

УДК 574.474

**МЕХАНИЗМЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМЫ КУЭВА-ДЕ-ВИЛЬЯ-ЛУС****Н. М. Трубицин**

МБОУ «Лицей №69» (г. Ростов-на-Дону, Российская Федерация)

Куэва-де-Вилья-Лус — «Пещера освещённого дома» — является уникальной экосистемой. В ней есть несколько источников сероводорода. Однако, несмотря на наличие токсичного газа, биоценоз продолжает существовать до сих пор благодаря биотическим связям биолюминесцентных бактерий, серобактерий и цианобактерий, образующих первый трофический уровень. Эти организмы являются пищей консументов, источником света и кислорода. Обитателям этого биогеоценоза свойственны особые адаптации к действию абиотических факторов.

**Ключевые слова:** цианобактерии, биолюминесценция, серобактерии, сероводород, сера, трофические уровни, абиотические факторы.

**MECHANISMS OF FUNCTIONING OF THE CUEVA DE VILLA LUZ ECOSYSTEM****N. M. Trubitsin**

Lyceum no. №69, Rostov-on-Don, Russian Federation

Cueva de Villa Luz, or “Cave of a Lighted House”, is a unique ecosystem. There are several sources of hydrogen sulfide in it, however, despite the presence of toxic gas, the biocenosis continues to exist until now thanks to biotic bonds by bioluminescent bacteria, sulfur bacteria and cyanobacteria, which form the first trophic level. These organisms are the food of consumers, a source of light and oxygen. The inhabitants of this biogeocenosis are characterized by special adaptations to the action of abiotic factors.

**Keywords:** cyanobacteria, bioluminescence, sulfur bacteria, hydrogen sulfide, sulfur, trophic levels, abiotic factors

**Введение.** В южной Мексике находится удивительное место, известное под названием «Пещера освещённого дома». Оно уникально тем, что представляет собой развитую экосистему, находящуюся на глубине 40 м и содержащую несколько источников сероводорода. Несмотря на то, что сейчас эта пещера соединена с поверхностью 25 колодцами, по которым поступают свет и остатки органического вещества, ранее это место было недостижимо для энергии и веществ с поверхности земли. Об этом свидетельствует провальное-карстовое происхождение колодцев и их возраст, существенно меньший, чем возраст самой пещеры. Поэтому вопрос о механизмах поддержания жизни в «Пещере освещённого дома» до появления колодцев остаётся открытым.

Таким образом, актуальность исследования заключается в поисках взаимосвязей различных организмов друг с другом и с абиотической средой, неизвестных ранее и способных поддерживать и регулировать жизнь в практически замкнутых экосистемах, таких, как «Пещера освещённого дома».

Цель работы: выяснить возможные механизмы поддержания жизни в «Пещере освещённого дома» и причины устойчивости этого природного сообщества.

Задачи работы:

1. Изучить сведения о морфологии пещеры и её абиотической среде.
2. Установить источники энергии и веществ в «Пещере освещённого дома».
3. Исследовать путь, который проходит поток энергии и поток веществ, а также механизмы преобразования энергии.

4. Определить организмы, заполняющие трофические уровни, и механизмы их адаптации к неблагоприятным факторам абиотической среды «Пещеры освещённого дома»

5. Сделать выводы о механизмах поддержания жизни в «Пещере освещённого дома» и причинах устойчивости подземного биогеоценоза.

**Месторасположение и морфология.** «Пещера освещённого дома» (официальное название — Куэва-де-Вилья-Лус) находится в двух километрах к югу от города Тапихулапа (штат Табаско, южная Мексика). Она относится к гипогенному типу, поскольку была образована за счёт действия вод, поступающих из недр планеты, а не с поверхности. Вместе с водными потоками, огромную роль в её образовании сыграла серная кислота, воздействующая на горные породы.



Рис. 1. Куэва-де-Вилья-Лус на карте

Пещера имеет длину 1900 м, ширину — 100 метров, амплитуду — 25 метров. Как уже было сказано ранее, она находится на глубине 40 метров относительно местного гидрологического уровня (или на глубине 80 метров относительно уровня мирового океана) и соединена с поверхностью 25 вертикальными колодцами, образованными в ходе разломов намного позже образования пещеры и зарождения жизни в ней.

**Абиотическая среда.** В пещере часто встречаются скопления кристаллов селенита (морфологическая разновидность гипса) и мелкокристаллической серы, а её пол представляет собой налёт из мелкокристаллического гипса. В ней бьёт несколько источников углекислого газа и с десятков источников сероводорода.

Атмосфера представлена не только азотом и кислородом, но и существенными примесями сероводорода, сернистого и углекислых газов. При этом состав крайне нестабилен: случается повышение уровня сероводорода и сернистого газа, а также существенно возрастает концентрация угарного газа. Уровень кислорода иногда может снижаться до 10–12%. Но, поскольку почти все вышеперечисленные газы тяжелее воздуха, они не могут подниматься через вертикальные колодцы на поверхность. Следовательно, их концентрация непосредственно регулируется живыми обитателями пещеры или периодическими геологическими процессами. Примерный химический состав атмосферы представлен в таблице 1.

Таблица 1

Химический состав атмосферы Куэва-де-Вилья-Лус

Газ	Доля
Азот ( $N_2$ )	78%
Кислород ( $O_2$ )	21%
Сернистый газ ( $SO_2$ ) + сероводород ( $H_2S$ ) + углекислый газ ( $CO_2$ )	0,5%
Другие газы	0,5%

В пещере имеется 20 термальных источников с водой, насыщенной серой. Они образуют единый поток, который на выходе из пещеры впадает в близлежащую реку. Однако он представляет лишь составляющую часть от водных ресурсов «Пещеры освещённого дома». Там также есть водоёмы с почти полным отсутствием следов серы и других вредных веществ. Благодаря непроницаемым горным породам эти два типа вод не смешиваются, и каждый из них имеет свои характеристики (таблица 2), но в некоторых параметрах наблюдается сходство (таблица 3).

Таблица 2

Отличительные черты двух типов вод Куэва-де-Вилья-Лус

Показатель	Тип №1	Тип №2
$C(H_2S)$	300 – 500 мг/л	0,1 мг/л
$pCO_2$	0,03 – 1 атм	0,02 атм
$C(O_2)$	0	4,3 мг/л

Таблица 3

Общие характеристики вод Куэва-де-Вилья-Лус

Показатель	pH	Хлор	Натрий	Калий	Кальций	Фосфат	Сульфат
Значение	7,1	$1,5 \times 10^{-2} M$	$2 \times 10^{-5} M$	$3 \times 10^{-4} M$	$6 \times 10^{-3} M$	0	$9 \times 10^{-3} M$

Таким образом, показатели абиотической среды практически непригодны для жизни. Однако её в «Пещере освещённого дома» можно встретить повсеместно: и на поверхности скал, и в различных слоях атмосферы, и в обоих типах вод. Факторы окружающей среды стимулируют адаптацию у обитателей подземной экосистемы, деятельность которых отражается на экотопе: например, из огромного количества выделяемого источниками сероводорода в атмосфере остаётся менее 0,5%, а воды, богатые кислыми соединениями серы, остаются нейтральными.

**Первый трофический уровень.** Поскольку «Пещера освещённого дома» заселена многоклеточными гетеротрофами, являющимися аэробами, можно сделать вывод, что продуценты представлены не только хемотрофными бактериями, но и организмами, способными к кислородному фотосинтезу. В таких суровых условиях возможно существование примитивных форм жизни — цианобактерий. Однако, как и любым фотосинтезирующим организмам, им необходимо три составляющих: углекислый газ, вода и свет. Если первый компонент находится в избытке, второй поступает в некоторых количествах из водоёмов, то где найти «двигатель» всех процессов — свет, кванты которого дают энергию для запуска биохимических реакций? Недостающим звеном, связывающим хемотрофы и сине-зелёные водоросли, могут служить биолюминесцентные бактерии. Питаясь хемотрофами и выделяя кванты света, необходимые не только для фотосинтеза, но и для ориентации животных в пространстве, они перенаправляют энергию в русло, привычное для большинства экосистем. Таким образом, первый трофический уровень представлен слоем из сине-зелёных водорослей, биолюминесцентных и хемотрофных (в основном, серобактерий) бактерий. Подобные бактериальные маты были широко распространены в архее и в настоящее время занимают экологические ниши, непригодные для более развитых форм жизни. Их преимуществом является возможность существования в широчайшем диапазоне температур и солёностей, а также вблизи гидротермальных источников.

«Пещера освещённого дома» по масштабам является мезоэкосистемой (то есть сравнима, например, с яблоневым садом, полем или прудом). Однако в ней можно выделить особые микроэкосистемы (сравнимые по размерам с экосистемой трухлявого пня или лужи с дождевой водой) — это резервуары вод первого типа. В них наиболее вероятно обитание зелёных серобактерий, которые напрямую не контактируют с другими обитателями. Их роль заключается в участии в биогеохимических циклах.

Таким образом, бактериальные маты дополняют зелёные серобактерии, обитающие в изолированных «природных аквариумах». Рассмотрим механизмы биохимических и биофизических процессов в клетках перечисленных прокариот.

**Физиология зелёных серобактерий.** Зелёные серобактерии — это неподвижные облигатные анаэробные организмы, способные к аноксигенному фотосинтезу за счёт бактериохлорофиллов *c*, *d* или *e* [1]. В процессах катаболизма преобладает цикл Кальвина, а в анаболизме — восстановительный цикл трикарбоновых кислот (известный также как обратный цикл Кальвина или цикл Арнона) [2]. В последнем донорами электронов служат сероводород и углекислый газ (в редких случаях железо), поскольку действие кислорода угнетает деятельность восстановительных ферментов (например,  $Fe_4S_4$  у бактериальных ферредоксинов).

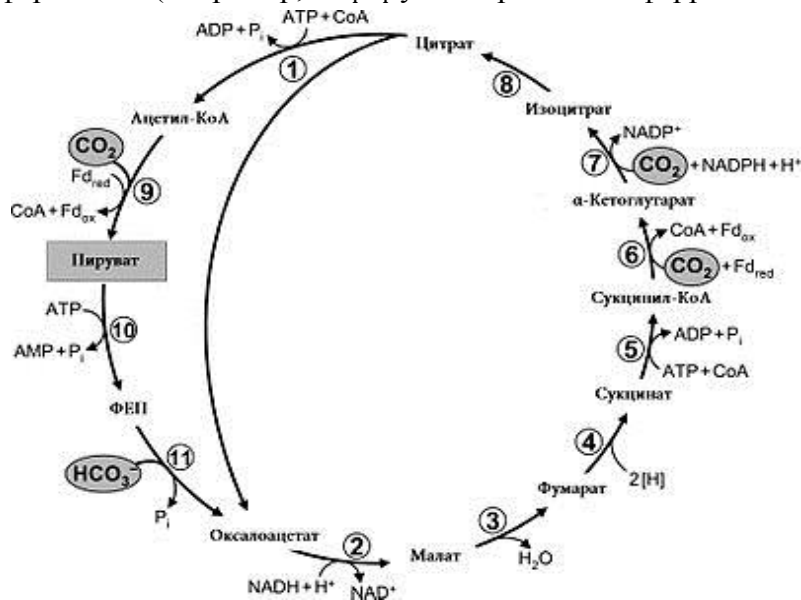
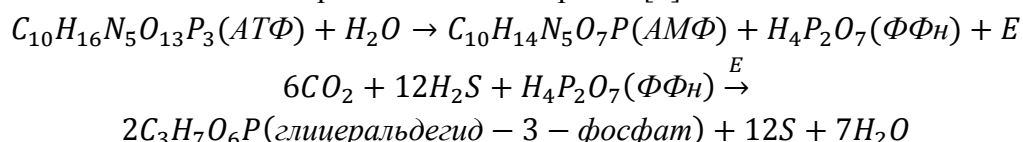
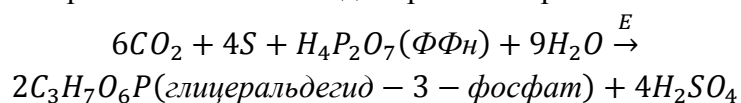


Рис. 1. Цикл Арнона зелёных серобактерий: 1 — АТФ-цитратлиаза; 2 — малатдегидрогеназа; 3 — фумаратгидратаза; 4 — фумаратредуктаза; 5 — сукцинил-СоА синтаза; 6 — ферредоксин-зависимая α-кетоглутаратсинтаза; 7 — изоцитратдегидрогеназа; 8 — аконитатгидратаза; 9 — ферредоксин-зависимая пировуатсинтаза; 10 — фосфоенолпировуатсинтаза; 11 — фосфоенолпировуат-карбоксилаза

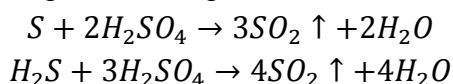
В результате восстановительного цикла трикарбоновых кислот из углекислого газа и сероводорода, а также пирофосфатов (ФФн), образующихся в ходе разложения АТФ, за счёт выделенной энергии синтезируется глицеральдегид-3-фосфат, который в дальнейшем используется клеткой в качестве строительного материала [3]:



Выделенная сера может накапливаться внутри клетки (у зелёных нитчатых бактерий) или выделяться в окружающую среду (у остальных видов). В первом случае при накоплении избыточного количества серы она может стать донором электронов:



Полученная серная кислота удаляется в окружающую среду, где практически мгновенно восстанавливается серой и сероводородом до сернистого газа, выделяемого в атмосферу:



Таким образом, в ходе своей жизнедеятельности зелёные серобактерии перерабатывают сероводород в свободную серу или вовсе превращают его в серную кислоту. Существование этих организмов в водах первого типа можно объяснить множеством фактов:

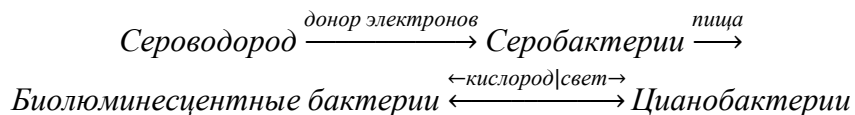
- водоёмы с высокой концентрацией сероводорода, высоким давлением углекислого газа и полным отсутствием кислорода являются идеальной средой обитания для облигатных анаэробов;
- представители зелёных серобактерий были обнаружены неподалёку от «Пещеры освещённого дома» на территории тихоокеанского побережья Мексики (примерно в таких же условиях);
- окислительно-восстановительные реакции с участием сероводорода, серы и серной кислоты, выделяющихся в ходе деятельности зелёных серобактерий, объясняют наличие примесей сернистого газа в атмосфере подземной экосистемы (вспышки которого, по-видимому, обусловлены всплеском численности или повышением активности зелёных нитчатых бактерий), а также нейтральную среду вод первого типа.

Чтобы окончательно убедиться в правильности рассуждений относительно обитателей вод первого типа, остаётся ответить на два вопроса: каким образом в этой микроэкосистеме, представленной незначительным количеством видов-эдификаторов, обеспечивается регуляция численности особей и куда деваются органические остатки зелёных серобактерий? Ответ на первый вопрос заключается в том, что эти организмы растут в зоне хемоклина — слоя с резким изменением химического состава воды, то есть численность и плотность зелёных серобактерий лимитируется расстоянием до термального источника — чем ближе к нему, тем больше численность и выше плотность. В то же время подобные хемосинтетики не имеют тенденции к образованию скоплений, поскольку в таком случае уменьшается количество доступных молекул углекислого газа и сероводорода на особь. Ответ на второй вопрос также очевиден: из-за отсутствия редуцентов органические остатки могут образовывать органические отложения (в незначительных количествах), частично разлагаться в слабокислой среде вблизи термальных источников, непосредственно использоваться в качестве источника пищи живыми зелёными серобактериями или просто уноситься потоками воды через мелкие трещины в горной породе.

**Биолюминесцентные бактерии и сине-зелёные водоросли: система жизнеобеспечения «Пещеры освещённого дома».** Как уже отмечалось ранее, биолюминесцентные бактерии испускают кванты света, необходимые цианобактериям для фотосинтеза, и питаются путём фагоцитоза (рис. 5) серобактериями, которым, в свою очередь, для поддержания жизнедеятельности нужен сероводород. В то же время, для свечения биолюминесцентных бактерий необходим кислород, вырабатываемый сине-зелёными водорослями. Поэтому отношения «биолюминесцентные бактерии–цианобактерии» являются мутуалистическими



(симбиотическими), а отношения «биOLUMиНесцентные бактерии–серобактерии» представляют собой пастбищное хищничество. Таким образом, между вышеперечисленными организмами складываются следующие взаимосвязи (над стрелками указано, что предыдущее звено предоставляет следующему):



Следовательно, всем этим прокариотом наиболее удобно располагаться концентрическими окружностями, в центре которых находится термальный источник (рис. 3). При этом, помимо серобактерий, возможно наличие других хемотрофов, например, железобактерий, однако их доля незначительна.

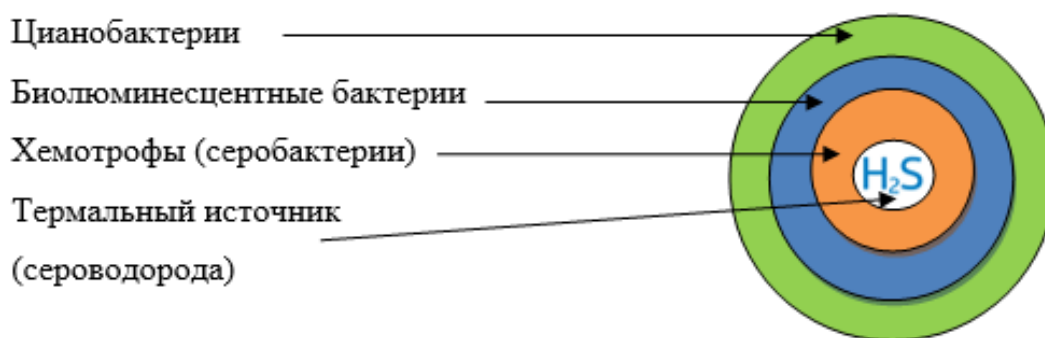
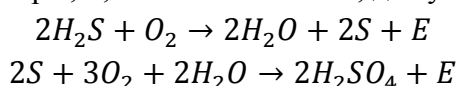


Рис. 3. Взаимное месторасположение групп прокариот

Хемотрофы, участвующие в этих биотических отношениях могут быть представлены самыми различными группами серобактерий: как облигатными аэробами, так и факультативными анаэробами. Анаэробный способ окисления сероводорода был подробно рассмотрен ранее. Аэробный способ в большинстве случаев заключается в том, что организмы получают энергию за счёт окисления сероводорода до серы, и, в конечном итоге, до сульфатов:



Теперь наиболее подробно рассмотрим механизм биOLUMиНесценции. В клетках бактерий содержится особое вещество, называемое люциферин. В ходе биохимических реакций с участием кислорода он переходит в окисленную форму, которая восстанавливается с испусканием фотонов (рис. 7) [4]. При этом оксилуциферин может существовать в двух таутомерных формах — кетонной и енольной, соотношение которых зависит от pH среды. Этим определяется длина испускаемой волны (таблица 4) [5].

Таблица 4

Зависимость между средой, формой оксилуциферина и длиной испускаемой волны

Среда	Форма оксилуциферина	Длина волны
Щелочная (pH>7)	Енольная	Короткая (меньше 556нм)
Кислая (pH<7)	Кетонная	Длинная (больше 556нм)

Поскольку наибольшей фотосинтетической активностью обладают фотоны с длиной волны 610 нм, то для того, чтобы получать наибольшее количество кислорода от цианобактерий, биолюминесцентным бактериям нужно поддерживать кислую среду, обеспечивающую преобладание кетонной формы оксилуциферина. На это способны многочисленные механизмы гомеостаза, имеющиеся в каждой клетке (как прокариотической, так и эукариотической).

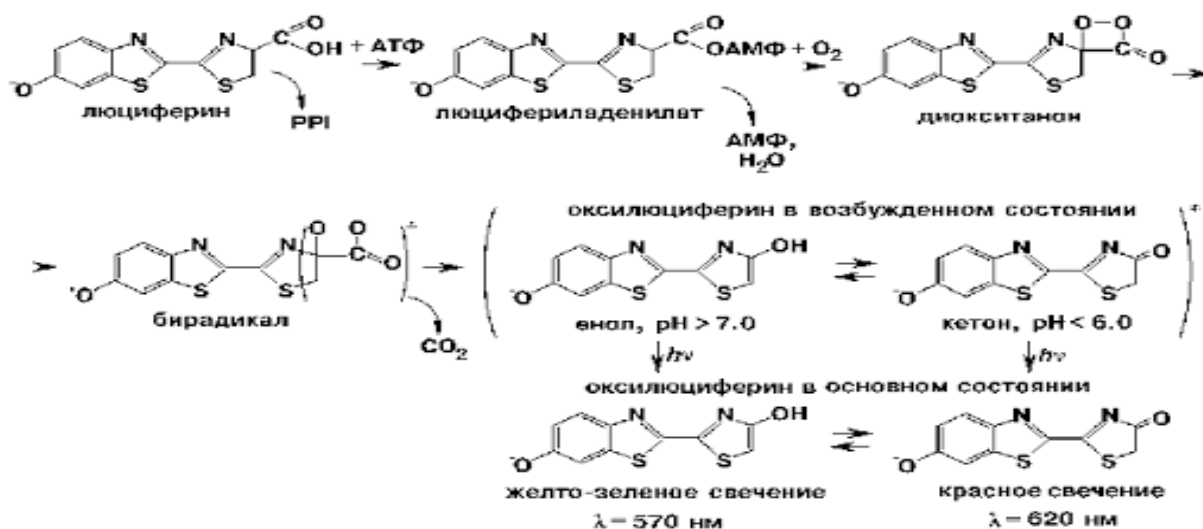
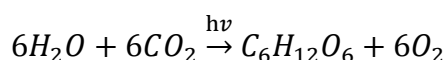


Рис. 4. Механизм биолюминесценции

Биолюминесценция, в отличие от хемилюминесценции (выделения света при химических реакциях вне живых организмов, например, свечения фосфора), имеет очень высокий квантовый выход реакции — отношение числа излучённых фотонов к общему числу элементарных актов реакции. В большинстве случаев он равен 2. [6] Поскольку механизм биолюминесценции включает в себя 5 биохимических реакций, то при поглощении одного моля кислорода выделяется 10 моль фотонов.

А сколько фотонов требуется цианобактериям для выделения одного моля кислорода? Из общего уравнения фотосинтеза:



следует, что эта энергия равна энергии фиксации одного моля углекислого газа — 114 ккал. При этом энергия одного моля фотонов из длинноволновой области составляет примерно 47,5 ккал. У высших растений из-за частичного поглощения солнечного спектра, отражения и других факторов коэффициент полезного действия достигает порядка 30%. Однако у сине-зелёных водорослей, находящихся непосредственно рядом с источником излучения, обладающего максимальной фотосинтетической активностью, он повышается до 80%. Поэтому для выделения одного моля кислорода требуется три моля фотонов:

$$\vartheta = \frac{E_{\text{фиксации}}(CO_2)}{E_{\text{фотонов}} \times \mu} = \frac{114}{47,5 \times 0,8} = 3$$

Следовательно, КПД симбиоза сине-зелёных водорослей и биолюминесцентных бактерий достигает  $\frac{10-3}{10} \times 100\% = 70\%$  — удивительный результат! Однако следует учитывать ещё несколько фактов. Так, около 10% фотонов испускается в окружающую среду и не поглощается цианобактериями. Также часть кислорода нужна им для дыхания и поддержания жизнедеятельности, что составляет примерно 30% от общего количества выделяемого (в отличие

от высших растений, которым нужно около 70%). Поэтому на долю кислорода, выделяемого в атмосферу и поглощаемого другими организмами (в том числе и биолюминесцентными бактериями, если он идёт не на окисление люциферина, а на другие биохимические процессы), остаётся около 30%. Однако именно это значение отражает продуктивность продуцентов большинства наземных экосистем.

Несмотря на то, что большинство расчётов достаточно приблизительные и округлённые, они не противоречат современным научным данным, поэтому система биотических связей между серобактериями, биолюминесцентными бактериями и сине-зелёными водорослями имеет право на существование. Она представляет собой чистую первичную продукцию для подземной экосистемы, обеспечивает поддержание концентрации кислорода на более или менее постоянном уровне, а также даёт некоторое освещение, позволяющее другим организмам ориентироваться в пространстве. Поэтому первый трофический уровень «Пещеры освещённого дома» можно назвать системой жизнеобеспечения всего биогеоценоза!

**Второй трофический уровень.** Консументом I порядка в Куэва-де-Вильс-Лус является всего один вид — комар-звонец *Tendipes fuvipilus*, а вернее его личинка (рис. 5). Имаго имеет слабо развитый ротовой аппарат и живёт около трёх суток, поэтому не питается. А вот его личинка может питаться различными прокариотами и мелкими многоклеточными организмами и расти в течение двух-четырёх недель, в зависимости от внешних условий и количества пищи. Высокая плодовитость этого комара-звонца (одна самка откладывает до двух тысяч яиц) обеспечивает постоянное пополнение популяции новыми особями — пищи для консументов II порядка, которые, в свою очередь, регулируют численность комара-звонца.



Рис. 5. Внешний вид комара-звонца (слева) и его личинки (справа)

**Третий трофический уровень.** Он представлен многочисленными членистоногими: пауками, жуками, сверчками, клещами и т.д. Они, в основном, питаются имаго и личинками комара-звонца, упомянутого выше. Однако при неблагоприятных условиях большинство из них способно перейти к каннибализму. Стоит отметить, что, обитая в среде с повышенной концентрацией токсичных газов, они имеют ряд идиоадаптаций, включающих в себя и частную дегенерацию. Например, вместе с уплотнённым хитиновым покровом и большим количеством щетинок на нём (обеспечивающих осязание, почти полностью заменяющее зрение и другие органы чувств) у них редуцировалось зрение (чтобы минимизировать контакт слизистых с внешней средой). Как и большинство геобионтов, эти консументы II порядка имеют маленькие размеры и замедленные жизненные циклы. Стоит отметить, что ниже третьего трофического уровня невозможно существование викарлирующих видов. Именно на этом уровне в полную силу действуют принципы биоразнообразия ввиду отсутствия специализации видов.



**Четвёртый трофический уровень.** Вершину пищевой цепи поделили между собой листоносые рукокрылые (аэробиионты) и атлантический молли (гидробионт).

Фенотип летучих мышей, обитающих в «Пещере освещённого дома», практически не отличается от внешнего вида других популяций, поскольку эти животные уже имеют ряд преимуществ: эхолокация позволила великолепно ориентироваться в пространстве, а способность к полёту обеспечила возможность длительное время находиться в верхних слоях атмосферы, где концентрация сероводорода и сернистого газа минимальна. Основу их рациона питания составляют беспозвоночные третьего трофического уровня.

Популяция атлантического молли, обитающая в водах второго типа «Пещеры освещённого дома», благодаря существенным морфо-физиологическим изменениям и дивергенции признаков, получила название «пещерный молли». Так, помимо меньшего размера глаз, эти рыбы имеют повышенную концентрацию гемоглобина в крови, чтобы компенсировать недостаток кислорода в воде. Из-за суровых условий абиотической среды «пещерный молли» имеет маленькие размеры (до 4 см в длину) и весьма неприхотлив в еде: пищей ему служат как личинки комаров-звонцов и водные членистоногие, так и гуано летучих мышей. Стоит отметить, что его продукты выделения способствуют поддержанию постоянства состава вод второго типа: все кислые газы, поступающие из атмосферы, нейтрализуются аммиаком.



Рис. 6. Листонос (слева) и атлантический молли (справа)

**Редуценты.** Деструкторы «Пещеры освещённого дома», как и в других экосистемах, представлены неприхотливыми к условиям низшими грибами и гнилостными бактериями, минерализующими органические отходы.

**Основные показатели экосистемы «Пещеры освещённого дома».** Как и любая экосистема, Куэва-де-Вилья-Лус имеет три основных показателя — экологические пирамиды чисел, биомассы и энергии [7].

Пирамида энергии универсальна и в «Пещере освещённого дома», как и в других экосистемах, определяется правилом Раймонда Линдемана: с более низкого трофического уровня на более высокий переходит около 10% потока энергии.

Пирамида чисел сходна с пирамидой водных экосистем: бактериальные маты составляют более 99,9% от всех особей (в гидроценозах их роль занимают фитопланктон и зоопланктон) (рис. 7). В архее подобный мат имел среднюю толщину 1см. Тогда, зная параметры пещер и средний объём бактерии, мы можем обосновать оценку численности продуцентов, а зная концентрацию комаров-звонцов (1 мошка на 0,1см<sup>2</sup>) — оценку численности консументов I порядка:

$$N_I = \frac{V_{мата}}{V_{бактерии}} = \frac{a \times b \times d}{V_{бактерии}} = \frac{1900м \times 100м \times 1см}{100мкм^3} = \frac{1900м^3}{10^{-16}м^3} = 1,9 \times 10^{19} \sim 10^{19}$$

$$N_{IV} = S_{поверхности} \times c_{мошек} = a \times b \times c_{мошек} = 1900м \times 100м \times 10 \text{ мошек}/см^2$$

$$= 19 \times 10^4 м^2 \times 10^5 \text{ мошек}/м^2 = 1,9 \times 10^{10} \sim 10^{10}$$

Пирамида биомассы в худшем случае может совпасть с пирамидой энергии, то есть биомасса следующего трофического уровня будет составлять 10% биомассы предыдущего. Тогда, с учётом того, что средняя масса бактерии  $10^{-15}$  кг, биомасса первого и четвёртого трофического уровня соответственно равна:

$$M_I = N_I \times m_{бактерии} = 1,9 \times 10^{19} \times 10^{-15} = 19000 \text{ кг}$$

$$M_{IV} = \frac{M_I}{10^{4-1}} = \frac{19000 \text{ кг}}{10^3} = 19 \text{ кг}$$

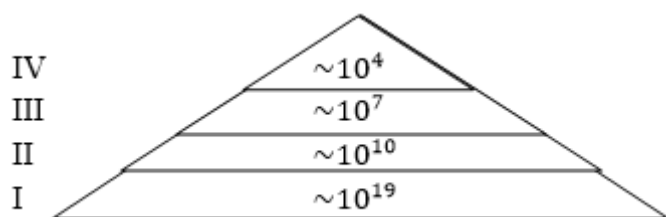


Рис. 7. Пирамида чисел

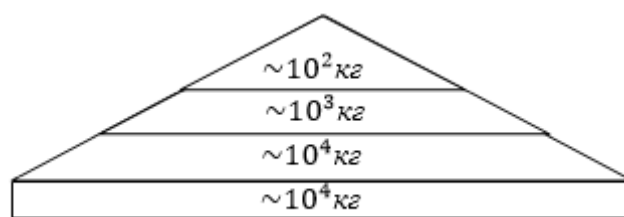


Рис. 8. Пирамида биомассы

19 кг — это довольно крупные популяции мелких рыб и летучих мышей. Однако биомасса всех уровней будет в десятки раз больше, поскольку, как и в гидроценозах, первый трофический уровень постоянно возобновляет биомассу за счёт высокой скорости воспроизведения организмов (водорослей, а в случае «Пещеры освещённого дома» — бактерий) (рис. 8).

**Биогеохимические циклы.** Несмотря на специфический видовой состав подземного сообщества, биогеохимические циклы большинства элементов (углерода, кислорода, азота, фосфора и т.д.) в нём такие же, как и в других экосистемах. Однако в «Пещере освещённого дома» особую роль играет цикл серы (рис. 9). Этот элемент участвует не только в жизнедеятельности организмов, но и в формировании окружающей среды. Например, взаимодействие образующейся в ходе биохимических реакций серной кислоты с известняком, постоянно поступающим с верхних слоёв, объясняет наличие большого количества разновидностей гипса в горной породе:

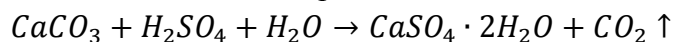


Рис. 9. Биогеохимический цикл серы

**Выводы.** «Пещера освещённого дома» сильно отличается от большинства известных биогеоценозов и по происходящим в ней процессам, по характеристикам обитателей и по абиотическим факторам. Однако, несмотря на уникальность, ей присущи основные свойства любой экосистемы:

- целостность — достигается круговоротом веществ и потоком энергии;
- самовоспроизводство — обеспечивается способностью организмов к самовоспроизведению (особенно высокая скорость на первом трофическом уровне);
- устойчивость (от изменений и резких колебаний абиотических факторов) — осуществляется благодаря специфическим адаптациям обитателей;
- саморегуляция — достигается взаимным контролем численности популяций представителей соседних трофических уровней (при уменьшении числа жертв, уменьшается количество хищников и наоборот);
- саморазвитие — заключается в отсутствии поступательных (сукцессий) и наличии циклических (например, спячки летучих мышей) изменений.

Таким образом, выявленные биотические связи и абиотические взаимодействия объясняют механизмы функционирования уникального природного сообщества и причины его устойчивости.

### Библиографический список

1. Гусев, М. В. Микробиология / М. В. Гусев, Л. А. Минеева. — Москва : Издательский центр «Академия», 2003. — 464 с.
2. Нетрусов, А. И. Микробиология / А. И. Нетрусов, И. Б. Котова. — Москва : Издательский центр «Академия», 2012. — 384 с.
3. Пучкова, Н. Н. Зелёные серобактерии солёных водоёмов : автореф. дис. канд. биол. наук / Н. Н. Пучкова. — Москва, 1984. — 28 с.
4. Данилов, В. С. Бактериальная биолюминесценция / В. С. Данилов, Н. С. Егоров. — Москва : Издательский центр «Академия», 1990. — 152 с.
5. Высоцкий, Е. С. Влияние фенобарбитала на люминесцентную систему светящихся бактерий / Е. С. Высоцкий, В. В. Заворуев, В. В. Межевикин. — 1981. — Т. 50. — № 6. — С. 985–991.
6. Сенсорные биолюминесцентные системы на основе lux-оперонов разных видов биолюминесцентных бактерий / В. С. Данилов, А. П. Зарубина, Г. Е. Ерошников [и др.] // Вестник московского университета. — 2002. — № 3. — С. 20–24.
7. Данилов-Данильян, В. И. Об устойчивости экосистем / В. И. Данилов-Данильян // Экосистемы : экология и динамика. — 2018. — Т. 2, № 1. — С. 5–12.

*Об авторе:*

**Трубицин Никита Михайлович**, учащийся Муниципального бюджетного общеобразовательного учреждения «Лицей Многопрофильный №69» города Ростова-на-Дону (344038, РФ, г. Ростов-на-Дону, ул. Ленина, 83а), [trubitsin.nik@mail.ru](mailto:trubitsin.nik@mail.ru)

*Author:*

**Trubitsin, Nikita M.**, student, Municipal budget educational institution "Multidisciplinary Lyceum No. 69", Rostov-on-Don (83a, Lenina st., Rostov-on-Don, 344038, RF), [trubitsin.nik@mail.ru](mailto:trubitsin.nik@mail.ru)