УДК 581.9:582.26/27 (569.45)

О.Н. ВИНОГРАДОВА[1], Э. НЕВО[2], С.П. ВАССЕР[1,2]

[1]Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
252601 Киев, ул. Терещенковская, 2, Украина
[2]Международный центр изучения криптогамных растений и грибов,
Ин-т эволюции Хайфского ун-та, 31905 Хайфа, Маунт Кармель, Израиль

АЛЬГОФЛОРА ПЕЩЕРЫ СЕФУНИМ (ИЗРАИЛЬ): ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В УСЛОВИЯХ МУЛЬТИФАКТОРНОГО АБИОТИЧЕСКОГО СТРЕССА

Изучена альгофлора сталагмитовой пещеры Сефуним на горе Кармель в окрестностях г. Хайфы (Израиль). Обнаружено 69 видов водорослей из отделов *Cyanoprokaryota* (45), *Chlorophyta* (15), *Bacillariophyta* (7), *Xanthophyta* (2). Тринадцать видов оказались новыми для альгофлоры Израиля. Синезеленые водоросли преобладали по видовому богатству во всех систематических категориях. Отмечено резкое снижение числа видов водорослей при переходе от освещенного входа внутрь пещеры – с 46 до 26, что подтверждает приоритетное значение фактора освещенности для видового богатства альгофлоры. Внутри пещеры отмечено увеличение доли осциллаториальных нитчаток во внутреннем зале на фоне сокращения числа видов хроококкальных; у эукариотических водорослей изменения произошли на уровне отделов – во внутреннем темном зале пещеры из флористического спектра исчезают *Xanthophyta*, *Chlorophyta* уступают диатомовым второе место по видовому богатству. Как показал проведенный анализ, видовое и систематическое разнообразие диатомовых водорослей в большей степени зависит от присутствия дополнительной влаги, чем от степени освещенности. Установлено, что на состав альгосообществ оказывают влияние интенсивность света, степень увлажненности и характер субстрата.

Ключевые слова: водоросли, пещера Сефуним, видовое разнообразие, систематическая структура, альгосообщества, экология, Израиль.

Введение

Спелеобиологические исследования ведутся уже третье столетие, и интерес к ним не ослабевает. В полной мере это относится и к изучению водорослей, ведь пещеры – это особый тип местообитаний, сочетающий в себе черты наземных и подземных биотопов, где криптогамные организмы, особенно прокариотические фотоавтотрофы, имеют конкурентные преимущества. Основной стрессовый фактор здесь – низкая интенсивность света; и именно уровень освещенности определяет состав альгологической компоненты спелеобиоты, населяющей все пространство пещеры от входа и до зоны полной темноты. Водоросли имеют более низкий порог «необходимого минимума» освещения (Шербэнеску, Деку, 1962), чем высшие растения, что позволяет им проникать в самые отдаленные части пещер; особенно успешно освоили афотическую зону цианопрокариоты.

Исследования, проведенные в разных странах, свидетельствуют о том, что именно синезеленые водоросли составляют более половины всех видов, выявленных в пещерных экотопах (Draganov, 1977; Cristea, Nagy-Toth, 1983; Couté, Chauveau, 1994; Hoffmann, 2002). Особенно велика их роль и разнообразен видовой состав в пещерах, расположенных в южных областях Земли, где кроме освещенности появляется еще один лимитирующий фактор – низкая влажность воздуха. Примером такого района является Израиль.

Интерес к изучению спелеобиоты в Израиле возник в 50-х годах XX в. (Friedmann, 1964), однако и на сегодняшний день сведения о водорослях израильских пещер достаточно фрагментарны. Исследования, проведенные И. Фридманом в четырех пещерах области Бейт Гурвин в Иудейских горах и пещере Кебара на горе Кармель (Friedmann, 1955, 1956, 1961, 1962), имели эколого-таксономическую направленность, выявлением видового состава водорослей автор не занимался, ограничившись замечанием, что преобладающей таксономической группой водорослей в изученных им пещерах как по видовому разнообразию, так и по численности, были синезеленые водоросли, которым сопутствовали диатомеи и одноклеточные зеленые водоросли (Friedmann, 1964).

Дальнейшее изучение спелеоальгофлоры Израиля возобновилось в 90-х годах прошлого века. В ходе комплексного исследования биоты ущелья Нахал Орен в Национальном парке «Маунт Кармель» в окрестностях Хайфы, более известного как «Эволюционный Каньон» (Nevo, 1994), нами наряду с почвенными водорослями обнаружено несколько видов аэрофитных водорослей в небольших пещерах Ум-Уцба и Ловер Орен, расположенных на противоположных склонах каньона. Стены пещеры Ум-Уцба на северном склоне покрывал хорошо развитый налет оливково-зеленого цвета, образованный *Chroococcidiopsis kashaii* Friedmann. В пещере выявлено шесть видов из трех отделов водорослей, синезеленые (4 вида) преобладали по интенсивности развития, в то время как *Hantzschia amphioxys* (*Bacillariophyta*) и *Desmococcus olivaceus* (*Chlorophyta*) встречались в виде отдельных клеток (Vinogradova et al., 1995).

В последующие годы была изучена альгофлора еще нескольких кармельских пещер (Эль-Вад и Джамал) в природном заказнике Нахал Меарот (Виноградова и др., 1998, 2000). В обобщающей работе Инки Дор по синезеленым водорослям Израиля (Dor, 1998) упоминается вид *Gloeothece samoensis* Wille var. *major* Wille из пещеры Авшалом в окрестностях Иерусалима. Спелеоальгологические исследования в Израиле продолжаются, опубликованы краткие сообщения о видовом составе водорослей соляной пещеры Аруботаим в горе Здом на берегу Мертвого моря (Vinogradova et al., 2001, 2005) (статья об этом интересном природном феномене готовится к печати), а также о водорослях сталагмитовой пещеры Сефуним в окрестностях Хайфы (Vinogradova et al., 2001, 2002).

В данной статье приведены результаты изучения видового состава и экологических особенностей водорослей сталагмитовой пещеры Сефуним на горе

Кармель и влияния мультифакторного абиотического стресса (свет, влага, тип субстрата) на пещерную альгофлору.

Материалы и методы

Пещера Сефуним (араб. назв. Ирак-эль-Баруд) находится в 10 км южнее Хайфы на склоне ущелья, образованного речкой, стекающей с горы Кармель в направлении Средиземного моря. Пещера расположена на южном склоне ущелья на высоте 125 м. Согласно археологическим данным (Olami, 1984; Ronen, 1984), пещера используется людьми с доисторических времен, здесь обнаружены многочисленные артефакты, относящиеся к различным историческим периодам от палеолита и неолита до Бронзового века и нашего времени.

Мы исследовали пещеру Сефуним в июне 1998 г. Пещера овальной формы, состоит из внешнего, внутреннего залов и террасы (рис. 1). Ее длина составляет 57 м, из которых 49 м – это собственно пещера, а 8 м – длина террасы перед входом, высота свода пещеры постепенно уменьшается от 18, 7 м во внешнем зале до 7 м во внутреннем. Внешний и внутренний залы отличаются размерами и уровнем освещенности. Терраса перед входом в пещеру покрыта крупными валунами, которые частично загораживают вход, по некоторым из них сочится вода. Восточная и западная стены переднего зала (24 х17 м) имеют различное геологическое строение. Восточная стена более прямая и однообразная, сложена туронскими рифовыми белыми кристаллическими известняками с многочисленными хорошо заметными ископаемыми остатками. Западная стена пещеры образована твердыми ценоманскими породами, в которых окаменелости не столь заметны. В отличие от восточной стены, она более разнородна и ассиметрична – в ее нижней части нагромождены валуны, много расщелин и выступов. Границей между внешним и внутренним залами служит ряд крупных валунов и сталагмитов. Они почти полностью блокируют проникновение солнечных лучей во внутренний зал (16×15 м), поэтому только за час до восхода солнца, когда солнце еще очень низко, его лучи отражаются от стен пещеры и достигают внутреннего зала (Ronen, 1984). Во многих местах на стенах и потолке пещеры (особенно в зимной период) сочится и капает вода, способствуя образованию сталагмитов.

Климат пещеры отличается стабильностью. Вне зависимости от внешних условий, даже в моменты их резких флуктуаций, температура и относительная влажность воздуха внутри пещеры остаются постоянными и колеблются в незначительных пределах. Об этом свидетельствуют как литературные источники (Ronen, 1984), так и наши измерения (табл. 1). Температуру, влажность и освещенность пещеры мы измеряли 10 и 21 июня 1998 г. комплексными датчиками HOBO ® H8 (разрешающая способность 0,1 % OB/0,1^{o}C/0,1 лм). Валуны при входе в пещеру и внутри ее, поверхность стен были покрыты

разнообразными водорослевыми налетами, особенно обильными в тех местах, где сочилась вода. Сбор альгологических проб проводили по следующей схеме. По периметру пещеры со стен через каждые 1,5-2 м, а также с поверхности валунов в ее центре в стерильные пакеты отбирали отколы породы для дальнейшего культивирования. Кроме того, соскобы альгологических проб отбирали в стерильные пробирки с дистиллированной водой для последующего прямого микроскопи-

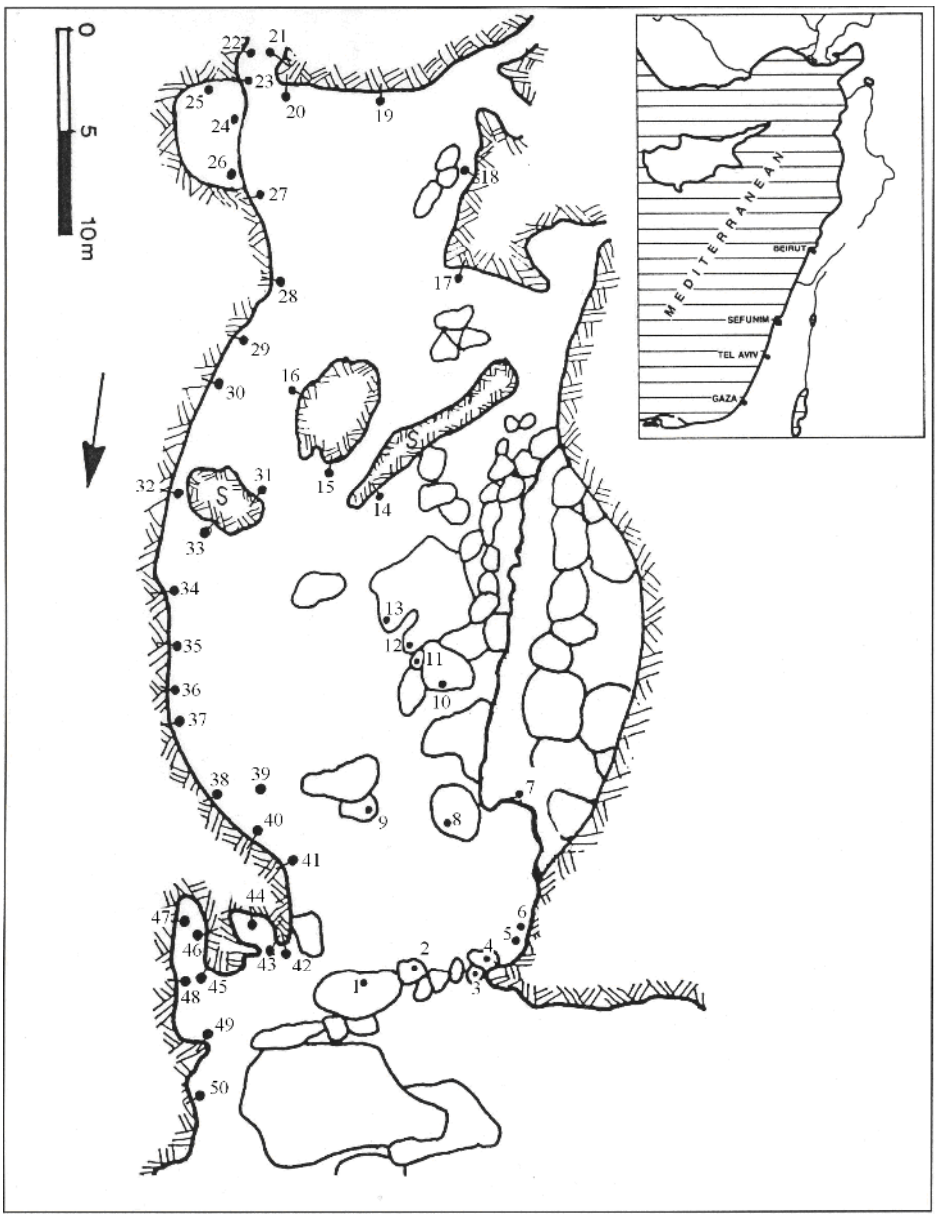

Рис. 1. Карта-схема пещеры Сефуним (Израиль) с указанием пунктов отбора проб

Таблица 1. **Показатели температуры, относительной влажности и освещенности пещеры Сефуним (Израиль)***

Пункт отбора проб	Температура, °С		Относительная влажность, %		Освещенность, лм	
	8-00	14-00	8-00	14-00	8-00	14-00
1	24,9	29,1	63,7	61,05	635,6	602
2	26,3	31,3	70,2	53,08	585,9	602
3	26,9	30,1	69,7	52,0	200,7	134,6
4	26,8	28,0	69,1	53,1	76,3	134,1
5	26,5	27,0	66,8	56,6	46,3	11,2
6	26,6	25,5	66,9	59,3	14,7	4,9
7	27,3	24,9	69,7	63,3	4,0	150,0
8	26,8	25,1	65,7	73,2	1,0	10,8
9	26,8	26,3	63,8	79,9	4,2	3,1
10	26,5	27,5	64,5	73,8	115	3,8
11	27,1	27,9	65,9	69,4	1,0	6,0
12	26,7	27,5	64,9	66,1	1,0	1,0
13	26,5	26,3	65,4	66,4	1,0	1,0
14	25,7	25,2	65,5	63,9	1,0	1,0
15	24,9	24,8	65,9	64,9	1,0	1,0
16	24,1	24,5	69,7	65,0	1,0	1,0
17	24,0	24,4	69,6	71,4	1,0	1,0
18	24,0	24,3	68,3	70,0	1,0	1,0
19	24,1	23,5	69,6	71,0	1,0	1,0
20	23,6	23,4	70,4	72,7	1,0	1,0
21	24,3	23,5	70,5	73,9	1,0	1,0
22	24,5	23,6	69,5	73,7	1,0	1,0
23	24,4	24,9	71,9	73,8	1,0	1,9
24	24,4	26,5	72,5	75,9	1,0	2,3
25	24,8	26,7	70,9	72,1	1,0	1,0
26	25,2	25,6	68,1	70,5	1,0	1,0
27	25,4	25,2	68,9	71,7	1,0	1,0
28	25,9	25,2	70,8	73,5	1,0	1,0
29	25,4	25,1	69,9	74,1	1,0	4,4
30	25,1	24,8	68,2	73,0	1,0	4,0
31	24,9	24,4	67,8	72,9	1,0	1,0
32	25,2	23,1	67,5	72,2	257,0	1,0
33	26,6	22,7	66,1	73,8	1,0	10,1
34	25,2	23,2	64,2	75,5	1,0	7,0
35	25,2	23,7	64,8	77,5	1,0	193,0
36	25,6	24,5	65,8	76,9	1,0	291,0
37	25,6	24,1	67,3	74,8	1,0	33,3
38	25,6	24,3	69,8	73,6	1,0	17,3
39	25,9	24,7	69,3	75,3	1,0	7,4
40	26,0	24,4	68,9	74,1	1,0	4,8
41	26,1	24,5	69,4	74,8	1,0	48,3
42	26,3	24,9	68,8	75,4	155,0	11,1
43	26,9	25,3	68,3	75,3	6,5	79,0
44	27,1	25,7	69,5	74,6	4,7	47,0
45	27,9	31,1	68,9	74,5	1,0	602,0
46	28,2	32,3	67,6	66,1	21,0	17,0
47	28,1	32,3	66,4	70,0	6,5	6,6
48	28,3	32,5	63,6	68,7	4,0	48,3
49	28,1	32,5	59,7	67,3	60,2	602
50	28,3	32,5	58,9	67,8	685	680

*Усредненный показатель 20 замеров в каждой точке.

рования. Всего было отобрано 50 сухих образцов соскобов со скальных пород и 30 альгологических проб различных водорослевых разрастаний в местах с сочащейся водой и под капельным орошением. Места отбора проб указаны на рис. 1.

В лаборатории альгологические пробы из пробирок просматривали под микроскопом в живом состоянии, а затем фиксировали 4 %-м раствором формалина для дальнейшего исследования. Сухие образцы породы использовали для получения накопительных культур. Для этого стерильным ножом соскабливали поверхность породы и полученный материал помещали в чашки Петри на питательную среду следующего состава: $Ca(NO_3)_2$ – 0,200 г; KH_2PO_4 – 0,100 г; $MgCl_2$ – 0,200 г; $FeCl_3$ – 0,008 г; водопроводная вода – 1000 мл; 1,0 % агар. Культуры выращивали в полуподвальном помещении при температуре 25 °С и подсвечивании лампами дневного света в световом режиме 12:12.

Для более полного выявления видового состава водорослей культуры просматривали с момента появления первых признаков роста в течение четырех месяцев культивирования. Все виды определяли в живом состоянии с помощью световых микроскопов МБИ-3 (ЛОМО) и Olympus BX-40. Определение видов водорослей проводили с использованием следующих определителей: Desikachary, 1959; Кондратьєва, 1968; Ettl, Gärtner, 1995; Komarek, Anagnostidis, 1998, 2005. Для синезеленых водорослей нами принята система И. Комарека и К. Анагностидиса (Komárek, Anagnosdidis, 1989, 1998, 2005). Эукариотические водоросли приведены по системе, принятой в „Cyanoprokaryotes and Algae of Continental Israel" (Nevo & Wasser (eds.), 2000), с некоторыми уточнениями в свете современных представлений о системе *Chlorophyta* s.l. (Царенко, 2005; www.algaebase.org).

Встречаемость видов водорослей (*F*) в пещере Сефуним определяли по формуле $F = n/N$, где n – количество пунктов отбора проб, где найден вид; N – общее количество пунктов отбора проб в пещере (50). Для сравнения видового состава водорослей использовали коэффициент Серенсена-Чекановского (программный модуль "GRAPHS", Новаковский, 2004).

Результаты и обсуждение

Как показало прямое микроскопирование и культивирование образцов, в пещере Сефуним представлена богатая и разнообразная альгофлора. Из 50 участков стен, где были отобраны фрагменты породы, только на двух (п.п. 21 и 22, см. рис. 1), расположенных в наиболее удаленном от входа участке, не были обнаружены признаки фотосинтезирующих организмов, а стена была покрыта темно-бурым налетом неорганической природы. Во всех других случаях отмеченные нами при визуальном осмотре налеты различной фактуры и цвета (от светло-зеленого, оливкового, изумрудного до зеленовато-бурого и почти черного), покрывающие стены пещеры, были образованы водорослями.

Всего в пещере Сефуним нами выявлено 69 видов водорослей из четырех отделов (*Cyanoprokaryota* – 45; *Bacillariophyta* – 7; *Xanthophyta* – 2; *Chlorophyta* – 15). Они принадлежат к пяти классам, 10 порядкам, 25 семействам и 45 родам.

Синезеленые водоросли преобладали по видовому богатству во всех систематических категориях (табл. 2).

Таблица 2. **Систематический состав альгофлоры пещеры Сефуним, % (Израиль)**

Таксон	Терраса	Передний зал	Внутренний зал	В целом
Cyanoprokaryota	**73,9**	**68,0**	**66,7**	**65,2**
Cyanophyceae	73,9	68,0	66,7	65,2
Chroococcales	34,8	30,8	25,9	27,5
Oscillatoriales	23,9	15,4	22,3	23,2
Nostocales	15,2	19,2	18,5	14,5
Bacillariophyta	**8,7**	**0**	**22,3**	**10,1**
Bacillariophyceae	8,7	0	22,3	10,1
Pennales	8,7	0	22,3	10,1
Xanthophyta	**2,2**	**7,7**	**0**	**2,9**
Xanthophyceae	2,2	7,7	0	2,9
Michococcales	2,2	0	0	2,9
Chlorophyta	**15,2**	**30,8**	**11,1**	**21,7**
Chlorophyceae	6,5	11,5	7,4	8,7
Chlamydomonadales	2,2	0	3,7	2,9
Chlorococcales	2,2	3,8	3,7	2,9
Sphaeropleales	2,2	3,8	0	2,9
Trebouxiaphyceae	8,7	19,2	3,7	13,0
Chlorellales	4,3	7,7	3,7	2,9
Trebouxiales	6,5	15,4	0	10,1
Всего видов, ед./ %	46/ 100	26/ 100	27/ 100	69/ 100

Из эукариотических водорослей наиболее богатыми в видовом отношении были порядки *Pennales* из диатомовых и *Trebouxiales* из зеленых (10,1 % каждый). Среди семейств наиболее разнообразно были представлены *Chroococcaceae*, *Phormidiaceae*, *Nostocaceae*, к каждому из которых относилось 10,1 % видов. Большинство обнаруженных родов (30) были представлены одним видом, 10 родов – двумя, роды *Aphanothece* Näg. и *Aphanocapsa* Näg. – тремя видами каждый, *Leptolyngbya* Anag. et Komárek и *Phormidium* Kütz. – четырьмя видами каждый, а абсолютным лидером по видовому богатству оказался род *Chroococcus* Näg. (6 видов). Встречаемость видов водорослей (*F*) в пещере Сефуним была невысока. Самым распространенным видом оказался *Chroococcus varius* (49 %), за ним с большим отрывом следовали *Mychonastes homosphaera* (23,5 %), *Nostoc linckia* (21,5 %) и *Chlorella vulgaris* – (15,7 %). Встречаемость остальных видов не превышала 11 %, из них 32 вида были найдены лишь 1 раз.

Интересно проследить смену альгосообществ и их доминантов по мере продвижения в глубь пещеры. Валуны, расположенные на террасе при входе в пещеру (где микроклиматические условия отражают экспозицию склона диспозиции), были покрыты пятнами лишайников и хорошо развитыми водорослевыми налетами и пленками от травянисто-зеленого до глубокого темно-зеленого цвета. Эти разрастания состояли из разнообразных *Cyanoprokaryota* с

небольшими примесями зеленых и диатомовых водорослей. Пленкообразователями здесь выступали *Leptolyngbya fallax*, *Symploca elegans*, *Schizothrix calcicola*, *Trichormus variabilis*, *Cylindrospermum muscicola*, *Tolypothrix fasciculata*, виды рода *Nostoc*. Слизистый войлокообразный налет темно-зеленого цвета образовывали прямостоящие нити *Homoeothrix janthina*, у основания которых располагались темные скопления колоний *Chroococcus varius*. Стены внешнего зала, примыкающие к террасе, где уровень освещения в целом снижается, были покрыты тонким порошистым налетом от светло-зеленого до изумрудного цвета, образованного преимущественно одноклеточными зелеными водорослями: по площади покрытия здесь преобладали *Chlorella vulgaris* и *Mychonastes homosphaera*. Из представителей других отделов можно отметить вид *Chloridella minuta* из желтозеленых, образовавший в нескольких местах переднего зала очень тонкий налет светло-зеленого цвета. Кое-где на стенах самостоятельные разрастания образовывали *Chroococcus varius*, *Trichormus variabilis*, *Nodularia harveyana* и *Nostoc linckia* f. *terrestris*.

Во внутреннем зале пещеры, отделенном от внешнего зала чередой крупных валунов и сталагмитов, которые почти полностью блокируют проникновение солнечных лучей, цвет разрастаний на стенах меняется – на смену изумрудно-зеленому приходят оттенки от зеленовато-бурого до темно-бурого, почти черного. Изменяется и состав образующих их водорослей – снижается систематическое разнообразие доминантов, эукариотические водоросли почти полностью вытесняются цианопрокариотами. Самым распространенным видом здесь оказался *Chroococcus varius*, чьи макроскопические разрастания в виде порошистого налета от очень темно-зеленого до почти черного цвета покрывали стены внутреннего зала пещеры. Другие обильно развивающиеся виды уступали ему в частоте встречаемости и площади покрытия стен, образуя локальные разрастания в отдельных точках. Так, темный зелено-бурый налет с бородавчатой поверхностью состоял из переплетения нитей *Pseudophormidium hollerbachianum* и колоний *Gloeocapsa nigrescens*, на другом участке стены внутреннего зала было обнаружено темно-бурое пятно из колоний *Gloeocapsopsis dvorakii*. В налетах на стенах также встречались небольшие участки, покрытые пленками азотфиксирующих синезеленых водорослей: *Nostoc linckia* f. *terrestris*, *Trichormus variabilis*, *Nodularia spumigena*, *Cylindrospermum muscicola*.

Если же оценивать в целом видовое разнообразие водорослей разных частей пещеры: террасы, внутреннего и внешнего зала, то можно отметить резкое снижение числа видов водорослей при переходе от освещенного входа внутрь пещеры – от 46 до 26, что подтверждает приоритетное значение фактора освещенности для видового богатства альгофлоры. Внутри пещеры количество видов как внешнего (26), так и внутреннего (27) залов было практически одинаковым, а различия между ними обнаруживались на систематическом уровне (см. табл. 2): для цианопрокариот это было увеличение доли осциллаториальных нитчаток во внутреннем зале на фоне сокращения числа видов хроококкальных, у эукариотических водорослей изменения произошли на уровне отделов – во

внутреннем темном зале пещеры из флористического спектра исчезают *Xantophyta*, *Chlorophyta* уступают диатомовым второе место по видовому богатству.

Указанные отличия были выявлены при сравнении состава водорослей в разных структурных частях пещеры, но следовало установить, действие каких именно факторов играет основную роль в распространении видов водорослей в изученных экотопах. Как известно, видовое богатство и обилие водорослей в пещерах очень сильно зависит от того, как далеко в них может проникать солнечный свет. В спелеобиологической литературе первой половины XX в. предпринимались попытки зонировать пещеры по степени освещенности либо по связанной с ними растительности (Шербэнеску, Деку, 1962), выделяя зоны прямого и косвенного освещения, а также рассеянного света, либо зону развития цветковых растений (лиминарная зона), зону споровых растений (сублиминарную) и внутреннюю зону, которую некоторые авторы также делят на полутемную и темную. Однако такое деление часто не отражает реальной ситуации, так как даже в тех частях пещеры, которые расположены непосредственно у входа, часто встречаются участки, полностью затемненные выступами скальных пород, в то же время в течение светового дня, в зависимости от экспозиции входа, солнечные лучи в определенные моменты времени могут проникать в глубь пещеры (см. табл. 1). Еще одним фактором, оказывающим значительное влияние на состав спелеоальгосообществ, выступает наличие дополнительного увлажнения (Vinogradova et al., 1998). В изученной нами пещере в нескольких местах наблюдались пятна фильтрации, у задней стенки пещеры капающая вода попадала в своеобразный «ковш» около 20 см глубиной, а при входе валуны кое-где орошались капельно. И наконец, различия в геологической природе и структуре горных пород также могут влиять на состав населяющих их водорослей (Vinogradova et al., 2004). В пещере Сефуним стены имеют различное геологическое строение – западная стена пещеры образована более древними и твердыми сеноманскими породами, а восточная сложена туронскими рифовыми белыми кристаллическими известняками с многочисленными хорошо заметными ископаемыми остатками. Кроме того, в центре пещеры расположено несколько крупных сталагмитов. Таким образом, при стабильных температуре и влажности воздуха именно свет, наличие дополнительной влаги и геологическая природа стен пещеры могут оказывать решающее влияние на альгофлору пещеры Сефуним.

Для выявления особенностей систематической структуры и распространения водорослей в пещере Сефуним мы разделили все изученные экотопы на три группы по степени освещенности: 1) – участки с низкой освещенностью (1-100 лм; 36 пунктов[1]); 2) – участки со средней освещенностью (100,1-300 лм; 8 пунктов); 3) – участки с высокой освещенностью (> 300 лм; 6 пунктов). Кроме того, были проанализированы видовое богатство, систематическое разнообразие и таксономическая структура альгофлоры участков атмосферного увлажнения и тех, где имелась дополнительная влага. Как видно из табл. 3,

[1] Количество проб, отобранных в каждом пункте, могло быть неодинаковым.

таксономическое разнообразие *Cyanoprokaryota* в разных микроэкологических условиях было сходным, что свидетельствует о высокой экологической пластичности этой группы.

Видовое и систематическое разнообразие диатомовых водорослей в большей степени зависело от присутствия дополнительной влаги, чем от степени освещенности (см. табл. 3). Их доля в увлажненных местах составляла 17, 1 %, в то время как на сухих участках – всего 2,1 %. Без учета фактора дополнительного увлажнения доля *Bacillariophyta* на участках с низким (13,9 %) и высоким (10,2 %) уровнями освещенности была вполне сопоставима. Это совпадает с выводами других авторов о влиянии увлажнения на разнообразие и обилие водорослей, в частности диатомей, в пещерах (Dayner, Johansen, 1991).

Таблица 3. **Таксономическое разнообразие альгофлоры пещеры Сефуним в разных экологических условиях**

Таксон	В целом	Освещенность			Дополнительная влага	
		Н	С	В	есть	нет
Cyanoprokaryota						
Порядки	3	3	3	3	3	3
Семейства	10	7	6	10	9	8
Роды	25	18	10	18	18	19
Виды	45	24	13	29	29	30
Bacillariophyta						
Порядки	1	1	-	1	1	1
Семейства	3	3	-	2	3	2
Роды	6	5	-	4	6	1
Виды	7	6	-	4	7	1
Xanthophyta						
Порядки	1	1	1	-	1	1
Семейства	2	1	1	-	1	1
Роды	2	1	1	-	1	2
Виды	2	1	1	-	1	2
Chlorophyta						
Порядки	5	5	3	3	3	5
Семейства	10	8	3	5	3	9
Роды	12	9	3	6	3	11
Виды	15	11	3	6	3	13
Среднее число видов в пробе	3,2	2,3	2,8	8,3	6,9	2,6

Обозначения. Здесь и в табл. 4: (Н – участки с низкой освещенностью (1-100 лм); С – участки со средней освещенностью (100,1-300 лм); В – участки с высокой освещенностью (> 300 лм).

Таблица 4. **Список видов водорослей пещеры Сефуним, Израиль**

Таксон	Освещенность			Вода		Экологическая характеристика	Распространение в Израиле
	Н	С	В	есть	нет		
Cyanoprokaryota							
Aphanocapsa fusco-lutea Hansg.	+	+	-	-	+	а	W, R
Aph. muscicola (Menegh.) Wille	-	+	+	-	+	а	W, R, C
Aph. parasitica (Kütz.) Komárek et Anagn.	+	-	+	+	+	в	W, S, R, C
Aphanothece castagnei (Bréb.) Rabenh.	-	+	+	+	-	а	W, R, C
Aph. nidulans Rich.	+	-	-	-	+	в-п	W, S, R, C
Aphanothece saxicola Näg.	+	+	+	+	+	а	W, S, R, C
Calothrix parietina (Näg.) Thur.	-	-	+	+	-	а	W, S
Calothrix sp.	-	-	+	+	-		
Chroococcus cohaerens (Bréb.) Näg.	-	-	+	+	-	а	W
**Ch. helveticus* Näg.	-	+	-	-	+	а	
**Ch. lithophilus* Erceg.	-	-	+	+	-	а	
**Ch. pallidus* Näg.	-	-	+	+	-	а	
Ch. tenax (Kirchn.) Hieron.	-	-	+	-	+	а	W
Ch. varius A. Brown	+	+	+	+	+	а	W, R, C
Cyanobacterium cf. *synechococcoides* Komárek	+	-	+	+	+	а	
**Cyanobium diatomicola* (Geitl.) Komárek et al.	+	+	-	-	+	в-а	
Cylindrospermum licheniforme (Bory) Kütz.	+	-	-	-	+	а-п	C
C. muscicola Kütz.	-	+	+	+	+	а-п	C
Gloeocapsa kuetzingiana Näg.	-	+	+	-	+	а	R, C
**G. nigrescens* Näg.	+	-	-	-	+	а	
**Gloeocapsopsis dvorakii* (Novàčék) Komárek et Anagn.	+	-	-	-	+	а	
Homoeothrix janthina (Born. et Flah.) Starm.	-	-	+	+	-	в-а	W

Jaaginema angustissimum (W. West & G.S. West) Anagn. et Komárek	-	-	+	+	-	в-а	R
Leptolyngbya fallax (Hansg. ex Forti) Komárek	-	-	+	+	+	а	R, C
L. nana (Tild.) Anagn. et Komárek	+	+	-	-	+	а	R, C
L. nostocorum (Born. ex Gom.) Anagn. et Komárek	-	-	+	+	-	у	W
**L. subcyanea* (Hansg.) Komárek	+	-	-	+	-	а	
L. martensiana Meneg. ex Gom.	-	-	+	+	-	в-п	W
Nodularia harveyana (Thw.) Thur.	+	-	-	-	+	у	R
**N. spumigena* Mert.	+	-	-	-	+	у	
Nostoc linckia (Roth) Born. et Flah. f. *terrestris* Elenk.	+	+	+	+	+	п-а	R, C
N. punctiforme (Kütz.) Hariot	+	-	+	+	+	у	S, R, C
Oscillatoria rupicola Hansg.	+	-	-	-	+	а	R, C
Phormidium corium Gom.	-	-	+	+	-	в-а-п	W
Ph. aerugineo-coeruleum (Gom.) Anagn. et Komárek	+	+	+	+	+	в-п-а	W, R, C
Ph. amoenum Kütz.	+	-	-	+	-	в-а	W
Ph. animale (Ag. ex Gom.) Anagn. et Komárek	-	-	+	+	-	а-п	W
**Porphyrosiphon fuscus* Gom. ex Frémy	+	-	-	+	-	а	
Pseudophormidium hollerbachianum (Elenk.) Anagn.	+	-	-	+	+	а-п	C
Schizothrix calcicola Gom.	-	-	+	+	-	а	R, C
Symploca elegans Kütz. ex Gom.	-	-	+	+	+	а	S, R
Synechococcus elongatus (Näg.) Näg.	+	-	-	-	+	а	W, R
Synechocystis pevalekii Erceg.	+	-	+	+	+	а	C
Tolypothrix fasciculata Gom.	-	-	+	-	+	а-п	R
Trichormus variabilis (Kütz. ex Born. et Flah.) Komárek et Anagn.	+	+	+	+	+	п-а	S, C
Bacillariophyta							
Achnanthes lanceolata (Bréb. in Kütz.) Grun.	+	-	-	+	-	в	W
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	-	-	+	+	-	п-а	C
Luticola mutica (Kütz.) Mann	+	-	+	+	+	п-а	W, S
Navicula sp. 1	+	-	-	+	-		
Navicula sp. 2	+	-	-	+	-		
Nitzschia sp.	+	-	+	+	-		
Pinnularia borealis Ehr.	+	-	+	+		п-а	W

Xanthophyta							
**Chloridella minuta* P. Gayral & J. Seiz. de Mazan.	+	+	-	+	+	п	
**Gloeobotrys arborum* Geitl.	+	-	-	-	+	п-а	
Chlorophyta							
**Chlamydomonas culleus* Ettl	+	-	-	-	+	п	
Chlamydomonas sp.	-	-	+	+	-		
Chlorella ellipsoidea Gern.	+	-	-	-	+	а	W
Ch. vulgaris Beijer.	+	+	-	-	+	у	W, C
Chlorococcum oleofaciens Train. et Bold	+	-	-	-	+	п	
**Chlorosarcinopsis bastropiensis* Groov. et Bold	+	-	-	-	+	п	
Desmococcus olivaceous (Pers. ex Ach.) Laund.	-	-	+	-	+	а	R
Diplosphaera chodatii Bial. emend. Visch.	+	-	+	-	+	а	R
Elliptochloris cf. *bilobata* Tscher.-Woess	-	+	+	+	-	а	
Muriella terestris B. Petersen	+	-	-	-	+	а-п	S
Mychonastes homosphaera (Skuja) Kalina et Punčoch.	+	+	+	+	+	п-а	R
Myrmecia biatorellae (Tschermak-Woess et Plessl) B. Petersen	+	-	-	-	+	а-п	R
**M. bisecta* Reisigl	+	-	-	-	+	п-а	
Scenedesmus abundans (Kirchn.) Schod.	+	-	-	-	+	у	W
Trebouxia sp.	-	-	+	-	+		
Всего видов	44	17	39	40	46		

* – Новые для Израиля виды водорослей. Экологическая приуроченность видов: а – аэрофитный, в – водный, т – почвенный (террестриальный), у – вид с широкой экологической амплитудой (убиквист). Встречаемость в Израиле (только для таксонов, определенных до вида) дана по типам местообитаний: W – водоемы, S – почвы, R – сухие скалы, C – пещеры.

Что касается среднего числа видов на пробу (см. табл. 3), то этот показатель четко реагирует на экологические различия исследованных участков, и прежде всего на степень освещенности: на ярко освещенных участках этот показатель составлял 8,3 вида на пробу, что более чем в три раза превышает значения, отмеченные как для темной (2,3 вида), так и для сумеречной (2,8) зон. Между участками атмосферного увлажнения (2,6 вида на пробу) и теми, где есть дополнительное увлажнение (6,9 видов), также существует четкое различие в насыщенности проб видами.

Если проанализировать распределение видов в зависимости от уровня освещенности (табл. 4), то можно сделать вывод, что видовое богатство освещенных и темных участков пещеры количественно почти одинаково (39 и 43 вида соответственно), но отличается качественно: доля видов, обнаруженных исключительно на темных участках, составляет 58,1 %, только в освещенных местах нами отмечено 51,3 % видов. А вот сумеречная зона явно носит переходный характер – видовое разнообразие здесь ниже (17 видов), и только один вид (*Chroococcus helveticus*) был найден в этих условиях. Из оставшихся 16 видов шесть (*Aphanothece saxicola, Chroococcus varius, Phormidium aerugineo-coeruleum, Trichormus variabilis, Mychonastes homosphaera*) встречены в пещере Сефуним во всех зонах освещенности и увлажнения, по пять видов – общие с альгофлорой освещенных и темных участков.

Видовой состав водорослей увлажненных и сухих участков пещеры также был достаточно специфичен: из 40 видов, обнаруженных на участках стен и валунах под капельным орошением, 24 вида отмечены только в присутствии дополнительной влаги. В условиях исключительно атмосферного увлажнения развивались 45 видов водорослей, из них 30 видов найдены только здесь.

Сравнение видового состава водорослей участков, отличающихся по уровню освещенности, наличию или отсутствию дополнительной влаги, а также имеющих разную геологическую природу при помощи коэффициента Серенсена-Чекановского (рис. 2), показало, что каждой зоне освещенности соответствует свой состав видов, причем сумеречная зона имеет наименьший уровень сходства со всеми остальными, что обусловлено, прежде всего, различиями в количестве видов. Кроме того, существует четкая корреляция между альгосообществами освещенных и влажных участков (уровень сходства – 78 %), а также затемненных и сухих (K = 75 %), причем первые более тесно связаны со светлыми кристаллическими известняками восточной стены и химически близкими им сталагмитами (см. рис. 1), а вторые тяготеют к более темным и твердым сеноманским породам. Это совпадает с данными о том, что степень интенсивности света, увлажненности и твердости субстрата оказывают влияние на состав альгосообществ (Nienov, Friedmann, 1993; Ortega-Calvo et al., 1995; Vinogradova et al., 1998, 2004; Hernándes-Mariné et al., 2001; Albertano et al., 2005; Gorbushina, 2007).

По своей экологической приуроченности подавляющее число видов водорослей, обнаруженных нами в пещере Сефуним, – аэрофитные формы,

которым сопутствуют почвенно-аэрофитные и виды-убиквисты. Значительная часть этих видов была найдена в Израиле в сходных условиях (см. табл. 4).

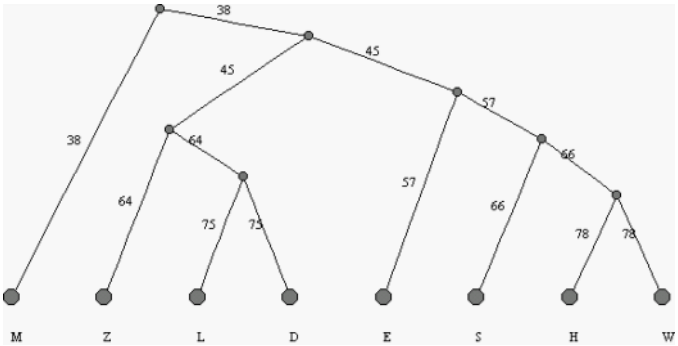

Рис. 2. Дендрограмма сходства альгофлор исследованных типов местообит аний, рассчитанная по методу Серенсена-Чекановского. Освещенность: H – участки с высокой освещенностю (>300 лм); M – участки со средней освещенностю (100,1-300 лм); L – участки с низкой освещенностью (1-100 лм). Увлажнение: W – участки с сочащейся водой; D – атмосферное увлажнение. Субстрат: E – туронские рифовые белые кристаллические известняки; Z – твердые ценоманские известняки; S – сталагмиты

Тринадцать видов оказались новыми для альгофлоры Израиля. Это представители цианей *Chroococcus helveticus*, *Ch. lithophilus*, *Ch. pallidus*, *Cyanobium diatomicola*, *Gloeocapsa nigrescens*, *G. dvorakii*, *Leptolyngbya subcyanea*, *Porphyrosiphon fuscus*, желтозеленые *Chloridella minuta* и *Gloeobotrys arborum*, а также *Chlamydomonas culleus*, *Chlorosarcinopsis bastropiensis* и *Myrmecia bisecta* из *Chlorophyta*.

По типологии пещерных местообитаний (Семиколенных, 2001) изученная нами пещера относится к третьему типу – это пещеры, где активно происходит современный карстовый процесс, куда поступают с поверхности вещество и энергия, а также живые микроорганизмы, перемещающиеся с воздушными потоками в виде взвеси в инфильтационных во дах или в составе органического вещества. По данным микробиологов (Samuelson, 1997; Семиколенных, 1999 : цит. по Семиколенных, 2001), ценозы пещер в этом случае имеют черты зональной почвенной микрофлоры. Учитывая ведущую роль прокариотических фото-автотрофов в спелеоальгоценозах, можно предположить, что этот вывод верен и для них, но для его подтверждения необходимы дальнейшие исследования.

Заключение

В пещере Сефуним представлена богатая и разнообразная альгофлора – здесь выявлено 69 видов водорослей из отделов *Cyanoprokaryota* (45), *Chlorophyta* (15), *Bacillariophyta* (7); *Xanthophyta* (2). Они принадлежат к пяти классам, 10 порядкам, 25 семействам и 45 родам. Синезеленые водоросли преобладали по видовому богатству во всех систематических категориях. Из эукариотических водорослей наиболее богатыми в видовом отношении были порядки *Pennales* из диатомовых и *Trebouxiales* из зеленых. Лидировал по видовому богатству род *Chroococcus* (6 видов).

Встречаемость видов водорослей в пещере была невысокая. Самым распространенным видом оказался *Chroococcus varius* (49 %), за ним с большим отрывом следовали *Mychonastes homosphaera* (23,5 %), *Nostoc linckia* (21,5 %) и *Chlorella vulgaris* (15,7 %).

Отмечено резкое снижение числа видов водорослей при переходе от освещенного входа внутрь пещеры – с 46 до 26, что подтверждает приоритетное значение фактора освещенности для видового богатства альгофлоры. Внутри пещеры отмечено увеличение доли осциллаториальных нитчаток во внутреннем зале на фоне сокращения числа видов хроококкальных, у эукариотических водорослей изменения произошли на уровне отделов – во внутреннем темном зале пещеры из флористического спектра исчезают *Xantophyta*, *Chlorophyta* уступают диатомовым второе место по видовому богатству. Как показал анализ видового богатства, систематического разнообразия и таксономической структуры альгофлоры в отличающихся экологических условиях, видовое и систематическое разнообразие диатомовых водорослей в большей степени зависит от присутствия дополнительной влаги, чем от степени освещенности.

Сравнение видового состава водорослей, обитающих в различных экотопах пещеры при помощи коэффициента Серенсена-Чекановского свидетельствует о наличии в пещере двух типов альгосообществ: те, что развиваются на освещенных и влажных участках, более тесно связаны со светлыми кристаллическими известняками и сталагмитами, и обитающие в затемненных и сухих участках стен, тяготеют к более темным и твердым сеноманским породам. Это совпадает с литературными данными о том, что на состав альгосообществ влияют интенсивность света, степень увлажненности и характер субстрата.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность д-ру Томасу Павличеку (Ин-т эволюции, Израиль) за помощь в полевых исследованиях, а также к.б.н. Леванцу А.А. и к.б.н. Дариенко Т.М. (Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины) за помощь в

определении эукариотических водорослей. Проведение работы частично финансировалось Фондом для исследования генетики и молекулярной эволюции Ancell Teicher.

O.N. Vinogradova[1], *E. Nevo*[2] , *S.P. Wasser*[1,2]

[1]N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
2, Tereschenkovskaya St., 01601 Kiev, Ukraine
[2]International Centre for Cryptogamic Plants and Fungi, Institute of Evolution,
University of Haifa, Mount Carmel, 31905 Haifa, Israel

ALGAE OF THE SEFUNIM CAVE (ISRAEL): SPECIES DIVERSITY AFFECTED BY LIGHT, HUMIDITY AND ROCK STRESSES

Algal flora was studied in the stalagmite cave of Sefunim located in Mount Carmel about 10 km south of Haifa, Israel. Totally 69 species of algae were revealed belonging to *Cyanoprokaryota* (45), *Chlorophyta* (15), *Bacillariophyta* (7), *Xanthophyta* (2); among them 13 species are newly recorded to Israel. Cyanoprokaryotes proved to be the most diverse and abundant group in all studied cave environments. Number of species sharply decreased from the entrance to the end of the cave (from 46 to 26 species) manifesting prior importance of light intensity for species diversity. Taxonomic composition of algae changed along the gradient of illumination as well: in cyanoprokaryotes the share of chroococcal species decreased and of oscillatorian ones increased from the entrance to the end of the cave. As for eukaryotic algae, in the inner chamber xanthophytes disappeared from the floristic spectrum, *Chlorophyta* subjected diatoms second rank in species richness. In studied environment species and taxonomic diversity of diatoms to the greater extend depended on the presence of additional moisture then on level of illumination. It was revealed that light intensity, availability of dripping water kind of rock substratum affect the structure of cavericolous algal communities.

K e y w o r d s : algae, cave Sefunim, species diversity, taxonomic composition, algal ommunities, ecology, Israel.

Кондратьєва Н.В. Синьозелені водорості − *Cyanophyta* // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. – К.: Наук. думка, 1968. − Т. I, вип. 2. – 524 с.

Новаковский А.Б. Возможности и принципы использования програ ммного модуля „GRAPHS". Автоматизация научных исследований. – Сыктывкар: Коми науч. центр УРО РАН, 2004. – Вып. 27. – 31 с.

Семиколенных А.А. Микробиология пещер: история вопроса; задачи; типология пещерных местообитаний и микробных сообществ; ключевые проблемы. Проблемы экологии и охраны пещер: Мат. 1-й общерос. науч.-практ. конф.: "Проблемы экологии и охраны пещер: теоретические и прикладные аспекты" (Красноярск, 7-10 дек. 2001 г.). – Красноярск, 2002. – С. 30-40.

Царенко П.М. Номенклатурно-таксономические изменения в системе «зеленых» водорослей // Альгология. – 2005. – **15**, № 4. – С. 459-467.

Шербэнеску М., Деку В. К изучению пещерных водорослей Олтении // Rev. Biol. – 1962. – **7**, N 2. – P. 201-214.

Albertano P., Bruno L., Bellezza S. New strategies for the monitoring and control of cyanobacterial films on valuable lithic faces // Plant Biosyst. – 2005. – **139**, N 3. – P. 311-322.

Couté, A., Chauveau, O. Algae // Encyclopedia biospeleologica. Vol. 1. – Moulis; Bucarest (Romania), 1994. – P. 371-380.

Cristea V., Nagy-Toth F. Consideratii asupra algelor din ecosistemele subterane // Contrib. Bot. (Cluj-Napoca). – **23**. – P. 17-23.

Dayner D., Johansen J. Observations on the algal flora of Seneca Cavern, Seneca Country, Ohio // Ohio J. Sci. – 1991. – **91**, N 3. – P. 118-121.

Desikachary T.V. Cyanophyta // I.C.A.R. Monographs on Algae. – New Dehli, 1959. – 686 p.

Dor I. A checklist of *Cyanophyta* (*Cyanobacteria*) of Israel and adjacent regions // Isr. J. Plant Sci. – 1998. – **46**. – P. 239-254.

Draganov S.J. Taxonomic structure of cave algal flora: Proc. 7th Intern. Speleol. Congr. (Sheffield, England, Sept., 1977). – P. 155-256.

Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. − Stuttgart, etc.: Gustav Fischer, 1995. – 721 p.

Friedmann I. Geitleria calcarea n. gen. et n. sp. A new atmophytic lime-incrusting blue-green alga (Studies on cave-algae from Israel. I) // Bot. Not. – 1955. – **108**. – P. 439-445.

Friedmann I. Beiträge zur Morphologie und Formwechsel der atmophytischen Bangiodee *Phragmonema sordidum* Zopf. (Studies on cave-algae from Israel. II) // Öest. Bot. Ztschr. – 1956. – **103**, N 5. – P. 613-633.

Friedmann I. Chroococcidiopsis Kashaii sp.n. and the genus *Chroococcidiopsis* (Stud. on cave-algae from Israel. III) // Ibid. – 1961. – **108**, N 4/5. – P. 354-367.

Friedmann I. The ecology of the atmophytic nitrate-alga *Chroococcidiopsis* Kashaii Friedmann (Studies on cave-algae from Israel. IV) // Arch. Microbiol. – 1962. – **42**. – P. 22-25.

Friedmann I. Progress in the biological exploration of caves and subterranean waters in Israel // Intern. J. Speleol. – 1964. – **I**, N 1/2. – P. 29-33.

Gorbushina A. Life on the rocks // Environ Microbiol. – 2007. – **9**, N 7. – C. 1613-1631.

Hajdu L. The flora of Hungarian caves // Karst es Barlag. Spec. issue. – 1977. – P. 39-42.

Hernándes-Mariné M., Roldán M., Clavero E. et al. Phototrophic biofilm morphology in dim light. The case of Puigmolto sinkhole // Nowa Hedw. – 2001. – **123**. – P. 237-253.

Hoffmann L. Caves and other low-light environments: aerophitic photoautotrophic microorganisms // Encyclopedia of environmental microbiology. – New York, John Wiley & Sons, 2002. – P. 835-843.

Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4. *Nostocales* // Arch. Hydrobiol. (Algol. Stud.). – 1989) – **43**. – P. 157-226.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 1. Teil: *Chroococcales* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. – Jena, etc. Gustav Fischer, 1998. – Bd. 19/1. – S. 1-548.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 2. Teil: *Oscillatoriales* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. – Jena, etc.: Elsevier, 2005. – Bd. 19/2. – S. 1-759.

Mulec J., Kosi G. Algae in the aerophytic habitat of Račiške ponikve cave (Slovenia) // Nat. Slov. – 2008. – **10**, N 1. – P. 39-49.

Nevo E. Biodiversity: The evolution Canyon at Nahal Oren, Mt. Carmel, Israel // Isr. J. Plant Sci. – 1994. – **42**. – P. 83.

Nevo E., Wasser S.P. (eds.). Cyanoprokaryotes and algae of continental Israel // Biodiversity of Cyanoprokaryotes. Algae and Fungi of Israel. – Königstein: Koeltz. Sci. Books, 2000. – 629 p.

Nienow J.A., Friedmann I. Terrestrial lithophytic (rock) communities // Wiley series in ecological and applied microbiology; Antarctic microbiology. − New York: Wiley-Liss. Inc., 1993. – P. 343-412.

Olami Ya. Prehistoric Carmel. Published by Israel exploration society, Jerusalem M. Stekelis museum of prehistory. – Haifa, 1984.

Ortega-Calvo J.J., Ariño X., Hernándes-Mariné M., Saiz-Jimenes C. Factors affecting the weathering and colonization of monuments by phototrophic microorganisms // Sci. Total. Environ. – 1995. – **167**. – P. 329-341.

Ronen A. Sefunim prehistoric sites. Mount Carmel, Israel. BAR Intern. Ser., 1984. – V. 1. – 230 p.

Vinogradova O.N., Kovalenko O.V., Wasser S.P. et al. Algae of the Mount Carmel National Park (Israel) // Альгология. – 1995. – **5**, № 2. – С. 178-192.

Vinogradova O.N., Kovalenko O.V., Wasser S.P. et al. Species diversity gradient to darkness stress in blue-green algae // Cyanobacteria: a microscale test in a prehistoric cave, Mount Carmel, Israel // Isr. J. Plant Sci. – 1998. – **46**, N 3. – P. 366-378.

Vinogradova O.N., Kovalenko O.V., Wasser S.P. et al. Cyanoprocaryotes / Cyanobacteria of Jamal Cave, Nahal Mearot Nature Reserve, Mount Carmel, Israel // IJA. – 2000. – **2**, N 1. – P. 41-50.

Vinogradova O.N., Pavlíček T., Darienko T., Nevo E. First data on algae of the Mount Sdom salt cave, Dead Sea area, Israel. XV Intern. Symp. Biospeleol, San Paulo (Brazil), 7-10 July, 2001.

Vinogradova O.N., Levanets A., Nevo E. Diversity of algae in stalagmite cave near Haifa (Israel). 16-th Intern. Symp. of Biospeleol., Verona (Italy), 8-15 Sept., 2002.

Vinogradova O.N., Kovalenko O.V., Levanets A. et al. Epilithic algal communities of dry rocks of the Negev Desert, Israel // Ukr. Bot. J. – 2004. – **61**, N 2. – P. 7-20.

Vinogradova O.N., Kislova O.A., Darienko T. et al. Cyanobacteria and chlorophytes of the Mount Sdom salt cave, Dead Sea area, Israel. Algae in Terrestrial ecosystems. Abstr. Intern. Conf., Kaniv, 2005. – P. 68.

Получена 10.09.08

Рекомендовала к печати Н.В. Кондратьева