

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/341323806>

MOSAIC PHYTOCENOSIS OF PHOTIC ZONES: A STUDY OF THE MONTENEGRO CAVES

Article · May 2020

DOI: 10.24411/1728-323X-2020-11027

CITATIONS

0

READS

21

2 authors:



[Ekaterina Kozlova](#)

Peoples' Friendship University of Russia

7 PUBLICATIONS 7 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



[Svetlana Mazina](#)

Peoples' Friendship University of Russia

27 PUBLICATIONS 38 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Biodegradation mechanisms of the wastewater organic components in wetlands of Ecuador. [View project](#)

МОЗАИЧНОСТЬ ФИТОЦЕНОЗОВ ФОТИЧЕСКИХ ЗОН НА ПРИМЕРЕ ПЕЩЕР ЧЕРНОГОРИИ

Е. В. Козлова, аспирант, ФГАОУ ВО
«Российский университет дружбы народов»,
ekaterina.vi.ko@gmail.com, Москва, Россия,
С. Е. Мазина, кандидат биологических наук,
доцент,
ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы
народов», Московский государственный
университет имени М. В. Ломоносова,
conophytum@mail.ru, Москва, Россия

В статье проанализирована структура мозаичных фитоценозов фотических зон семи пещер Черногории. Определены характерные микрогруппировки на различных субстратах, выделены виды-доминанты и субдоминанты микрогруппировок. Проведено сравнение сходства видового состава микрогруппировок с использованием индекса Жаккара и видовой структуры при помощи коэффициента фи-квадрат, проведена иерархическая классификация микрогруппировок по методу ближайшего соседа с использованием Евклидова расстояния. В результате исследования в пещерах Черногории выделены шесть характерных микрогруппировок с доминированием бокоплодных мхов, верхоплодных мхов, зеленых водорослей, цианобактерий, биопленок цианобактерий и цианобактерий с карбонатными чехлами. Несмотря на вариативность видов-доминантов и субдоминантов в микрогруппировках, экологические формы были одинаковыми во многих пещерах. В ряде пещер доминанты в микрогруппировках совпадали. В структуре растительного покрова фотических зон пещер макроскопические группировки с доминированием мохообразных имели четкие границы, в то время как микрогруппировки с доминированием зеленых водорослей часто располагались между макроскопическими группировками, обеспечивая континуальность фототрофов. Выявленные закономерности позволяют предположить, что структура растительного покрова фотических зон пещер Черногории представлена непрерывной сетью различных взаимодействующих консорциев — консорционным континуумом.

The purpose of this paper was to analyze the structure of mosaic phytocenoses of the photic zones of the seven caves of Montenegro. The characteristic microgroups on various substrates were determined, dominant and subdominant species were identified. Biodiversity studies were conducted using Jacquard indices and phi-squared, the hierarchical classification of microgroups was built using nearest neighbors algorithm and Euclidean distance metric. As a result of the study, six characteristic microgroups were identified in the caves of Montenegro with the dominance of acrocarpous mosses, pleurocarpous mosses, green algae, cyanobacteria, cyanobacterial biofilms and cyanobacteria with carbonate covers. Despite the variability of dominant and subdominant species of microgroups, ecological forms were the same in many caves. In a number of caves, dominant species in microgroups coincided. In the structure of the vegetative cover of the photic zones of caves, macroscopic groups with dominance of bryophytes had well-defined boundaries, while microgroups with the dominance of green algae were often located between macrogroups, ensuring the continuity of phototrophs. The revealed regularities suggest that the structure of the vegetation cover of the photic zones of caves is represented by a continuous network of various interacting consortiums — the continuum of the consortium.

Ключевые слова: фитоценоз, экотоны, экотопы, консорции, карстовые пещеры.

Keywords: phytocenosis, ecotones, ecotopes, consortia, karst caves.

Введение. Исследования структурно-функциональной организации экосистем невозможны без выделения элементарных биоценозов, реализующихся в определенных экотопах [5, 8].

Особый интерес представляет структурно-функциональная организация экотонов как пограничных сред между двумя экосистемами. Типичными экотонами являются входные зоны карстовых пещер, имеющие различные градиенты среды, из которых наиболее выражены освещенность, влажность и температура. При этом граница зоны входной зоны большинством исследователей определяется по границе освещенности и/или стабилизации температуры [14, 18]. В зависимости от морфологии входа эта граница может быть более или менее выраженной. Входные участки пещер более подвержены влиянию внешних условий по сравнению с климатически стабильными глубинными, но при этом они более стабильны по сравнению с поверхностью зонами [11, 15].

Растительность экотонных зон часто рассматривают как континуум, не являющуюся исключением и входы пещер. Однако на освещенных участках входных зон растительный покров мозаичен, что связано в первую очередь с особенностями рельефа: наличием уступов различного наклона на сводах пещер, глыб и щебенки на полу. По мере удаления от входа снижается освещенность и повышается влажность воздуха и субстратов, стабилизируется температура, на слабо освещенных участках происходит выпадение видов: представители папоротникообразных и мохообразных отсутствуют, начинает преобладать альгофлора, появляются доминанты-цианобактерии [3]. Во входной зоне при реализующихся градиентах условий, осложненных особенностями рельефа и свойствами субстратов, появляется мозаичность или дискретность распределения фототрофов. Таким образом, реализуется горизонтальное расчленение фитоценозов в фотической зоне, неоднократно описанное на примере различных фитоценозов, причем в условиях пещер возможно предположить существование различных типов мозаичности согласно переработанной Работновым (1984) типизации: эпизодической, экотопической, фитогенной, клоновой и зоогенной [7]. Для пещер Черногории, учитывая, что пещеры посещаются крайне редко, можно пренебречь антропоической

мозаичностью, а доля зоогенной мозаичности нуждается в дополнительном исследовании.

В литературе при обсуждении фототрофов пещер либо приводятся списки видов всей освещенной зоны [19], либо обсуждаются отдельные группы видов [13, 17]. Известны работы, в которых были предприняты попытки выделить наиболее распространенные типы сообществ [20] и дифференцировать видовое разнообразие в соответствии с явно выраженными типами экотопов [16].

Целью данной работы было выявить микрогруппировки мозаичных фитоценозов фотических зон и сравнить их в различных пещерах Черногории.

Модели и методы. Моделями данного исследования послужили семь пещер Черногории: безымянная (42°17'32.46" N, 18°52'26.03" E, высота н. у. м. 153 м), Голубиная (42°25'18.65" N, 18°47'58.22" E, высота н. у. м. 962 м), Велюшица (42°25'58.32" N, 18°48'13.62" E, высота н. у. м. 1062 м), Негоша (42°25'58.84" N, 18°49' 53.72" E, высота н. у. м. 873 м), Врбачка Яма (42°25'58.98" N, 18°48'38" E, высота н. у. м. 903 м), Яма ЕР-1 (42°25'56" N, 18°49'55.02" E, высота н. у. м. 878 м), Ободска (42°21'07.61" N, 19°00'18.75" E, высота н. у. м. 106 м). Исследование входных зон пещер проводили в 2017—2019 годах. Отбор образцов фототрофных сообществ осуществляли в июле 2017 года и в декабре 2019 года.

Учитывая мозаичность исследуемого биоценоза, стояла задача как можно более полно отобрать имеющиеся группировки видов, ориентируясь на доминирующие виды и их микрогруппировки — в первую очередь мохообразные и визуально заметные обрастания цианобактерий и водорослей. Кроме того, необходимо было проанализировать состав фототрофов между этими микрогруппами, даже в том случае, если визуально на субстратах фототрофы не выявлялись.

Для этого на всех участках с однородными микрогруппами фототрофов и на различных участках субстратов в освещенной зоне входа пещер были отобраны образцы сообществ и грунтов. Образцы собирали в стерильные флаконы. Из всех куртин мохообразных были отобраны мхи вместе с субстратом. Биопленки водорослей и цианобактерий соскабливали в пробирку ее краем либо стерильным одноразовым пластиковым инструментом. Отбирали субстраты (глинистые отложения, известняк и дресва известняка, кальцит) между микрогруппировками и на всех элементах пещерного ландшафта, на своде и на полу пещер, на полках и на отрицательных формах рельефа. Описание процессов выделения, культивирования и определения фототрофов приведено в статье [12].

Обилие макроскопических видов фототрофов оценивали по 5-балльной шкале Браун-Бланке [10] в соответствии с площадью поверхности, занятой видом на площади группировки. Для макроскопических видов определяли балл обилия, просматривая образец под микроскопом и определяя встречаемость вида на единицу площади.

Доминантные виды были выделены согласно данным по встречаемости и относительному обилию видов в сообществах, понимая в качестве доминантов виды, имеющие наибольшую величину количественных показателей представленности [4].

Проведено сравнение сходства видового состава с использованием индекса Жаккара, вычисленного на основе встречаемости видов [9]. Для оценки видовой структуры применяли коэффициент фи-квадрат, вычисленный на основе обилия видов [1]. Кластерный анализ произведен по методу ближайшего соседа с использованием Евклидова расстояния. Статистическая обработка материалов проводилась в программах IBM SPSS Statistics 20, Statistica 12.

Результаты и обсуждение. Видовой состав и таксономическая структура фототрофов исследованных пещер приведены в статье [12]. Во входных зонах исследуемых пещер выделены шесть характерных микрогруппировок с доминированием бокоплодных мхов, верхоплодных мхов, зеленых водорослей, цианобактерий, биопленок цианобактерий и цианобактерий с карбонатными чехлами, при этом виды-доминанты варьировали, а микрогруппировки могли располагаться на различных субстратах (табл. 1). Идентифицированы 5 субстратов: известняк, кальцит, маломощные (до 5 мм) глинистые отложения на известняке и на кальците, мощные глинистые отложения (от 5 мм до нескольких десятков сантиметров).

Совпадения доминантов в различных пещерах были отмечены во всех выделенных микрогруппировках: с доминированием верхоплодных мхов в пещерах Голубиная и Негоша (*Amphidium mougeotti*) и безымянная и Яма ЕР-1 (*Cynodontium tenellum*); с доминированием бокоплодных мхов в пещерах Врбачка яма и Голубиная (*Campylidium calcareum*) и Врбачка яма и Яма ЕР-1 (*Entodon schleicheri*); с доминированием зеленых водорослей в пещерах Голубиная, Негоша, Ободска, безымянная и Велюшица (*Chlorella vulgaris*) и пещерах Врбачка яма и Яма ЕР-1 (*Stichococcus bacillaris*); с доминированием биопленок цианобактерий в пещерах безымянная, Врбачка яма и Яма ЕР-1 (*Leptolyngbya foveolarum*) и с доминированием чехлообразующих цианобактерий в пещерах безымянная и Велюшица (*Scytonema julianum*).

Субдоминанты были выделены в пяти микрогруппировках: *Humidophila contenta* в случае с

доминированием бокоплодных мхов *Conardia compacta* на известняке в безымянной пещере; *Stichococcus bacillaris* в микрогруппировке с доминированием зеленых водорослей *Chlorella vulgaris* на известняке и маломощных глинистых отложениях на известняке в пещерах безымянная и Велюштица; *Gloeocapsa punctata* в микрогруппировке с доминированием биопленок цианобактерий *Leptolyngbya foveolarum* на известняке в пещере Яма ЕР-1; *Nostoc microscopium* в микрогруппировке с доминированием биопленок цианобактерий *Gloeocapsa compacta* и *Jaaginema subtilissimum* на известняке и маломощных глинистых отло-

жениях на известняке пещеры Ободска; *Synechococcus elongatus* в микрогруппировках с доминированием биопленок цианобактерий на известняке и кальците пещеры безымянная.

Три выделенных субдоминанта при этом являются детерминантами в других пещерах: *Stichococcus bacillaris* во Врбачке яме и Яме ЕР-1, *Gloeocapsa punctata* в пещере Негоша, *Nostoc microscopium* в Ободской пещере.

Кластерный анализ сходства видового состава и структуры микрогруппировок был проведен отдельно для альгофлоры (рис. 1, 2) и для мохообразных (рис. 3—4).

Таблица 1

Характеристика микрогруппировок, выделенных в пещерах Черногории

	Микрогруппировка		Пещера	Субстрат
	Доминант	Субдоминант		
Верхоплодные мхи	<i>Amphidium lapponicum</i> <i>Amphidium mougeotti</i> <i>Cynodontium tenellum</i> <i>Ditrichum flexicaue</i> <i>Fissidens taxifolius</i> <i>Plagiopus oederianus</i> <i>Tortella tortuosa</i>	—	Голубиная Голубиная; Негоша безымянная; Яма ЕР-1 Негоша Ободска Голубиная Врбачка яма	И, ГИ Г, ГИ; И, ГИ И, ГИ; И, ГИ И, ГИ ГИ, Г Г, ГИ И, ГИ
Бокоплодные мхи	<i>Amblystegium serpens</i> <i>Campylidium calcareum</i> <i>Conardia compacta</i> <i>Entodon schleicheri</i> <i>Homalia trichomanoides</i> <i>Homalothecium philippeanum</i> <i>Plagiothecium cavifolium</i> <i>Plagiothecium sp.</i> <i>Pseudoleskeella sp.</i> <i>Sciurohypnum latifolium</i> <i>Sciurohypnum plumosum</i> <i>Sciurohypnum starkei</i>	— <i>Humidophila contenta</i> —	безымянная Врбачка яма; Голубиная безымянная Врбачка яма; Яма ЕР-1 Велюштица Врбачка яма Негоша Яма ЕР-1 Ободска Голубиная Ободска Велюштица	И Г, ГИ; И, ГИ И И, ГИ; И, ГИ ГИ, И, К И, ГИ И, ГИ И, ГИ ГИ, Г ГИ, Г ГИ
Зеленые водоросли	<i>Bracteacoccus minor</i> <i>Chlorella vulgaris</i> <i>Parietochloris bilobata</i> <i>Stichococcus bacillaris</i>	— — <i>Stichococcus bacillaris</i> — —	Негоша Голубиная; Негоша; Ободска безымянная; Велюштица безымянная Врбачка яма; Яма ЕР-1	И, ГИ, К И, ГИ, К; И; ГИ И, ГИ; И И, ГИ И, ГИ; И, ГИ
Цианобактерии	<i>Chroococcus minor</i> , <i>Gloeocapsa punctata</i>	—	Негоша	И
Биопленки цианобактерий	<i>Gloeocapsa compacta</i> , <i>Jaaginema subtilissimum</i> <i>Leptolyngbya tenuis</i> <i>Leptolyngbya foveolarum</i> <i>Leptolyngbya foveolarum</i> ; <i>Leptolyngbya voronichiniana</i> ; <i>Aphanocapsa muscicola</i> <i>Microcystis pulvereae</i> <i>Nostoc microscopium</i> <i>Spirulina sp.</i>	<i>Nostoc microscopium</i> — — <i>Gloeocapsa punctata</i> <i>Synechococcus elongatus</i> — — —	Ободска Велюштица Врбачка яма Яма ЕР-1 безымянная Негоша Ободска Голубиная	И, ГИ И, К, ГИ И, ГИ, ГК И, ГИ И, К И, К И, ГИ И
Чехлообразующие цианобактерии	<i>Calothrix gypsophila</i> <i>Scytonema julianum</i> <i>Stigonema sp.</i>	—	Велюштица безымянная; Велюштица безымянная	К, И К, И; К, И К, И

Обозначения: известняк (И), кальцит (К), маломощные (до 5 мм) глинистые отложения на известняке (ГИ) и на кальците (ГК), мощные (от 5 мм до нескольких десятков сантиметров) глинистые отложения (Г).

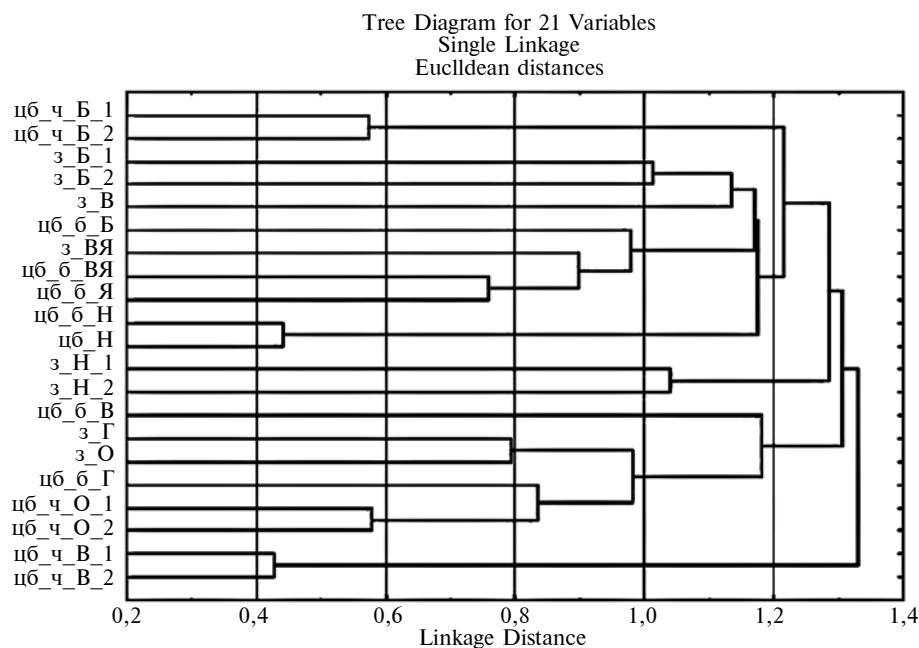


Рис. 1. Дендрограмма сходства видового состава альгофлоры микрогруппировок, рассчитанного при помощи индекса Жаккара

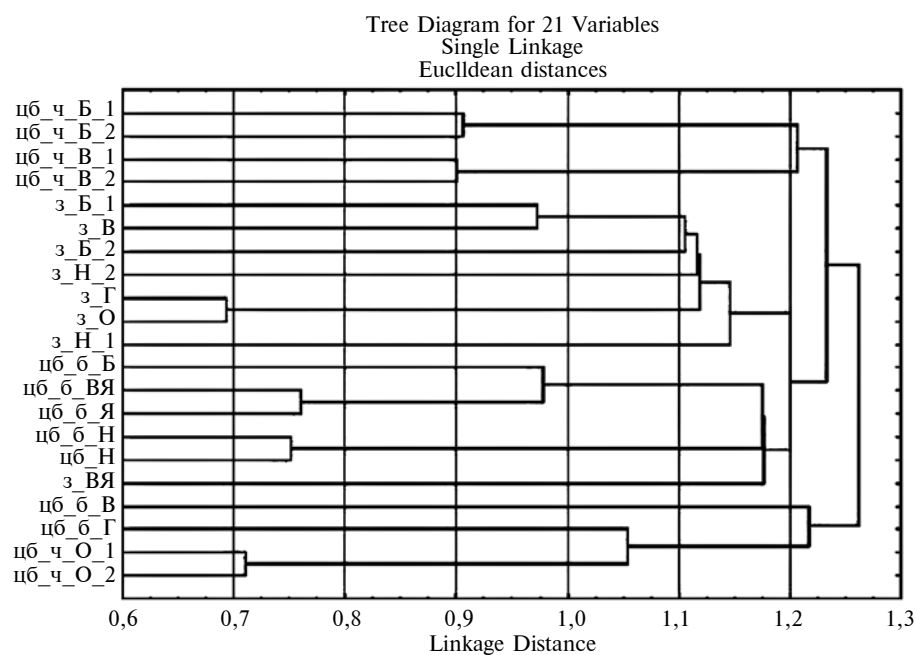


Рис. 2. Дендрограмма сходства видовой структуры альгофлоры микрогруппировок, рассчитанного при помощи коэффициента фи-квадрат

Видовой состав альгофлоры микрогруппировок продемонстрировал большее сходство, чем видовая структура. Наиболее сходными были микрогруппировки одного типа в рамках одной пещеры. При этом в случае цианобактериальных микрогруппировок проявлялось большее сходство, чем при доминировании зеленых водорослей. Наиболее сходными по видовому составу были микрогруппировки с доминированием чехлообразующих цианобактерий на известняке и каль-

ците пещеры Велюштица, что может быть связано с характерным свойством чехлообразующих форм образовывать своеобразные плотные обрастания на субстрате, которые можно отнести к типу «щеток» [2]. Нужно отметить, что микрогруппировки с доминированием чехлообразующих видов развивались при более низкой освещенности и высокой влажности, чем мохообразные, и предпочитали в качестве субстрата кальцит и известняк, эти обрастания были макроскопичес-

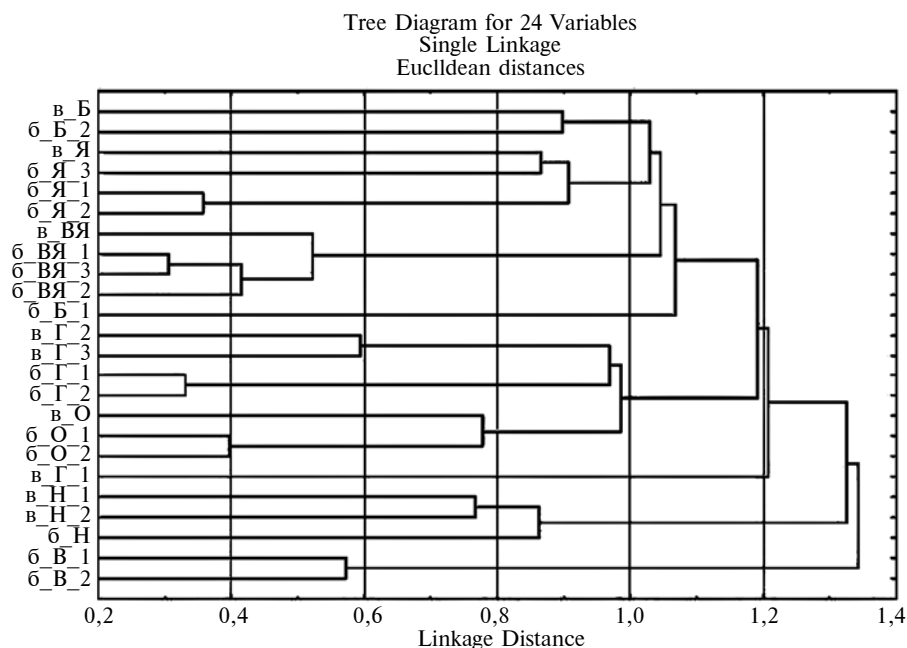


Рис. 3. Дендрограмма сходства видового состава мохообразных микрогруппировок, рассчитанного при помощи индекса Жаккара

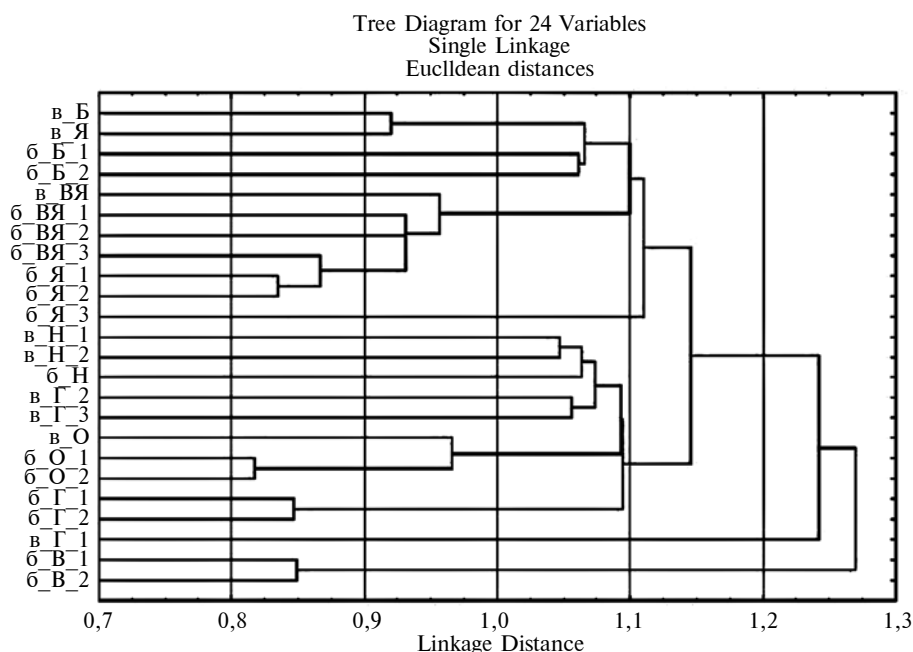


Рис. 4. Дендрограмма сходства видовой структуры мохообразных микрогруппировок, рассчитанного при помощи коэффициента фи-квадрат

кими. В данном случае можно предположить экотопный и клоновый характер микрогруппировок этого типа и расценивать чехлообразующие виды как виды эдификаторы [7]. Следующими по сходству видового состава были микрогруппировки пещеры Негоша с доминированием колониальных одноклеточных цианобактерий и биопленки цианобактерий на известняке и кальците.

Наибольшее сходство видовой структуры отмечено у микрогруппировок зеленых водорослей

в пещерах Ободска и Голубиная. Микрогруппировки с доминированием зеленых водорослей имели больший диапазон освещенности и влажности и часто занимали промежуточное положение, например располагались между куртинами мохообразных, они не имели явных предпочтений по субстрату. На втором месте по сходству видовой структуры были микрогруппировки биопленок цианобактерий на известняке и маломощных глинистых отложениях на известняке в пещере Ободска.

Сходство видового состава и структуры продемонстрировали микрогруппировки с доминированием бокоплодных мхов, что связано со структурными особенностями этих видов, выступающих в качестве эдификаторов, то есть данные микрогруппировки можно охарактеризовать как клоновые и фитогенные. Наибольшее сходство как видового состава отмечено в микрогруппировках пещер Врбачки Ямы, Голубиной и Ямы ЕР-1 и. Возможно, это сходство связано со вкладом иммиграции в формирование видового состава и структур обрастаний: в случае пещер-колодцев Врбачки яма и Ямы ЕР-1 основополагающим стало морфологическое строение полости, позволяющее видам с поверхности легче проникать внутрь пещеры, пещера Ободска имеет наибольший, по сравнению с другими пещерами, вертикальный вход в виде грота, а в случае пещеры Голубиной иммиграции видов способствовало большое количество голубей, проживающих в пещере, соответственно эти микрогруппировки можно отнести к экотопическим. Наибольшее сходство видовой структуры отмечено в микрогруппировках с доминированием бокоплодных мхов пещер Ободски, Голубиной, Ямы ЕР-1 и Велюштицы, занимающей самую большую высоту над уровнем моря и имеющей два входа, обуславливающих ее интенсивную вентиляцию.

Вариативность доминантов в микрогруппировках разных пещер, расположенных поблизости, и даже в пределах одной пещеры заставляет предполагать эпизодический характер мозаичности. Несмотря на варьирование видов, экологические формы сходны в однотипных микрогруппировках и выражена их приуроченность к определенным эдафотопам.

Фотическая зона пещер, несмотря на сложность ландшафта и дискретность экотопов, име-

ет характерные для экотонной зоны градиенты влажности, света и температуры, в которых реализуется мозаичность представленного фитоценоза. Обнаружены как макроскопические, так и микроскопические микрогруппировки, при этом макроскопические группировки имеют четкие границы, тогда как микроскопические группировки, преимущественно с доминированием зеленых водорослей, часто располагаются в промежутках между макроскопическими группировками и обеспечивают континуальность фитоценоза. Можно предположить, что в данном случае растительный покров представлен непрерывной сетью различных взаимодействующих консорций — консорсионным континуумом [6]. Однако обоснование наличия консорций требует проведения дополнительного исследования гетеротрофной компоненты.

Заключение. В сообществах входных зон пещер Черногории выделены типичные микрогруппировки: с доминированием бокоплодных и верхоплодных мохообразных, зеленых водорослей и цианобактерий (в том числе цианобактериальных биопленок и чехлообразующих цианобактерий). Состав и структура видов в микрогруппировках уникальны в каждой пещере, доминанты и субдоминанты представлены видами-космополитами. По видовому составу микрогруппировок выявлено большее сходство, чем по структуре. Среди альгофлоры наибольшее сходство видового состава и структуры наблюдается в микрогруппировках с доминированием цианобактерий, среди мохообразных — с доминированием бокоплодных мхов. Наибольшим сходством отличались микрогруппировки в пределах одной пещеры, а также пещер, сходных по морфологическому строению входной зоны.

Библиографический список

1. Бююль А., Цефель П. SPSS: искусство обработки информации. Анализ статистических данных и восстановление скрытых закономерностей. — СПб.: ДиаСофтЮП, 2005. — 608 с.
2. Заварзин Г. А. Лекции по природоведческой микробиологии. — М.: Наука, 2003. — 348 с.
3. Мазина С. Е., Попкова А. В. Сообщества освещенной зоны подземных келий скального монастыря «Успение Божьей Матери» заповедника Старый Архей // Юг России: экология, развитие, 2017. — Т. 12. — № 4. — С. 138—146.
4. Макфедьен Э. Экология животных. — М.: Мир, 1965. — 375 с.
5. Матафонов Д. В., Куклин А. П., Матафонов П. В. Консорции в водных экосистемах Забайкалья // Известия РАН. Серия биологическая, 2005. — № 4. — С. 1—7.
6. Негроров В. В., Хмелев К. Ф. Консорсионный анализ семейства кувшинковых *Nimphaeaceae* Salisb. бассейна Среднего Дона. — В.: Изд-во ВГТУ, 1999. — 184 с.
7. Работнов Т. А. Луговедение: Учебник для студентов ун-тов, обучающихся по специальности «Биология». 2-е изд. — М.: Изд-во МГУ, 1984. — 320 с.
8. Розенберг Г. С., Рянский Ф. Н. Теоретическая и прикладная экология: Учебное пособие. — 2-е изд. — Н.: Из-во Нижегород. пед. ин-та, 2005. — 292 с.
9. Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. — 176 с.
10. Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3rd ed. — Wien; N. Y.: Springer, 1964. — 865 p.
11. Hills N., Hose G. C., Cantlay A. J., Murray B. R. Cave invertebrate assemblages differ between native and exotic leaf litter. *Austral Ecology*, 2008. Vol. 33. No. 3, P. 271—277.
12. Kozlova E. V., Mazina S. E., Pešić V. Biodiversity of phototrophs in illuminated zones of seven caves in Montenegro. *Ecologica Montenegrina*, 2019. Vol. 20, P. 24—39.

13. Mulec J., Kubešová S. Diversity of Bryophytes in show caves in Slovenia and relation to light intensities. *Acta Carstologica*, 2010. Vol. 39 No. 3, P. 587–596.
14. Northup D. E., Lavoie K. Geomicrobiology of caves: a review // *Geomicrobiology Journal*, 2018. Vol. 18, P. 199–222.
15. Novak T., Perc M., Lipovsek S., Janžekovič F. Duality of terrestrial subterranean fauna. *International Journal of Speleology*, 2012. Vol. 41 No. 2, P. 181–188.
16. Popkova A. V., Mazina S. E. Microbiota of Hypogean Habitats in Otap Head Cave. *Journal of Environmental Research, Engineering and Management*, 2019. Vol. 75. No. 3, P. 71–83.
17. Pouličková A., Hašler P. Aerophytic diatoms from caves in central Moravia (Czech Republic). *Preslia*, 2007. Vol. 79, P. 185–204.
18. Prous X., Ferreira L. R., Jacobi C. M. The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave. *International Journal of Speleology*, 2015. Vol. 44. No. 2, P. 177–189.
19. Roldán M., Clavero E., Canals A., Gómez-Bolea A., Ariño X., Hernández-Mariné M. Distribution of phototrophic biofilms in cavities (Garraf, Spain). *Nova Hedwigia*, 2004. Vol. 78, P. 329–351.
20. Roldán M., Hernández-Mariné M. Exploring the secrets of the three-dimensional architecture of phototrophic biofilms in caves. *International Journal of Speleology*, 2009. Vol. 38 No. 1, P. 41–53.

MOSAIC PHYTOCENOSIS OF PHOTIC ZONES: A STUDY OF THE MONTENEGRO CAVES

E. V. Kozlova, Ph. D. student, Ecological Faculty of Peoples' Friendship University of Russia, ekaterina.vi.ko@gmail.com, Moscow, Russia,

S. E. Mazina, Ph. D., Associate Professor, Ecological Faculty of Peoples' Friendship University of Russia, conophytum@mail.ru, Moscow, Russia, Senior Research Fellow, Chemistry Faculty of Lomonosov Moscow State University, conophytum@mail.ru, Moscow, Russia

References

1. Byuyul A., Cefel P. *SPSS: iskustvo obrabotki informacii. Analiz statisticheskikh dannykh i vosstanovlenie skrytykh zakonornostey* [SPSS: the art of information processing. Analysis of statistical data and restoration of hidden patterns]. Saint Petersburg: DiaSoft, 2005. 608 p. [in Russian].
2. Zavarzin G. A. *Lekcii po prirodovedcheskoj mikrobiologii* [Lectures on Natural Study Microbiology]. Moscow: Nauka, 2003. 348 p. [in Russian].
3. Mazina S. E., Popkova A. V. *Soobshchestva osveshennoj zony podzemnykh kelij skalnogo monastyrya "Uspeenie Bozhej Materi" zapovednika Staryj Arhej* [Communities of the lighted zone of hypogean monastic cells of the rock monastery "Dormition Of God's Mother", the reserve Old Orhey]. Makhachkala: Yug Rossii: ekologiya, razvitie, 2017. Vol. 12, No. 4. P. 138–146 [in Russian].
4. Makfeden E. *Ekologiya zhivotnykh. [Animal ecology]*. Moscow, Mir, 1965. 375 p. [in Russian].
5. Matafonov D. V., Kuklin A. P., Matafonov P. V. *Konsorcii v vodnykh ekosistemakh Zabajkalya* [Consortia in aquatic ecosystems of the Transbaikalia]. Moscow, Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya, 2005. Vol. 4. P. 1–7 [in Russian].
6. Negrobov V. V., Hmelev K. F. *Konsorcionnyj analiz semejstva kuvshinkovykh Nymphaeaceae Salisb. bassejna Srednego Dona* [Consortium analysis of the Nymphaeaceae Salisb. water lily family of Middle Don Basin]. Voronezh: Izd-vo VGTU, 1999. 184 p. [in Russian].
7. Rabotnov T. A. *Lugovedenie: Uchebnik dlya studentov un-tov, obuchayushihysya po specialnosti "Biologiya". 2-e izd.* [A textbook for university students enrolled in the specialty "Biology". 2nd edition]. Moscow, Izd-vo MGU, 1984. 320 p. [in Russian].
8. Rozenberg G. S., Ryanskiy F. N. *Teoriticheskaya i prikladnaya ekologiya: Uchebnoe posobie. — 2-e izd.* [Theoretical and Applied Ecology: Textbook. — 2nd ed.]. Nizhnevartovsk: Iz-vo Nizhnevart. ped. in-ta, 2005. 292 p. [in Russian].
9. Shmidt, V. M. *Statisticheskie metody v sravnitel'noj floristike* [Statistical methods in comparative floristry]. Saint Petersburg: Izd-vo LGU, 1980. 176 p. [in Russian].
10. Braun-Blanquet J. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. 3rd ed. Wien — New York: Springer, 1964. 865 p. [in English].
11. Hills N., Hose G. C., Cantlay A. J., Murray B. R. Cave invertebrate assemblages differ between native and exotic leaf litter. *Austral Ecology*, 2008. Vol. 33, No. 3, P. 271–277 [in English].
12. Kozlova E. V., Mazina S. E., Pešić V. Biodiversity of phototrophs in illuminated zones of seven caves in Montenegro. *Ecologica Montenegrina*, 2019. Vol. 20, P. 24–39 [in English].
13. Mulec J., Kubešová S. Diversity of Bryophytes in show caves in Slovenia and relation to light intensities. *Acta Carstologica*, 2010. Vol. 39, No. 3, P. 587–596 [in English].
14. Northup D. E., Lavoie K. Geomicrobiology of caves: a review // *Geomicrobiology Journal*, 2018. Vol. 18, P. 199–222 [in English].
15. Novak T., Perc M., Lipovsek S., Janžekovič F. Duality of terrestrial subterranean fauna. *International Journal of Speleology*, 2012. Vol. 41, No. 2, P. 181–188 [in English].
16. Popkova A. V., Mazina S. E. Microbiota of Hypogean Habitats in Otap Head Cave. *Journal of Environmental Research, Engineering and Management*, 2019. Vol. 75, No. 3, P. 71–83 [in English].
17. Pouličková A., Hašler P. Aerophytic diatoms from caves in central Moravia (Czech Republic). *Preslia*, 2007. Vol. 79, P. 185–204 [in English].
18. Prous X., Ferreira L. R., Jacobi C. M. The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave. *International Journal of Speleology*, 2015. Vol. 44, No. 2, P. 177–189 [in English].
19. Roldán M., Clavero E., Canals A., Gómez-Bolea A., Ariño X., Hernández-Mariné M. Distribution of phototrophic biofilms in cavities (Garraf, Spain). *Nova Hedwigia*, 2004. Vol. 78, P. 329–351 [in English].
20. Roldán M., Hernández-Mariné M. Exploring the secrets of the three-dimensional architecture of phototrophic biofilms in caves. *International Journal of Speleology*, 2009. Vol. 38, No. 1, P. 41–53 [in English].