

СООБЩЕСТВА ФОТОТРОФОВ МЕЛОВЫХ КУЛЬТОВЫХ ПЕЩЕР СЕЛ КОСТОМАРОВО, ВЯЗНИКИ И ХУТОРА ДИВНОГОРЬЕ

С. Е. Мазина

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова

Поступила в редакцию 11.01.2017 г.

Аннотация. Исследованы сообщества фототрофных видов освещенных участков десяти меловых пещер Воронежской области. Выявлен видовой состав фототрофов пещер, определены доминирующие виды в пещерах. Проанализирован видовой состав и видовая структура сообществ в различных местообитаниях. На основании анализа сходства сообществ по индексам Жаккара и фи-квадрат выделены сходные типы сообществ. Проведено сравнение доминирующих видов, выявленных в сходных сообществах и в разных пещерах.

Ключевые слова: фототрофы, меловые пещеры, цианобактерии, водоросли, флора пещер.

Abstract. The investigated communities of phototrophic species highlights ten of the chalk caves Voronezh region. Identified the species composition of phototrophs caves, identified the dominant species in the caves. Analyzed the species composition and species structure of communities in different habitats. Based on the analysis of similarity of community indices Jaccard and Phi-square highlighted in similar types of communities. A comparison of dominant species identified in similar communities in the different caves.

Keywords: phototrophs, chalk caves, cyanobacteria, algae, flora caves.

Пещеры представляют собой экосистемы, где, вследствие отсутствия освещения формируется уникальная биота, характеризующаяся набором адаптаций, позволяющих выживать в темноте. Пещеры традиционно относят к экстремальным местообитаниям [1], при этом ряд характеристик подземного экотопа, напротив, более благоприятен для развития биоты, по сравнению с поверхностью. Некоторые виды частично или полностью приспособились к жизни в подземной и наземной среде – троглофилы, троглоксены и троглобионты.

Особенностями микроклимата пещер является постоянство температуры и влажности, причем это характерно как для естественных полостей, так и для искусственных подземных сооружений. Даже на привходовом участке микроклиматические параметры стабильнее по сравнению с поверхностью, зона входа может быть защищена от ветров и механического воздействия снежно-

ледовых масс. Развитие фототрофных видов в пещере, вследствие отсутствия освещения, лимитировано зонами проникновения солнечного света (входная зона, трещины и колодцы и пр.), либо световыми пятнами при искусственном освещении оборудованных пещер. Это создает условия для формирования особых сообществ, отличных от наземных [2, 3].

В составе фототрофов пещер незначительна доля высших растений, а преобладают цианобактерии и водоросли [3]. Недостаток освещения препятствует развитию покрытосемянных, лимитирует рост папоротников и мохообразных, которые кроме того не могут развиваться на плотных субстратах и отрицательных формах рельефа [4]. В условиях недостатка влаги в наземных сообществах, на скалах и обнажениях горных пород доминируют лишайники, тогда как в пещерах высокая влажность способствует росту водорослей и цианобактерий, причем в составе видов найдены зеленые водоросли, характерные для сообществ

первичных зарастаний на поверхности [2, 4]. В основном изучение фототрофов проводилось в известняковых и гипсовых пещерах. Большинство работ посвящено выявлению видового состава, но в последние годы начато рассмотрение сообществ фототрофов [5, 6]. Предложена классификация сообществ входных зон по методу Браун-Бланке, но при этом проведен анализ только цианобактерий и водорослей, что не дает возможности использовать эту классификацию для сообществ фототрофов в целом [7]. Кроме того, методические подходы, использованные в исследовании, направлены на выявление состава видов без определения их реальной значимости в естественном сообществе, обилие оценивалось при культивировании, причем в условиях, далеких от условий пещер. Таким образом, даже для цианобактерий и водорослей проведено не исследование реальных сообществ, а зачатков видов, имеющих в пещерах.

Целью данного исследования было выявление сообществ фототрофов в культовых меловых пещерах сел Костомарово и Вязники и хутора Дивногорье.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Проведено изучение сообществ фототрофов искусственных меловых пещер, расположенных в Лискинском районе Воронежской области. Исследованы две пещеры «Шатрище» и «Богородица», находящиеся у села Вязники. Пещеры хутора Дивногорье - Церковь Сицилийской иконы Божией Матери (Большие Дивы) и пещерный Храм Рождества Иоанна Предтечи (Малые Дивы). Пещеры 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; пещера №8 Покаянная. Все пещеры искусственного происхождения, вырублены в меловых отложениях, их входные залы освещаются дневным светом через окна и дверные проемы. Температура в пещерах положительная даже в зимний период и составляет 10-16°C. Подробные описания и схемы пещер даны в работе [8].

Исследование продолжалось в период с июня 2011 по апрель 2016 года в Дивногорье и с августа 2013 по август 2016 в Костомарово и Вязниках (сроки отбора проб – июнь 2011, август 2013, декабрь 2014, июль, ноябрь 2015, апрель 2016, август 2016). Всего за период исследования собрано

и проанализировано более 550 образцов фототрофных обрастаний.

Методики сбора и анализа видового состава сообществ описаны в статьях [2, 9]. Названия видов цианобактерий и водорослей приведены по базе данных *algaebase* [10], мхов по Игнатову, Игнатовой [11].

Пещеры различались по размерам, в небольших пещерах-кельях обрастания фототрофов имели вид сплошного покрытия, занимавшего практически все стены и свод пещер - это пещеры-кельи в Костомарово №4, 5 и 6. При исследовании видового состава этих обрастаний было установлено, что на разных участках они практически идентичны. Часто обрастания имели вид окружностей, которые постепенно сливались в процессе их роста. В пещерах №7, 8 и в пещере «Богородица» фототрофы располагались во входных зонах, в пещере №8 происходила интенсивная конденсация влаги на своде полости.

В крупных пещерах (Большие и Малые Дивы, Костомарово №3 и 7, «Шатрище»), имеющих несколько входов и окна, освещение варьировало на разных участках полости. Вследствие этого сообщества фототрофов не только располагались на значительном расстоянии друг от друга, но и различались по видовому составу. В Больших Дивах обнаружено три участка обрастаний: у входа, у окна и напротив окна. В Малых Дивах обнаружено пять участков обрастаний: у входа, на выходе из Крестного хода, в нишах на стенах, на стенах напротив входа в конце зала, на колоннах в глубине зала.

В пещере №3 пять участков обрастаний: у входа в храм Спаса Нерукотворного (основной вход); у входа в храм Веры, Надежды, Любви и матери их Софии; рядом с запасным выходом; в Приделе мучениц и в пещерной келье. В пещере «Шатрище» три участка – у двух входов (№2 и 3) и в келье.

Входные зоны в пещерах Малые Дивы, №7 и 8 и входные оголовки некоторых пещер-келей частично забетонированы, эти участки оштукатурены и местами окрашены. В пещере Малые Дивы часть колонн окрашена краской.

Проводили сравнение сходства сообществ обрастаний на разных участках пещер. Для этого составляли матрицы сходства видового состава и видовой структуры сообществ. Для оценки сходства видового состава использовали индекс Жаккара, вычисленный на основе встречаемости видов [12]. Для оценки видовой структуры применяли

коэффициент фи-квадрат, вычисленный на основе обилия видов [13]. В соответствии с подходом, предложенным для определения эталона сходства [14], считали сходными сообщества с индексом Жаккара от 0,4 до 1 и индексом фи-квадрат от 0,6 до 0. Методом кластер-анализа в полученных матрицах выделяли группы сходных сообществ.

Доминирующие виды в кластерах определяли на основании построения ранговых распределений по относительному обилию видов в кластере при условии 100% встречаемости в кластере [15]. Доминирующие виды в пещерах определяли на основании построения ранговых распределений по относительному обилию видов в пещере. К характерным (диагностическим) видам относили виды, имеющие 100% встречаемость в кластере. Статистическую обработку материалов проводили с использованием программ Excel, SPSS v10.0.5, Statistica 5.11.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В результате анализа видового состава выявлено 33 вида фототрофов, из них Bryophyta – 4 вида (12% от видового состава), Cyanobacteria – 11 видов (33%), Bacillariophyta – 3 вида (9%), Chlorophyta – 15 видов (45%) (табл. 1). Представителей Magnoliophyta и Polypodiophyta в составе фототрофов пещер не обнаружено. Среднее число видов в семействе: Bryophyta – 1, Cyanobacteria – 1.7, Bacillariophyta – 1, Chlorophyta – 1.3. Среднее число видов в роде составляло: Bryophyta – 1.3, Cyanobacteria – 1.4, Bacillariophyta – 1, Chlorophyta – 1.25.

Применение кластерного анализа позволило выявить в исследованных пещерах четыре кластера сообществ. Участки, на которых выявлены сообщества, вошедшие в каждый кластер:

1 кластер: Малые Дивы, выход из Крестного хода; Большие Дивы, у входа.

2 кластер: Большие Дивы, напротив окна; Малые Дивы, колонны в глубине зала; Малые Дивы, ниши на стене; Малые Дивы, напротив входа в конце зала; №3, запасной выход; «Шатрище», келья.

3 кластер: Большие Дивы, у окна кельи второго яруса; Малые Дивы, у входа; №3, вход в храм Спаса Нерукотворного; №3, запасной выход; №3, вход в храм Веры, Надежды, Любви и матери их Софии; №3, пещерная келья; №3, Придел мучениц; №4; №5; №6; №7, Серафима Саровского; №8, Покаянная; «Шатрище», вход 1 (№3 на схеме [8]); «Шатрище», вход 2 (№2 на схеме [8]); «Шатрище», келья; «Богородицы», вход 1; «Богородицы», вход 2.

4 кластер: №3, вход в храм Спаса Нерукотворного; №3, запасной выход; №3, пещерная келья; №4; №5; №6; №7, Серафима Саровского.

Таксономический состав видов, характерные, доминантные и субдоминантные виды в кластерах представлены в таблице 1.

Первый кластер составляли сообщества обрастаний мхов и водорослей, которые располагались во входной зоне пещер с наибольшим освещением и на горизонтальных поверхностях. Субстрат в зоне развития сообществ был с признаками формирования первичных почвоподобных тел. В первом кластере доминировал мох *Seligeria calcarea*, субдоминант *Plagiopus oederianus*, среди водорослей доминировала *Chlorella vulgaris*, субдоминант *Stichococcus minor* – это одноклеточные зеленые водоросли, типичные почвенный виды. В кластере выявлено шесть видов, имеющих 100% встречаемость, это самое высокое число характерных видов в кластерах, что может быть связано с тем, что в него вошли только 2 сообщества. Для уточнения характерных видов этого типа сообществ необходимо провести дополнительные исследования.

Во втором кластере объединены сообщества, представлявшие собой сине-зеленый налет на меловых породах, на участках со слабым освещением. Проективное покрытие таких налетов варьировало от 1 до 70%, местами сообщества были слабо различимы. Они могли располагаться на окрашенных участках пещер. В кластере доминировали цианобактерии вида *Anabaena minutissima* – это единственный характерный вид. По значению обилия доминировала и протонема мхов. Изменений субстрата в местах формирования сообществ не обнаружено.

Третий кластер составили сообщества обрастаний в виде зеленых пятен, часто округлых, в процессе роста отдельные округлости сливались, образуя единое пятно. В небольших кельях такие обрастания могли занимать до 80% поверхности свода пещеры, переходя на пол. Под обрастаниями данного типа на некоторых участках обнаружено потемнение субстрата, которое, скорее всего, связано с накоплением органического вещества. В кластере доминировал мох *S. calcarea*, который был единственным характерным видом. Субдоминантных видов не выявлено, в качестве субдоминанта определена протонема мхов. Этот кластер включал наибольшее число сообществ и был характерен для всех исследованных пещер.

В четвертый кластер вошли сообщества био-

пленок на меловой породе темно-зеленого (до бурого) цвета, которые при понижении влажности отслаивались от породы. Доминировали цианобактерии *Leptolyngbya foveolara*, субдоминант *L. tenuis*. В кластер вошло только три вида цианобактерий.

Проведено сравнение представленности видов в пещерах (табл. 3). Цианобактерии вида *L. foveolara* доминировали в пещерах №3, 4, 5, 6, субдоминантом в этих пещерах был мох *S. calcarea*, кроме пещеры №3, где на втором месте по значению относительного обилия располагалась протонема мхов, а далее следовали зеленые водоросли вида *C. vulgaris*. Мох *S. calcarea* доминировал в пещерах Большие Дивы, где второй по значению была протонема мхов, а далее следовали цианобактерии вида *L. boryana*, и в пещере «Шатрище», где такое же значение относительного обилия было и у *C. vulgaris*, а субдоминировали цианобактерии вида *L. foveolara*. Зеленые водоросли вида *C. vulgaris* доминировали в Малых Дивах, пещерах №8 и «Богородицы», причем в Малых Дивах второй по значению была протонема мхов, а третьей *L. boryana*, в пещере «Богородицы» субдоминировал мох *S. calcarea*. В пещере №8 выявлено несколько субдоминантов: цианобактерии *Chroococcus minutus*, *Jaaginema subtilissimum*, *L. foveolara*, и *A. minutissima*, что может быть обусловлено наличием в пещере только одного сообщества, вследствие небольшого размера пещеры.

Во всех кластерах 100% встречаемость и высокое обилие имела протонема мхов, которая по значению относительного обилия была третьей в пещерах №4 и «Богородицы», доминировала в пещере №8, субдоминировала в пещерах № 3, 6, 7, Малые Дивы, Большие Дивы и «Шатрище».

Интересно отметить тот факт, что виды, доминирующие в кластерах, не всегда совпадали с видами, доминирующими в пещерах. Например, в двух пещерах как доминант по значению относительного обилия отмечена *L. boryana*, но этот вид в кластерах не выявлялся даже как характерный, то есть вид может иметь высокое обилие в пещере, но его встречаемость в сообществах низкая, как и постоянство выявления в сообществах в разные сезоны и годы (в течение исследования данный вид обнаружен лишь однажды – в июне 2011 года).

Вид цианобактерий *A. minutissima* отмечен как субдоминант в пещере №8, но эта пещера не входила во второй кластер, где вид доминировал. *S.*

calcarea доминировала в первом и третьем кластере, но при этом она не доминировала в пещерах Малые Дивы и пещерах №3 и 8, сообщества из которых входили в эти кластеры. Несколько иная ситуация с видом *C. vulgaris*, который входил в группу доминантов в пяти пещерах и являлся характерным для трех кластеров, хотя помимо сообществ из пещер в которых вид доминировал, в эти кластеры входили и сообщества, в которых вид не доминировал. И наконец, нужно отметить вид *L. foveolara*, который входил в группу доминантов в шести пещерах и доминировал в кластере, образованном сообществами из пяти пещер. В единственной пещере №8, не вошедшей в кластер, *L. foveolara* доминировала в составе обрастаний, но характерных биопленок на своде пещеры, из которых образован кластер, не было обнаружено.

Наличие среди доминантов, как в пещерах, так и в кластерах, протонемы мхов может указывать на дальнейшее направление сукцессии сообществ обрастаний. Интересно отметить, что в доминирующую группу в кластерах, как правило, входят и мхи и водоросли или цианобактерии. Исключением являются биопленки, в которых доминируют цианобактерии, но в них присутствует протонема мхов. Наличие протонемы мхов в большинстве типов сообществ, причем часто на доминирующих позициях, характерно для сообществ ламповой флоры оборудованных пещер [4].

По результатам анализа доминирующих видов в пещерах и в кластерах, сгруппированных из сходных сообществ исследованных пещер, можно говорить о том, что не все виды, доминирующие в пещере, значимы для выявления сообществ. Многие из исследованных полостей имели сходные условия в местах развития разных типов сообществ. При этом единообразие местообитаний в сходных пещерах одного региона не оказалось достаточным условием для развития сходных сообществ. На основании этого можно говорить о том, что виды, доминирующие в определенных местообитаниях, также не могут быть приняты как диагностические для выявления сообществ пещеры. Необходимо выделять сообщества как внутри каждой пещеры так и в сходных местообитаниях.

В работе [7] предложен подход к выделению цианобактериально-водорослевых ценозов (ЦВЦ) в пещерах по методу Браун-Бланке. В результате авторы определили в Больших Дивах ЦВЦ класса *Mychonastetea*, порядка *Mychonastetalia homospaerae*, союза *Mychonastion homospaerae* и ассо-

циации *Mychonastetum homosphaerae*, (диагностический вид *Mychonastes homosphaera*), а в Малых Дивах ЦВЦ союза *Stichococco-Klebsormidion flaccidi*, ассоциации *Stichococcetum minor* (диагностический вид *Stichococcus minor*) из того же класса и порядка. При этом выделение провели на основании единичного исследования в июне 2011 года и для выявления видового состава были ис-

пользованы в основном методы культивирования водорослей, отобранных из разных местообитаний. Выделение синтаксонов проведено по методике Браун-Бланке, где для анализа используются данные по обилию и встречаемости видов, которые легли в основу и нашего исследования. Однако, по результатам данного исследования, диагностические виды ЦВЦ *Mychonastes homosphaera* и

Таблица 1.

Относительное обилие видов в кластерах

Вид	Относительное обилие			
	Кластер 1	Кластер 2	Кластер 3	Кластер 4
<i>Seligeria calcarea</i> (Hedw.) B. S. G.	Д 0.111	0.035	Д 0.161	-
<i>Seligeria donniana</i> (Sm.) Muell. Hal.	0.014	-	0.022	-
<i>Plagiopus oederianus</i> (Sw.) Crum et Anderson	0.069*	-	-	-
<i>Sciuro-hyphnum</i> sp.	0.042	-	-	-
Протонема мхов	0.083	Д 0.085	0.134	0.159
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Nägeli	0.014	0.049	0.047	-
<i>Microcystis pulverea</i> (H.C.Wood) Forti	-	0.085	0.032	-
<i>Gloeocapsa atrata</i> Kützing	-	0.014	0.020	-
<i>Aphanothece saxicola</i> Nägeli	-	-	0.005	-
<i>Gloeocapsa</i> sp.	-	0.077	0.015	-
<i>Jaaginema subtilissimum</i> (Kützing ex Forti) Anagnostidis & Komárek	0.014	0.028	0.020	0.101
<i>Leptolyngbya boryana</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	0.042	0.092	0.012	-
<i>Leptolyngbya foveolaria</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	0.014	0.035	0.050	Д 0.507
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	0.014	0.035	0.030	СД 0.159
<i>Anabaena minutissima</i> Lemmermann	0.014	Д 0.085	0.020	0.072
<i>Nostoc punctiforme</i> f. <i>populorum</i> (Geitler) Hollerbach	0.028	0.063	0.017	-
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow in Cleve & Grunow	0.028	-	0.007	-
<i>Humidophila contenta</i> (Grunow) Lowe, Kociolek, J.R.Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová	0.028	0.007	0.010	-
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing	0.028	0.014	-	-
<i>Chlamydomonas</i> sp.	0.028	0.007	0.017	-
<i>Chlorococcum minutum</i> R.C.Starr	0.042	0.063	0.060	-
<i>Chlorococcum infusionum</i> (Schränk) Meneghini	-	0.042	0.030	-
<i>Choricystis chodatii</i> (Jaag) Fott	0.028	0.007	0.005	-
<i>Chlorosarcina longispinosa</i> Chantanachat & H.C.Bold	0.042	0.021	0.005	-
<i>Mychonastes homosphaera</i> (Skuja) Kalina & Puncocová	0.042	0.021	0.045	-
<i>Bracteacoccus minor</i> (Chodat) Petrová	0.028	-	0.010	-
<i>Gloeocystis vesiculosa</i> Nägeli	-	-	0.005	-
<i>Sporotetras polydermatica</i> (Kützing) I.Kostikov, T.Darienko, A.Lukesová, & L.Hoffmann	0.056	0.014	0.017	-
<i>Muriella terrestris</i> J.B.Petersen	0.042	0.007	0.012	-
<i>Muriella magna</i> F.E.Fritsch & R.P.John	-	-	0.010	-
<i>Chlorella vulgaris</i> Beyerinck [Beijerinck]	СД 0.083	0.056	0.146	-
<i>Stichococcus minor</i> Nägeli	0.069	0.056	0.022	-
<i>Stichococcus bacillaris</i> Nägeli	-	-	0.007	-
<i>Desmococcus olivaceus</i> (Persoon ex Acharius) J.R.Laundon	-	-	0.005	-
Количество видов, встречающихся в кластере	24	23	30	3

Д- доминирующий вид, СД – субдоминант, * - характерный вид.

Stichococcus minor не являлись доминирующими ни в пещерах, ни в кластерах, они определены как характерные (имели 100% встречаемость в сообществах кластера) для первого кластера, но во втором и третьем кластере, куда также вошли сообщества из указанных пещер, они не выявлены как характерные. Значительные различия в выявлении диагностических видов заставляют критично относиться к выделению синтаксонов ЦВЦ в пещерных местообитаниях, если в их основе лежит анализ представленности видов местообитаний или пещер, а не сообществ и выявление видов происходит культуральными методами. Необходимо проводить исследование в течение нескольких сезонов, а не ограничиваться разовыми

исследованиями. Игнорирование видов сосудистых растений при анализе сообществ (ценозов) фототрофов снижает ценность данного подхода к исследованию сообществ пещер.

ВЫВОДЫ

В естественной среде обитания могут изменяться количественные показатели видов фототрофов и их состав как в пределах одной полости так и в сходных местообитаниях, что следует учитывать при выявлении сообществ и выборе методов исследования, особенно при работе с микроскопическими видами. Различие сообществ в сходных местообитаниях пещер, зависимость типа сообщества от освещения и наличие несколь-

Таблица 2.

Относительное обилие видов в пещерах

Относительное обилие	МД	БД	№3	№4	№5	№6	№7	№8	ША	БГ
<i>Seligeria calcarea</i>	0.066	0.146*	0.101	0.143	0.143	0.143	0.122	0.048	0.162	0.194
<i>Seligeria donniana</i>	0.007	0.022	0.019	0.029	0.029	0.029	0.024	-	-	-
<i>Plagiopus oederianus</i>	0.026	0.011	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sciurohypnum sp.</i>	0.020	-	-	-	-	-	-	-	-	-
протогема мхов	0.093	0.101	0.145	0.114	0.114	0.143	0.122	0.119	0.147	0.129
<i>Chroococcus minutus</i>	0.046	0.011	0.038	0.057	0.057	0.057	0.073	0.071	0.015	-
<i>Microcystis pulverea</i>	0.033	0.011	0.031	0.057	0.086	0.057	-	0.048	0.044	0.065
<i>Gloeocapsa atrata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0.103	0.097
<i>Aphanothece saxicola</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0.029	-
<i>Gloeocapsa sp.</i>	0.020	0.011	0.038	-	-	-	-	-	0.074	0.065
<i>Jaaginema subtilissimum</i>	0.026	-	0.025	0.057	0.057	0.114	-	0.071	0.015	-
<i>Leptolyngbya boryana</i>	0.079	0.101	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leptolyngbya foveolara</i>	0.007	-	0.151	0.171	0.200	0.171	0.146	0.071	0.118	-
<i>Leptolyngbya tenuis</i>	0.026	0.011	0.057	0.086	0.057	0.057	0.073	0.048	0.044	-
<i>Anabaena minutissima</i>	0.053	0.022	0.044	0.029	0.057	-	0.049	0.071	0.015	-
<i>Nostoc punctiforme f. populorum</i>	0.053	0.022	0.019	0.029	-	0.057	-	0.048	-	-
<i>Hantzschia amphioxys</i>	0.013	-	0.006	-	-	-	-	0.048	-	-
<i>Humidophila contenta</i>	0.020	-	0.013	-	-	-	-	0.048	-	-
<i>Tabellaria fenestrata</i>	0.026	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chlamydomonas sp.</i>	0.026	-	0.013	0.029	0.029	-	-	0.048	-	-
<i>Chlorococcum minutum</i>	0.046	0.101	0.050	0.029	0.057	0.057	0.049	0.048	-	0.097
<i>Chlorococcum infusionum</i>	0.060	-	0.031	-	-	-	0.073	0.024	-	-
<i>Choricystis chodatii</i>	-	0.045	0.006	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chlorosarcina longispinosa</i>	-	0.090	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mychonastes homosphaera</i>	0.040	0.079	0.025	-	-	-	-	-	0.074	0.065
<i>Bracteacoccus minor</i>	0.013	-	0.006	0.029	0.029	0.029	-	-	-	-
<i>Gloeocystis vesiculosa</i>	-	-	0.013	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sporotetras polydermatica</i>	0.033	0.034	0.031	-	-	-	-	-	-	-
<i>Muriella terrestris</i>	0.020	0.045	0.006	-	-	-	-	0.024	-	-
<i>Muriella magna</i>	-	-	0.013	-	-	-	0.049	-	-	-
<i>Chlorella vulgaris</i>	0.099	0.034	0.107	0.086	0.086	0.086	0.098	0.119	0.162	0.290
<i>Stichococcus minor</i>	0.046	0.101	-	0.057	-	-	0.049	0.048	-	-
<i>Stichococcus bacillaris</i>	-	-	-	-	-	-	0.073	-	-	-
<i>Desmococcus olivaceus</i>	-	-	0.013	-	-	-	-	-	-	-
Число видов	25	18	24	14	12	11	12	16	12	7

МД – Малые Дивы, БД – Большие Дивы, ША - «Шатрище», БГ - «Богородицы», * - доминанты и субдоминанты.

ких типов местообитаний в пещерах не позволяют проводить сравнительный анализ видового состава пещер в целом. Необходимо анализировать сообщества, применяя как методы прямой микроскопии, так и культивирования для определения видового состава и обилия видов. При выявлении сходства сообществ и диагностических видов необходимо использовать показатели их встречаемости и обилия в сообществах.

В исследованных пещерах выявлено четыре типа сообществ. Первый тип развивался на горизонтальных поверхностях с признаками гумификации меловой породы, в доминирующую группу входили мхи и одноклеточные зеленые водоросли. Два типа сообществ имели доминирующими цианобактерии – в одном случае это были слабо освещенные участки пещер, в другом случае характерного вида биопленки на своде пещер. Самый распространенный тип сообществ был обнаружен во всех исследованных пещерах где доминировал типичный кальцефил мох *Seligeria calcarea*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Lavoie K. Sight Unseen: Microbes in Caves. / K. Lavoie, D. Northup, P. Boston // NSS News (March). — 2000. — P. 68-69.
2. Мазина С.Е. Динамика изменения видового состава сообществ ламповой флоры Воронцовской пещеры / С.Е. Мазина, А.К. Юзбеков // Экологические системы и приборы. — 2015. — № 11. — С. 29-37.
3. Hoffman L. Algae of Terrestrial Habitats / L. Hoffman // The Botanical Review. — 1989. — Vol. 55, №2. — P. 77-105.
4. Мазина С.Е. Фотосинтезирующие виды пещеры Новоафонская, развивающиеся в условиях искусственного освещения / С.Е. Мазина, А.А. Концеева, А.К. Юзбеков // Естественные и технические науки. — 2015. — Т. 88, №10. — С. 162-171.
5. Мазина С.Е. Сообщества ламповой флоры Воронцовской пещеры / С.Е. Мазина // Успехи современной науки. — 2016. — Т. 3, №5. — С. 128-138.
6. Roldán M. Exploring the secrets of the three-dimensional architecture of phototrophic biofilms in caves. / M. Roldán, M. Hernández-Marín // International Journal of Speleology. — 2009. — Vol. 38, №1. — P. 41-53.
7. Абдуллин Ш.Р. Синтаксономия цианобактериально-водорослевых ценозов пещер России и некоторых сопредельных государств / Ш.Р. Абдуллин, Б.М. Миркин // Растительность России. — 2015. — №27. — С. 3-23.
8. Степкин В.В. Пещерные памятники Среднедонского региона. Искусственные пещеры Среднего Дона, Сборник статей / Степкин В.В. — Москва, 2004. — Вып. 4. — С. 41-137.
9. Мазина С.Е. Фототрофы меловых культовых пещер Дивногорья и Костомарово / С.Е. Мазина, А.В. Попкова, Ш.Р. Абдуллин // Успехи современной науки и образования. — 2016. — Т.1, № 8. — С. 151-157.
10. AlgaeBase is a database of information on algae that includes terrestrial, marine and freshwater organisms. [электронный ресурс] Дата обновления 6.12.2016. — URL: <http://www.algaebase.org> (дата обращения 6.12.2016)
11. Игнатов М.С. Флора мхов средней части Европейской России: в 2 т. / М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова. — М.:КМК. 2003. — Т. 1. С. 1-608. — 2004. — Т. 2. С. 609-960.
12. Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике / В.М. Шмидт. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. — 176 с.
13. Бююль А. SPSS: искусство обработки информации. Анализ статистических данных и восстановление скрытых закономерностей / А. Бююль, П. Цефель. — СПб.: ДиаСофт, 2005. — 608 с.
14. Максимов В.Н. Эталон сходства: использование при сравнении состава и структуры сообществ / В.Н. Максимов, Н.А. Кузнецова. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. — 89 с.
15. Максимов В.Н. О ранговых распределениях в экологии сообществ с точки зрения статистики / В.Н. Максимов // Изв. РАН. Сер. биол. — 2004. — № 3. — С. 352-361.

Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова

Мазина С. Е., старший научный сотрудник
лаборатории гетерогенных процессов
Тел.: 8 915 461 9446
E-mail: conophytum@mail.ru

Lomonosov Moscow State University

Mazina S. E., Ph.D, Senior research fellow
laboratory of heterogeneous processes
Ph.: 8 915 461 9446
E-mail: conophytum@mail.ru