер на уровне отделов

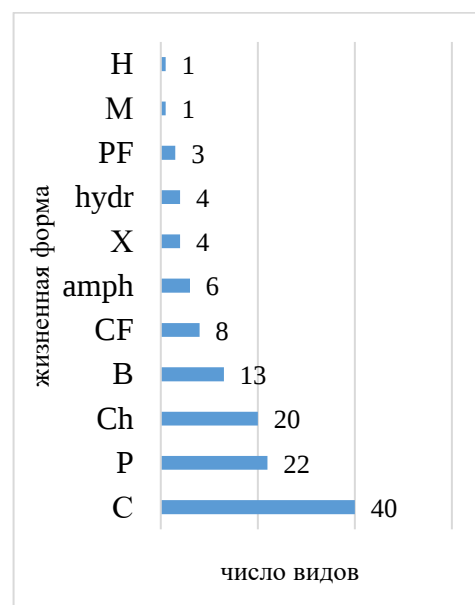


Рисунок 2 – Жизненные формы цианобактерий и водорослей фотических зон нативных пещер

Кальцитовые отложения, являющиеся основным субстратом для биопленок и чехлообразующих цианобактерий, не способны удерживать влагу в сухие периоды, что объясняет высокое содержание на них ксерофитных Р-форм.

Следующими по числу видов были представители отдела *Chlorophyta*. Низкая встречаемость в флоре представителей отдела *Bacillariophyta*, предпочитающих обильное увлажнение, а также отсутствие отдела *Pteridophyta* (за исключением пещеры Велюштица) указывает на недостаточность увлажнения.

Проведено сравнение видового состава цианобактерий и зеленых водорослей пещер Черногории с пещерами Европы и России при помощи индекса Жаккара. Продемонстрировано, что состав сообществ уникален в каждом регионе, сходство сообществ низкое, максимальное сходство отмечено в сообществах обрастаний карстовых пещер граничащей с Черногорией Сербии ($K_{JCR}=0,18$ для отдела *Cyanobacteria* и $K_{JCR}=0,2$ для отдела *Chlorophyta*).

3.1.2 Доминирующие виды фототрофов фотических зон и ламповой флоры пещер

Цианобактерия *Leptolyngbya tenuis* и зеленые водоросли *Stichococcus bacillaris* и *Chlorella vulgaris* доминировали в составе фототрофов входной зоны и в составе ламповой флоры пещеры Липска. Доминанты фототрофов входных зон нативных пещер представлены в таблице 4.

Таблица 4 – Доминирующие виды фототрофов входных зон пещер

Вид, жизненная форма	Относительное участие, %	Вид, жизненная форма	Относительное участие, %
Безымянная пещера		пещера Липска	
<i>Stigonema</i> sp. CF	7,1	<i>Leptolyngbya tenuis</i> P*	8,9
<i>Neochloris bilobata</i> Ch	5,7	<i>Chlorella vulgaris</i> Ch*	9,9
<i>Aphanocapsa muscicola</i> C*	5,7	<i>Stichococcus bacillaris</i> X*	8,9
<i>Leptolyngbya voronichiniana</i> P	5,7	<i>Tortella tortuosa</i>	14,4
<i>Conardia compacta</i>	55,5	<i>Entodon schleicheri</i>	17,4
пещера Негоша		пещера Ободска	
<i>Chroococcus minor</i> C	7,1	<i>Gloeotheca palea</i> C	9,6
<i>Gloeocapsa punctata</i> C*	7,1	<i>Gloeocapsa compacta</i> C*	9,6
<i>Sphaerocystis Schroeteri</i> hydr.	7,1	<i>Nostoc commune</i> CF*	9,6
<i>Bracteacoccus minor</i> Ch	11,9	<i>Chlorella vulgaris</i> Ch*	12,9
<i>Chlorella vulgaris</i> Ch*	11,9	<i>Sciuro-hypnum plumosum</i>	40,0
<i>Plagiothecium cavifolium</i>	26,6	<i>Thamnobryum alopecurum</i>	40,0
пещера Врбачка Яма		пещера Яма EP-1	
<i>Gloeocapsa compacta</i> C*	10,7	<i>Gloeocapsa punctata</i> C*	10,0
<i>Leptolyngbya foveolarum</i> P*	10,7	<i>Leptolyngbya foveolarum</i> P*	10,0
<i>Campylidium calcareum</i>	26,6	<i>Stichococcus bacillaris</i> X*	10,0
<i>Homalothecium philippeanum</i>	26,6	<i>Cynodontium tenellum</i>	40,0
<i>Entodon schleicheri</i>	26,6	<i>Entodon schleicheri</i>	40,0
пещера Велюштица		пещера Голубиная	
<i>Scytonema julianum</i> PF	6,2	<i>Limnococcus limneticus</i> X	7,3
<i>Chlorella vulgaris</i> Ch*	5,0	<i>Gloeocapsa compacta</i> C*	7,3
<i>Sciuro-hypnum starkei</i>	50,0	<i>Chlorella vulgaris</i> Ch*	12,2
<i>Homalia trichomanoides</i>	50,0	<i>Eucladium verticillatum</i>	29,4

*виды цианобактерий и водорослей, имеющие наибольшую встречаемость в сообществах пещер Европы и России согласно Uher, Kováčik, 2002; Pouličková, Hašler, 2007; Mulec, Kosi, 2008; Lamprinou et al., 2014; Абдуллин, 2015; Popović et al., 2015; 2017; 2019.

Относительное участие зеленых водорослей в составе ламповой флоры выше, что говорит о достаточной влажности воздуха, обеспечивающей оптимальные условия для развития флоры не только на глинистых субстратах (Poročić et al., 2017), но и на субстратах с низкой влагоудерживающей способностью. Доминанты нативных пещер являются космополитами, имеющими высокую встречаемость в пещерах Европы и России.

3.1.3 Анализ сходства видового состава и структуры фототрофов фотических зон пещер

Максимальное сходство видового состава и структуры фототрофов обнаружено у пещер с одинаковой морфологией входных зон - пещер с крупными гротообразными входами Голубиной и Ободски ($K_{JCR}=0,55$ и $K_{SCH}=0,23$ для альгофлоры; $K_{JCR}=0,4$ и $K_{SCH}=0,23$ для всех фототрофов), несмотря на их удаленность друг от друга, и пещер - колодцев Врбачки ямы и Ямы ЕР-1 ($K_{JCR}=0,58$ и $K_{SCH}=0,22$ для альгофлоры; $K_{JCR}=0,48$ и $K_{SCH}=0,24$ для всех фототрофов).

3.2 Биоразнообразие микромицетов входных зон и ламповой флоры пещер Черногории

3.2.1 Видовой состав микромицетов входных зон и ламповой флоры пещер

В пещере Липска выделено 19 видов микромицетов (8 во входной зоне, 19 в составе ламповой флоры); в нативных пещерах - 72 вида (таблица 5).

Таблица 5 – Число видов микромицетов в различных кластерах фотических и афотических зон

Пещера	Фотическая зона				Афотическая зона		
	на фототрофах	в воздухе	на субстратах	Всего	в воздухе	на субстратах	Всего
Безымьянная	4	3	3	7	12	13	22
Ободска	6	3	6	8	14	19	25
Голубиная	12	7	8	15	11	17	21
Велюштица	15	5	4	17	9	16	23
Негоша	5	2	3	8	10	8	15
Врбачка яма	4	3	4	7	9	11	18
Яма ЕР-1	5	3	5	9	10	9	17

Наибольшее число видов отмечено на субстратах афотических зон пещер. Субстрат без фототрофов в фотической зоне освещен и может высыхать в условиях переменной влажности, что делает его менее пригодным местообитанием для микромицетов. Число видов микромицетов в сообществах фототрофов выше, чем в остальных биотопах фотической зоны, что можно объяснить преимущественным выживанием пропагул микромицетов в куртинах мхов.

3.2.2 Доминирующие виды микромицетов входных зон и ламповой флоры пещер

Доминанты входной зоны и ламповой флоры пещеры Липска, а также большинство доминантов нативных пещер являются видами-космополитами, типичными для подземных местообитаний (Vanderwolf et al., 2013). Различия в доминантах и видовом составе входной зоны и ламповой флоры могут быть объяснены повышенной влажностью внутри пещеры, благоприятной для роста большинства видов микромицетов (таблица 6).

Таблица 6 – Виды-доминанты микромицетов фотической и афотической зон

	Входная зона	Ламповая флора
Липска	<i>Penicillium simplicissimum</i> *, <i>Fusarium solani</i> *	<i>Penicillium chrysogenum</i> *, <i>Penicillium purpurascens</i> , <i>Trichoderma</i> sp.
	Фотическая зона	Афотическая зона
Безымянная	<i>Rhizopus stolonifer</i>	<i>Cladosporium oxysporum</i> , <i>Penicillium chrysogenum</i> *, <i>Penicillium restrictum</i>
Велюштица	<i>Mucor circinelloides</i> f. <i>circinelloides</i> , <i>Mucor racemosus</i> f. <i>racemosus</i> , <i>Rhizopus stolonifer</i> *	<i>Acrodontium salmoneum</i>
	<i>Cladosporium oxysporum</i>	
Яма ЕР-1	<i>Rhizopus stolonifer</i> *	<i>Aureobasidium pullulans</i> , <i>Penicillium purpurogenum</i>
Врбачка яма	<i>Rhizopus stolonifer</i> *	<i>Aureobasidium pullulans</i> , <i>Paecilomyces variotii</i>
Негоша	<i>Trichoderma polysporum</i> , <i>Ulocladium chartarum</i>	<i>Mucor hiemalis</i> , <i>Aureobasidium pullulans</i> , <i>Cladosporium herbarum</i> *
Голубиная	<i>Mucor circinelloides</i> f. <i>circinelloides</i> , <i>Aspergillus ustus</i>	<i>Mucor racemosus</i> f. <i>racemosus</i> , <i>Aureobasidium pullulans</i> , <i>Cladosporium cladosporioides</i> *, <i>Penicillium chrysogenum</i>
	<i>Cladosporium oxysporum</i>	
Ободска	<i>Rhizopus stolonifer</i> *	<i>Mucor racemosus</i> f. <i>racemosus</i> , <i>Acrodontium salmoneum</i> , <i>Aureobasidium pullulans</i> , <i>Neocosmospora solani</i> , <i>Penicillium chrysogenum</i> , <i>Penicillium purpurogenum</i>
	<i>Cladosporium oxysporum</i>	

*виды микромицетов, имеющие наибольшую встречаемость в микобиоте пещер различных регионов мира согласно Vanderwolf et al., 2013.

Доминирующие виды различались в фотической и афотической зонах, исключение составил вид *Cladosporium oxysporum*, который присутствовал во всех биотопах фотических и афотических зон пещер; представители рода *Cladosporium* имеют высокую встречаемость в пещерах различных регионах мира (Vanderwolf et al., 2013).

3.2.3 Анализ сходства видового состава микромицетов фотических и афотических зон, выявление путей миграции

Оценено сходство видового состава микромицетов различных биотопов фотических и афотических зон нативных пещер (таблица 7).

Таблица 7 – Сходство видового состава микромицетов различных биотопов

			Ф	воздух								субстраты											
			фотическая зона															афотическая					
			Г	Б	В	Г	Н	ВЯ	Я	О	Б	В	Г	Н	ВЯ	Я	О	О	Г	Я	ВЯ		
Ф	воздух	фотическая зона	Г				+																
субстраты			Б						+	+	+		+										
			В					+	+	+	+		+										
			Г	+							+												
			Н			+			+	+													
			В		+	+		+		+	+		+		+	+							
			Я		+	+		+	+		+		+		+	+							
			О		+	+	+		+	+		+	+					+					
	Б							+		+						+							
	В		+	+			+	+	+	+						+							
	Г															+							
	Н						+	+						+									
	В						+	+					+		+								
	Я													+									
	О								+	+	+	+											
	О																	+					
	Г															+							
	Я																		+				
	ВЯ																	+					
0,4 ≤ K _{JCR} < 0,5					0,5 ≤ K _{JCR} < 0,6								K _{JCR} ≥ 0,6										

“+” - видовой состав сходен. Пещеры: Г - Голубиная, Б - Безымянная, В - Велюшница, Н - Негоша, О - Ободска, ВЯ - Врбачка яма, Я - Яма ЕР-1

Видовой состав микромицетов аэротопа фотических зон отличался максимальным сходством, на субстратах фотических зон отмечено высокое сходство; на фототрофах фотических зон и в воздухе афотических зон видовой состав уникален в каждой пещере. На субстратах афотических зон сходство наблюдалось только в пещерах со сходной морфологией, что подтверждает наличие заноса видов с поверхности (Мазина и др., 2018). Среди характерных для пещер видов, отмеченных на субстратах фотической зоны, выделены *Cladosporium oxysporum*, *Penicillium chrysogenum* и *Aureobasidium pullulans*.

Глава 4. Особенности сообществ фотических зон пещер

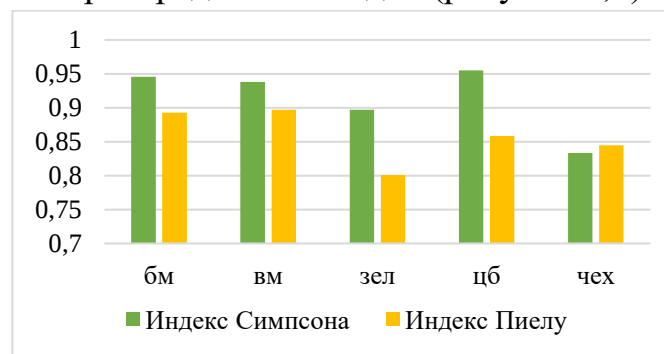
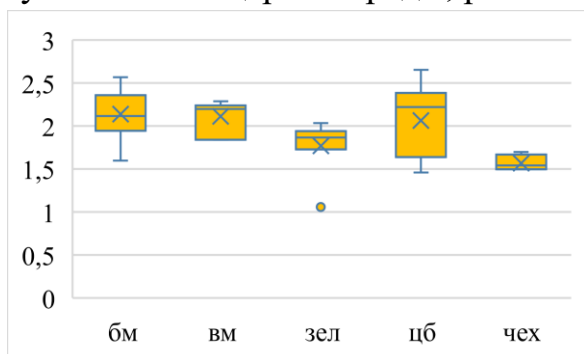
4.1 Характеристика сообществ фотических зон пещер

Фотические зоны пещер неоднородны по рельефу и освещенности, имеют выраженные градиенты температуры, освещенности и влажности, что приводит к мозаичной структуре сообществ. Выделены пять характерных сообществ на известняке (И), кальците (К), маломощных глинистых отложениях на известняке или кальците (ГИ, ГК), мощных глинистых отложениях (Г) (таблица 8).

Таблица 8 – Характеристика сообществ в пещерах

Доминирующие фототрофы, субстраты	Виды-доминанты	Пещеры
Верхоплодные мхи (ВМ) Г, ГИ	<i>Eucladium verticillatum</i> , <i>Plagiopus oederianus</i>	Голубиная
	<i>Ditrichum flexicaue</i> , <i>Didymodon glaucus</i> , <i>Distichium capillaceum</i>	Негоша
	<i>Cynodontium tenellum</i>	Безымянная; Яма ЕР-1
	<i>Ditrichum flexicaue</i>	Негоша
	<i>Fissidens taxifolius</i>	Ободска
	<i>Tortella tortuosa</i>	Врбачка яма
	<i>Amblystegium serpens</i>	Безымянная
Боклоплодные мхи (БМ) Г, ГИ	<i>Campylidium calcareum</i>	Врбачка яма; Голубиная
	<i>Conardia compacta</i>	Безымянная
	<i>Entodon schleicheri</i>	Врбачка яма; Яма ЕР-1
	<i>Homalia trichomanoides</i>	Велюштица
	<i>Plagiothecium cavifolium</i>	Негоша
	<i>Plagiothecium</i> sp.	Яма ЕР-1
	<i>Pseudoleskeellaceae</i> sp.	Ободска
	<i>Sciurohypnum latifolium</i>	Голубиная
	<i>Sciurohypnum starkei</i>	Велюштица
Зеленые водоросли (зел) И, ГК, ГИ	<i>Bracteacoccus minor</i>	Негоша
	<i>Chlorella vulgaris</i>	искл. Врбачка яма, Яма ЕР-1
	<i>Parietochloris bilobata</i>	Безымянная
	<i>Stichococcus bacillaris</i>	Врбачка яма; Яма ЕР-1
Биопленки с доминированием цианобактерий (цб) ГИ, И, ГК, К	<i>Chroococcus minor</i> , <i>Gloeocapsa punctata</i>	Негоша
	<i>Gloeocapsa compacta</i> , <i>Jaaginema subtilissimum</i>	Ободска
	<i>Leptolyngbya tenuis</i>	Велюштица
	<i>Leptolyngbya foveolarum</i>	Яма ЕР-1, Безымянная
	<i>Leptolyngbya voronichiniana</i> ; <i>Aphanocapsa muscicola</i>	Безымянная
	<i>Microcystis pulvereae</i>	Негоша
	<i>Nostoc microscopicum</i>	Ободска
	<i>Spirulina</i> sp.	Голубиная
Чехлообразующие цианобактерии (чех) К, И, КГ	<i>Calothrix gypsophila</i>	Велюштица
	<i>Scytonema julianum</i>	Безымянная; Велюштица
	<i>Stigonema</i> sp.	Безымянная

Оценка разнообразия выявила, что оно максимально ($H=2,65$) в сообществах с доминированием цианобактерий, образующих биопленки, которые создают оптимальные условия для микроорганизмов с низкой конкурентной способностью. Индексы Симпсона и Пиелу принимают высокие значения во всех сообществах, что указывает на высокое видовое разнообразие, устойчивость видовой структуры к условиям пещерной среды, равномерность распределения видов (рисунок 3,4).

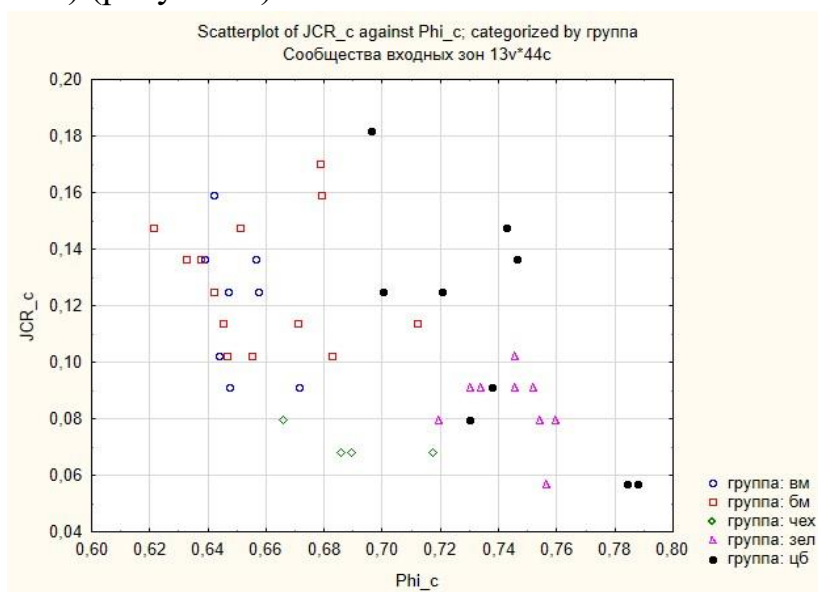


Сокращения названий типов сообществ даны согласно таблице 8.

Рисунок 3 — Значения индекса Шеннона-Уивера в сообществах

Рисунок 4 — Значения индексов Симпсона и Пиелу в сообществах

Учитывая сходство условий, в которых развиваются сообщества, и низкую вероятность нарушений природного и антропогенного характера, можно предположить длительное стабильное существование сообществ и позднюю стадию сукцессии. На основании рассчитанных для сообществ фотических зон пещер коэффициента Жаккара и индекса фи-квадрат были построены диаграммы, иллюстрирующие сходство проб с характерной комбинацией видов (Василевич, 1969) (рисунок 5).



Сообщества с доминированием:
 вл - верхоплодных мхов;
 бм - бокоплодных мхов;
 чех - чехлообразующих цианобактерий;
 зел - зеленых водорослей;
 цб- биопленок цианобактерий

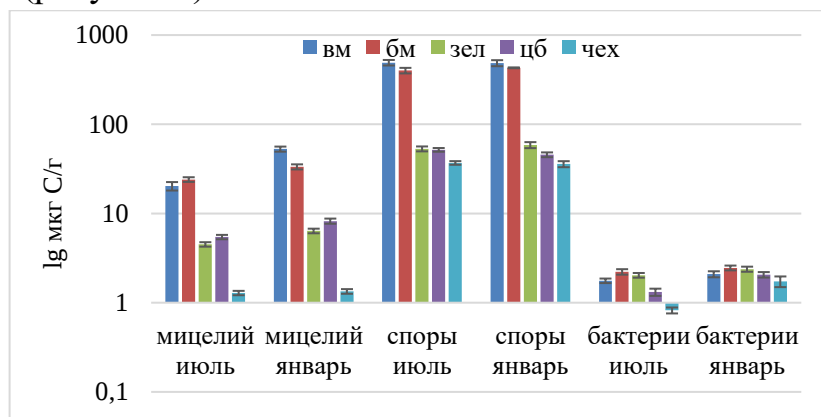
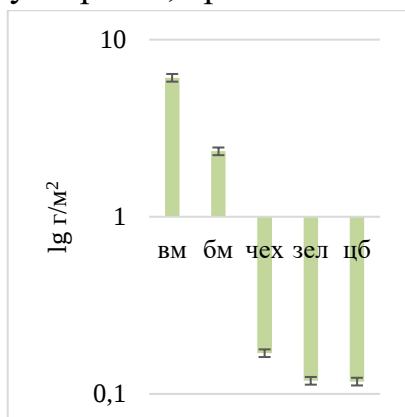
Порог сходства для $K_{JCR} \geq 0,4$,
 фи-квадрат от 0 до 0,6.

Рисунок 5 — Диаграмма рассеяния, построенная на основании расчета индексов Жаккара и фи-квадрат для сообществ фотических зон пещер.

В результате выявлено, что сообщества не сходны как по видовому составу, так и по структуре.

4.2 Экофизиологические особенности сообществ фотических зон пещер

Наибольшую биомассу в сообществах имели мхи (рисунок 6), биомасса микромицетов и бактерий была максимальна в сообществах с доминированием мхов в летний и зимний сезоны, доминировали споры (рисунок 7). Мицелий и споры достигали максимальной биомассы на глинистых субстратах различной мощности в оба сезона, биомасса бактерий значительно возрастала на глинистых субстратах в зимний период, что объясняется поступлением органического вещества (рисунок 8). Интенсивность дыхания гетеротрофов была максимальной на мощных глинистых отложениях в оба сезона, зимой дыхание возрастало на всех субстратах, кроме известняка (рисунок 9).

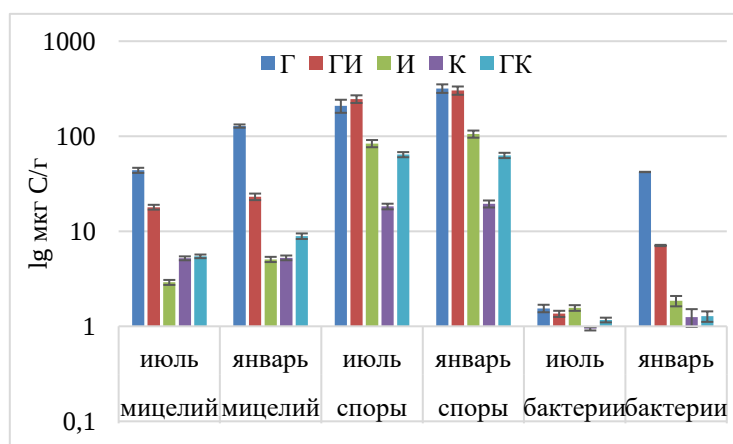


Сокращения названий типов сообществ даны согласно таблице 8.

Рисунок 6 – Биомасса

Рисунок 7 – Биомасса гетеротрофов в сообществах

фототрофов в сообществах



Сокращения названий типов субстратов даны согласно таблице 8.

Рисунок 8 – Биомасса гетеротрофов на субстратах

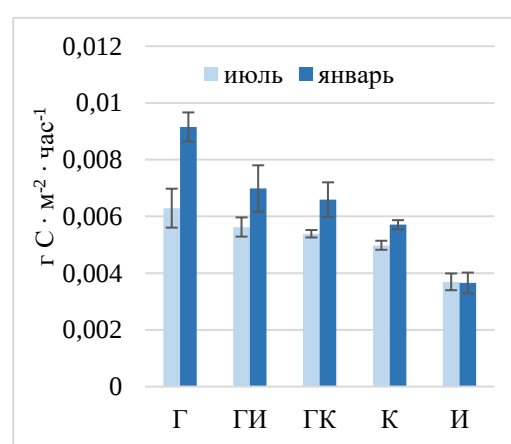


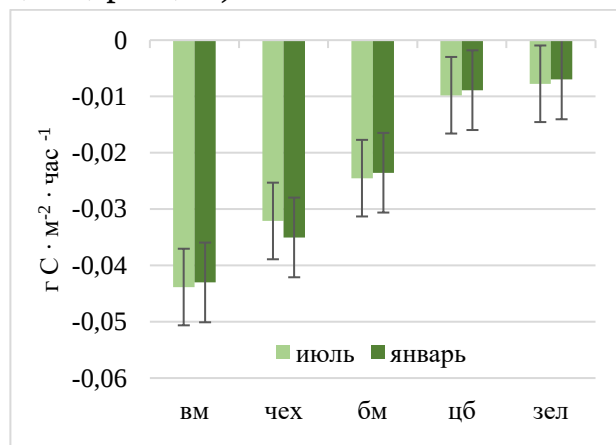
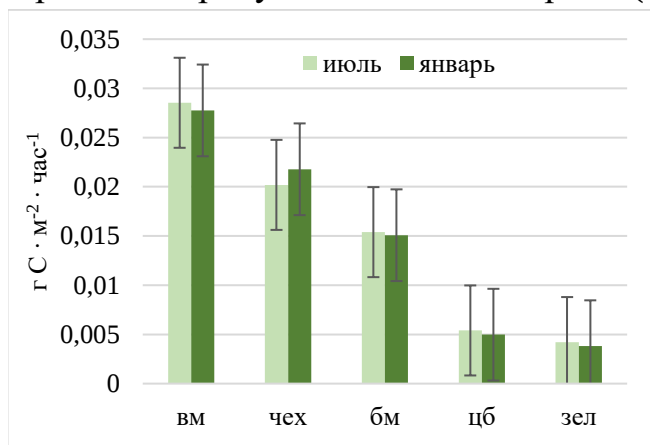
Рисунок 9 – Гетеротрофная составляющая дыхания на субстратах

Наблюдается тенденция к снижению биомассы мицелия на плотных субстратах, которая может быть обусловлена рядом причин: от конкуренции за пространство с фототрофными видами и действия света на микромицеты, до выраженного фунгицидного действия водорослей и цианобактерий (Абдуллин и др., 2014). Эти факторы могут быть менее выражены в рыхлых глинистых отложениях, где снижается аллелопатическое действие и микромицеты имеют возможность защититься от света.

Выявлена положительная корреляция между интенсивностью дыхания гетеротрофов и биомассой мицелия микромицетов в летний ($r=0,366$, $p<0,05$) и зимний период ($r=0,611$, $p<0,05$). Значимой корреляции между интенсивностью валового дыхания и биомассой бактерий в оба сезона не выявлено.

Максимальное дыхание фототрофов отмечено в сообществах с доминированием верхоплодных мхов и чехлообразующих цианобактерий, минимальное - в сообществах зеленых водорослей, сезонных изменений в интенсивности дыхания не выявлено (рисунок 10). Значимых корреляций влажности и температуры воздуха с дыханием фототрофов не обнаружено.

Валовая первичная продукция максимальна в сообществах с доминированием верхоплодных мохообразных (рисунок 11). Значимых корреляций между относительной влажностью воздуха и величиной валовой первичной продукции не выявлено. Отмечена положительная корреляция между освещенностью на границе распространения сообществ и значениями валовой первичной продукции в летний период ($r=0,634$, $p < 0,05$).

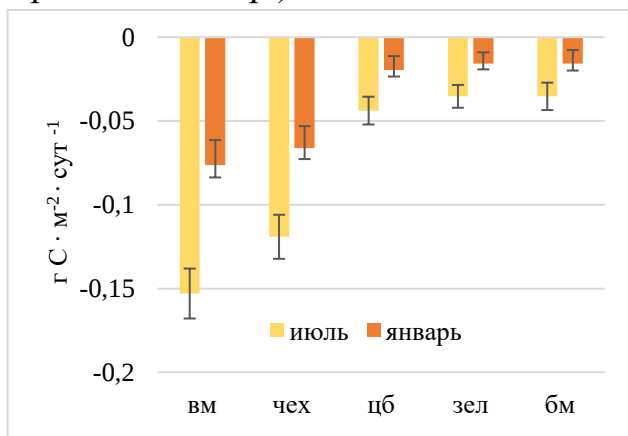


Сокращения названий типов сообществ даны согласно таблице 8.

Рисунок 10 – Автотрофная составляющая дыхания в сообществах **Рисунок 11** – Валовая первичная продукция фототрофов сообществ

Как в зимний, так и в летний периоды валовая первичная продукция фототрофов превышала валовое дыхание по абсолютной величине во всех исследованных сообществах, что соответствует стоку углерода из атмосферы, нетто - поток имел отрицательные значения (рисунок 12).

Изотопные соотношения в биомассе мхов фотических зон ($\delta^{13}\text{C}$ до $-32,7\text{‰}$) смещены в сторону легкого изотопа ^{12}C по сравнению с биомассой мхов на поверхности ($\delta^{13}\text{C}=-24\text{‰}$) (рисунок 13), что может свидетельствовать о более высокой активности микроорганизмов в грунтах пещер и накоплении ^{12}C в биомассе мхов за счет локального снижения воздухообмена вследствие особенностей ландшафта (глыбовые завалы, локальные понижения, натечные образования и пр.).



Сокращения названий типов сообществ даны согласно таблице 8.

Рисунок 12 – Нетто-поток углерода сообществ фототрофов

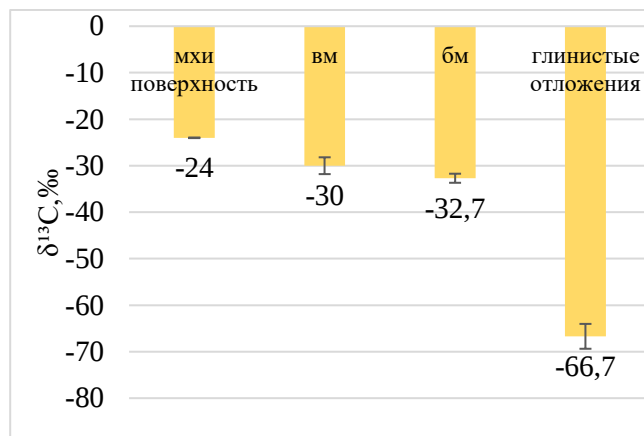


Рисунок 13 – Результаты изотопного анализа мхов и субстратов пещер

Заключение

Впервые выявлен видовой состав сообществ ламповой флоры и входной зоны экскурсионной пещеры Липска и ряда входных зон нативных пещер Черногории. В сходных условиях освещенности, влажности и температуры во входных зонах пещер развиваются сообщества обрастаний, имеющие уникальный видовой состав и видовую структуру. Этот феномен можно объяснить неоднородностью рельефа, особенностями субстратов, спецификой градиентов освещенности и влажности, определяющих дискретность растительного покрова, а также преобладающими потоками заноса зачатков фототрофов.

В видовом составе доминируют цианобактерии, обладающие наибольшими адаптациями к специфическим пещерным условиям, что согласуется с данными литературы (Selvi, Altuner, 2007; Czerwik-Marcinkowska, Mrozińska, 2009, 2011, 2013; Popović et al., 2015, 2019). Доминирующие виды имеют широкое распространение в пещерах различных регионов (Pouličková, Hašler, 2007; Selvi, Altuner, 2007; Mulec et al., 2008; Czerwik-Marcinkowska, Mrozińska, 2009; Pentecost, Whitton, 2012; Popović et al., 2015, 2017, 2019; Nikolić et al., 2020).

Во входных зонах пещер Черногории отсутствуют покрытосеменные и типичные для пещер других регионов папоротники (Pentecost, Zhaohui, 2013; Monro et al., 2018; Popkova et al., 2019), что указывает на сухость этих местообитаний, в первую очередь в зоне повышенной освещенности. Папоротники в составе ламповой флоры появляются на поздних стадиях сукцессии, их отсутствие в составе ламповой флоры пещеры Липска подтверждает начальный этап зарастания (Mulec, Kosi, 2008), биоразнообразие ламповой флоры пещеры Липска ниже по сравнению со входной зоной, что согласуется с исследованиями других пещер (Asencio, Aboal, 2000; Uher, Kováčik, 2002; Mulec, Kosi, 2008).

В отличие от длительно наблюдаемых пещер, где время развития ламповой флоры составляет более 1,5 десятилетий, и показатели разнообразия и структуры видов в сообществах вокруг ламп и во входной зоне максимально близки (Popkova et al., 2019), в Липске ситуация обратная. Полидоминантность сообществ ламповой флоры и низкое доленое участие видов, в совокупности с их небольшой численностью на каждом из освещенных участков, характерны для начальных этапов развития обрастаний ламповой флоры (Мазина, 2012).

Сравнение видового состава доминирующих отделов *Cyanobacteria* и *Chlorophyta* обрастаний пещер Черногории с нативными и экскурсионными пещерами Европы и России (Uher, Kováčik, 2002; Pouličková, Hašler, 2007; Mulec, Kosi, 2008; Lamprinou et al., 2014; Popović et al., 2015; 2017; 2019; Абдуллин, 2015) с использованием индекса Жаккара продемонстрировало низкое сходство сообществ обрастаний, при этом доминирующие семейства среди цианобактерий (*Aphanotheceaceae*, *Chroococcaceae*, *Leptolyngbyaceae*, *Merismopediaceae*, *Microcystaceae*, *Nostocaceae*, *Oscillatoriaceae*) и зеленых водорослей (*Bracteacoccaceae*, *Chlorellaceae*, *Chlorococcaceae*, *Stichococcaceae*) совпадали.

Все микромицеты, выявленные в составе сообществ обрастаний входной зоны пещеры Липска были обнаружены в составе сообществ ламповой флоры. Общими для входной зоны и ламповой флоры были 42% видов, доминанты являются типичными для пещерной микобиоты (Vanderwolf et al., 2013).

Впервые исследован видовой состав микромицетов различных биотопов: в составе фототрофных сообществ фотической зоны, на субстратах и в воздухе фотической и афотической зон пещер, что позволило выявить устойчивые для подземных полостей виды. Установлено, что биоразнообразие афотической зоны выше, чем фотической, что противоречит исследованиям, продемонстрировавшим уменьшение биоразнообразия по мере удаления от входной зоны (Hsu, Agoramoorthy, 2001; Urzi et al., 2010, Kuzmina et al., 2012; Mulec et al., 2012). Возможно, это связано с особенностями применяемых методов для выделения микромицетов. В данном исследовании большая часть изолятов афотической зоны была получена при температуре пещеры на вытяжках из субстратов при

длительном времени культивирования, либо на среде Чапека-Докса с пониженной концентрацией сахарозы, тогда как в других исследованиях применяли стандартные среды и небольшую продолжительность культивирования. В афотической зоне наибольшее разнообразие отмечено на субстратах, тогда как в фотической зоне куртины мхов обеспечивают благоприятные условия для выживаемости видов, скорее всего, занесенных с поверхности.

Для входных фотических зон пещер выявлены сообщества с доминированием различных групп фототрофов. Минимальную биомассу имели биопленки цианобактерий. Основную биомассу гетеротрофов на субстратах и в сообществах составляли микромицеты, которые вносили основной вклад в темновое дыхание гетеротрофов.

Темновое дыхание и валовая первичная продукция фототрофов не продемонстрировали сезонных изменений, что свидетельствует о стабильности и сходстве условий в пещерах в зимний и летний сезоны. Значения валовой первичной продукции превышали валовое дыхание в июле и январе, т.е. сообщества функционировали как стоки углерода. Подобные исследования для сообществ входных зон пещер единичны и ограничиваются оценкой продукции биопленок путем измерения количества хлорофилла (Nikolić et al., 2020). Принимая во внимание снижение продуктивности при переувлажнении сообществ (Ogle, Reynolds, 2004, Cable et al. 2008) можно ожидать снижение величин валовой первичной продукции в зимний период.

По результатам работы можно рекомендовать проведение мониторинга за развитием ламповой флоры и динамикой видового состава микромицетов в пещере Липска с целью индикации антропогенно-спровоцированных изменений и устойчивости экосистемы. Дальнейшее развитие работы планируется в направлении исследования функциональных характеристик сообществ на основе анализа ферментов грунтов и выделяемых фототрофами метаболитов, сезонных изменений продуктивности сообществ и оценки зависимостей данных параметров от влажности в пещерах.

Мониторинг состояния сообществ входных зон карстовых пещер имеет исключительную ценность для сохранения биоразнообразия, поскольку входные зоны представляют собой единственные местообитания, предоставляющие необходимые условия для развития и сохранения уникальных сообществ в условиях сокращения количества осадков, наблюдаемого на территории Черногории (Burić, Doderović, 2019).

Выводы

1. Установлено сходство видового состава и структуры фототрофов нативных пещер, обладающих сходной морфологией входной зоны. Идентичность видового состава альгофлоры во входной зоне и ламповой флоре пещеры Липска позволяет считать иммиграцию цианобактерий и водорослей из сообществ входной зоны основным путем формирования видового состава ламповой флоры на начальном этапе ее развития.

2. Выделено пять типов сообществ в фотических зонах пещер с доминированием следующих фототрофов: бокоплодных мхов, верхоплодных мхов, зеленых водорослей, биопленок цианобактерий и цианобактерий с карбонатными чехлами. Выявлено влияние типа субстрата на состав фототрофных сообществ. Сообщества с доминированием мхов приурочены к глинистым субстратам разной мощности, в то время как маты чехлообразующих цианобактерий располагались на кальците, а биопленки цианобактерий и обрастания зеленых водорослей не имели предпочтений по субстрату.

3. Обнаружено высокое сходство видового состава микромицетов воздуха и субстратов фотических зон нативных пещер, в то время как в афотических зонах сходство видового состава отмечено только на субстратах пещер со сходной морфологией входной зоны.

4. Валовая первичная продукция сообществ снижалась в зависимости от доминирующей компоненты в ряду: верхоплодные мхи, чехлообразующие цианобактерии, бокоплодные мхи, биопленки цианобактерий, зеленые водоросли. Обнаружена корреляция величины валовой первичной продукции с освещенностью на границе распространения сообществ.

5. Выявлен преимущественный вклад микромицетов в гетеротрофное дыхание в пещерах, причем интенсивность дыхания повышалась в зимний период и зависела от типа грунта, будучи максимальной в обрастаниях, развивающихся на мощных глинистых отложениях и минимальной на кальците, в то время как на известняках сезонных изменений в дыхании гетеротрофов не обнаружено.

6. Значимых сезонных изменений в интенсивности дыхания фототрофов и величине валовой первичной продукции не обнаружено. Величины валовой первичной продукции превышали валовое дыхание во всех сообществах в июле и январе.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Научные статьи, опубликованные в журналах Scopus, WoS, RSCI, а также в изданиях, рекомендованных в диссертационном совете МГУ по специальности

1. Mazina S. E. Lampenflora of Lipska Cave, Montenegro / S. E. Mazina, **E. V. Kozlova** // Cave and Karst Science. – 2018. – V. 45. – No. 3. – P. 128-133. (CiteScore Scopus=0.8)
2. Biodiversity of phototrophs in illuminated zones of seven caves in Montenegro / **E. V. Kozlova**, S. E. Mazina, V. Pešić // Ecologica Montenegrina. – 2019. – V. 20. – P. 24-39. (CiteScore Scopus=1.3)
3. The micromycetes of fouling communities in the caves of Lovćen National Park, Montenegro / **E. V. Kozlova**, A. V. Popkova, S. E. Mazina, V. Pešić // Ecologica Montenegrina. – 2019. – V. 23. – P. 1-7. (CiteScore Scopus=1.3)
4. Carbon fluxes intensity from substrates and phototrophic consortiums of the photic zones in Montenegro caves / S. E. Mazina, **E. V. Kozlova**, S. M. Turchinskaya, E. K. Pichugina, A. K. Yuzbekov, V. Pešić // Ecologica Montenegrina. – 2020. – V. 34. – P. 20-33. (CiteScore Scopus=1.3)
5. **Kozlova E. V.** Biodiversity of Fungi in the photic and aphotic zones of Montenegro caves / E. V. Kozlova, S. E. Mazina // Aerobiologia. – 2020. – V. 36. – P. 589-604. (CiteScore Scopus=3.8)

Научные статьи, опубликованные в журналах, входящих в перечень изданий, рекомендованных ВАК при Минобрнауки России

6. **Козлова Е. В.** Мозаичность фитоценозов фотических зон на примере пещер Черногории / Е. В. Козлова, С. Е. Мазина // Проблемы региональной экологии. – 2020. – №1. – С. 27-33.