

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЦИАНОБАКТЕРИЙ И ВОДОРОСЛЕЙ В РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ МЕСТООБИТАНИЙ В ПЕЩЕРАХ РОССИИ И РЕСПУБЛИКИ АБХАЗИЯ

Ш.Р. Абдуллин

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной
Азии ДВО РАН, г. Владивосток*

Рассмотрено влияние типа местообитания на биоразнообразии и распределение цианобактерий и водорослей в 50 пещерах России и 3 пещерах Республики Абхазия. Выявлено, что он оказывает статистически значимое воздействие. В грунте, на стенах и в аэропланктоне изученных пещер доминировали представители отдела Cyanobacteria (Cyanoprokaryota) и класса Cyanophyceae, в пелагиали – представители отдела Chlorophyta, классов Cyanophyceae и Chlorophyceae, в донных отложениях – представители отдела Ochrophyta и класса Bacillariophyceae. Наибольшее видовое богатство цианобактерий и водорослей было выявлено в грунте пещер, наименьшее – в аэропланктоне.

Ключевые слова: биоразнообразии, цианобактерии, водоросли, пещеры, местообитания

BIODIVERSITY AND DISTRIBUTION OF CYANOBACTERIA AND ALGAE IN VARIOUS TYPES OF HABITATS IN THE CAVES OF RUSSIA AND SOME NEIGHBORING COUNTRIES

Sh.R. Abdullin

*Federal Scientific Center of East Asian Terrestrial Biodiversity, FEB RAS,
Vladivostok, Russia*

The impact of habitat type on biodiversity and distribution of cyanobacteria and algae was examined in 50 caves of Russia and 3 caves of Republic of Abkhaziya. It is revealed that it has a statistically significant effect. Representatives of the Cyanobacteria (Cyanoprokaryota) and Cyanophyceae dominated in the ground, on the walls and in the aeroplankton of the studied caves; representatives of Chlorophyta, Cyanophyceae and Chlorophyceae prevailed in pelagic zone; representatives of Ochrophyta and Bacillariophyceae dominated in the bottom sediments. The greatest

species richness of cyanobacteria and algae was found in the ground of the caves, the smallest – in the aeroplankton.

Key words: biodiversity, cyanobacteria, algae, caves, habitats

Биоразнообразие – очень важный исчерпаемый ресурс планеты, который обеспечивает функционирование экосистем и биосферы в целом (Миркин, Наумова, 2004; Хански, 2010). Инвентаризация состава криптогамного блока экосистем, в частности, цианобактерий и водорослей, всё ещё далека от завершения. Это отрицательно сказывается на решении проблемы сохранения биологического разнообразия (Сытник, Вассер, 1992). Пещеры – специфические экосистемы со своей уникальной биотой, в состав которой входят цианобактерии и водоросли (Culver, Ripan, 2009; Абдуллин, 2014). Изучению этой особой группы организмов уделяется всё возрастающее внимание как в мире (Claus, 1955; Friedmann, 1955; Jones, 1965; Mazon-Williams, 1966; Rushforth et al., 1984; Dayner, Johansen, 1991; Coute, Chauveau, 1994; Виноградова и др., 1997; Hoffmann, 2002; Дариенко, Гоффманн, 2006; Smith, Olson, 2007; Falasco et al., 2014; Pfendler et al., 2018), так и в России (Abdullin, Sharipova, 2004; Абдуллин, 2005, 2011, 2015; Шарипова, Абдуллин, 2006; Мазина, 2010). Биоразнообразие цианобактерий и водорослей пещер России и сопредельных государств как в целом, так и в отдельных их местообитаниях изучено недостаточно, поэтому анализ особенностей распределения этих организмов представляет интерес для исследования экологии и биологии биоты пещер.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 50 различных по морфологии и залегающим породам пещерах Российской Федерации: Левобережная (Ленинградская область); Красная, Солдатская, Сказка (Республика Крым); Голубинский провал, Певческая эстрада (Архангельская область); Большие Дивы, Малые Дивы (Воронежская область); Воронцовская, Большая Ахштырская (Краснодарский край); Баскунчакская (Астраханская область); Сокская 1/3 (Самарская область); Уразаевская, Чекан-Тамакская 1, Чекан-Тамакская 2, Чекан-Тамакская 3 (Республика Татарстан); Российская, Геологов 2, Кунгурская ледяная (Пермский край); Икская, Шумиловская, Дудкинская штольня, Под висячим камнем, Куэшта, Вертолетная, Хлебодаровская, Киндерлинская, Аскинская, Пропащая яма, Шульган-Таш, Акбузат (Виктория), Космонавтов,

Кутук-Сумган (Республика Башкортостан); Северная, Пасть Дракона (Свердловская область); Комариная, Алёнушка, Игнатьевская, Верхний Понор, Шумящий Понор, Эссюмская (Челябинская область); Кёк-Таш, Большая Талдинская, Нижняя Иогачская (Республика Алтай); Ледяная, Водораздельная (Красноярский край); Белый Дворец, Приморский Великан (Приморский край); Гончарова, Погибшая (Камчатский край) и в 3 пещерах Республики Абхазия: Снежная, Колодец, Новоафонская.

Материалом для работы послужили 1206 проб грунта, воды, донных отложений, соскобов и мазков со стен, воздуха, отобранных с применением модифицированных стандартных методик (Абдуллин, 2015) с 1998 по 2013 гг.

Выявление видового состава цианобактерий и водорослей в пробах проводили в лаборатории прямым микроскопированием, на «стёклах обрастания» (Голлербах, Штина, 1969) и после культивирования образцов в жидкой минеральной среде № 6 (Громов, 1965) с добавлением силиката натрия. Образцы воды профильтровывали через мембранные фильтры МФАС-Б-4 (средний диаметр пор – 0,5 мкм), затем их также помещали в среду № 6. Для уточнения видов некоторые цианобактерии и водоросли выделялись в чистые культуры методом капилляров, позволяющим получить сразу аксеничную культуру (Сиренко и др., 1975). Цианобактерии и водоросли культивировались в люминостате при освещённости 2500–3000 лк и при комнатной температуре. Для более полного выявления видового состава культуры периодически просматривались в течение восьми месяцев культивирования. В исследованиях использовали световые микроскопы «Биолам 70» и «Микмед-1». Некоторые виды диатомовых водорослей были определены с использованием трансмиссионной (H-300) и сканирующей (JSM-25S и ZEISS EVO 40) электронной микроскопии. Ряд штаммов диатомеи *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm. был идентифицирован путем сравнения нуклеотидных последовательностей участка гена *rbcL* (Amato, 2007).

Обилие цианобактерий и водорослей оценивали по 7-балльной шкале (Абдуллин, 2015). Частота встречаемости видов (F) рассчитывалась по формуле: $F = a/A \cdot 100\%$, где *a* – число образцов, в которых обнаружен вид, *A* – общее число исследованных образцов (Кузяхметов, Дубовик, 2001).

При идентификации цианобактерий и водорослей использовался ряд определителей: В.М. Андреева (1998), М.М. Голлербах с соавт. (1953), М.М. Забелина с соавт. (1951), О.М. Матвиенко, Т.В. Догадина

(1978), Н.А. Мошкова, М.М. Голлербах (1986), П.М. Царенко (1990), K. Krammer, H. Lange-Bertalot (1986; 1988; 1991a; 1991b), H. Ettl, G. Fischer (1983), J. Komárek, B. Fott (1983), J. Komárek, K. Anagnostidis (1999, 2005), J. Komárek (2013). Систематика цианобактерий и водорослей составлена согласно M.D. Guiry, G.M. Guiry (2014).

К ведущим были отнесены надвидовые таксоны, содержащие не менее 50 % всех видов. Статистический анализ данных выполнен с использованием программы Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

С помощью дисперсионного анализа с ковариантами было выявлено, что на биоразнообразии и распределении цианобактерий и водорослей в пещерах тип местообитания оказывает статистически значимое воздействие ($p < 0.05$). Основными типами местообитаний в пещерах являются грунт, стены, пелагиаль, донные отложения и аэропланктон.

Цианобактерии и водоросли отсутствовали в 193 пробах грунта (35,5 % от всех проб грунта), 166 мазках и соскобах со стен (38,4 % от всех мазков и соскобов со стен), 37 пробах воды (38,5 % от всех проб воды), 3 пробах донных отложений (3,2 % от всех проб донных отложений) и 15 пробах воздуха (48,4 % от всех проб воздуха), что, по-видимому, связано с экстремальными условиями обитания в пещерах.

В грунте пещер России и Республики Абхазия выявлено 216 видов и внутривидовых таксонов цианобактерий и водорослей, относящихся к 4 отделам (табл. 1), 11 классам (табл. 2) и 57 семействам (табл. 3). Доминирующие семейства включили в себя 56,9% от общего числа видов и внутривидовых таксонов (табл. 3). Только в грунте выявлены представители семейств Spirulinaceae, Pleurochloridaceae, Actinochloridaceae. В этом местообитании наиболее часто отмечены

Таблица 1. Таксономический состав цианобактерий и водорослей различных местообитаний изученных пещер (на уровне отделов) [Table 1. Cyanobacteria and algae taxonomic composition of various habitats of the studied caves (Divisions level)]

Отдел	Грунт	Стены	Пелагиаль	Донные отложения	Аэро-планктон
Сyanobacteria (Сyanoprokaryota)	83	55	15	55	6
Ochrophyta	74	49	10	63	-
Charophyta	4	5	3	4	-
Chlorophyta	55	43	22	35	2
Всего видов	216	152	50	157	8

Таблица 2. Таксономический состав цианобактерий и водорослей различных местообитаний изученных пещер (на уровне классов) [Table 2. Cyanobacteria and algae taxonomic composition of various habitats of the studied caves (Classes level)]

Класс	Грунт	Стены	Пелагиаль	Донные отложения	Аэро-планктон
Cyanoophyceae	83	55	15	55	6
Bacillariophyceae	66	42	9	60	-
Coscinodiscophyceae	1	3	-	-	-
Fragilariophyceae	3	1	-	1	-
Eustigmatophyceae	1	2	-	1	-
Xanthophyceae	3	1	1	1	-
Conjugatophyceae	3	4	1	3	-
Klebsormidiophyceae	1	1	2	1	-
Chlorophyceae	40	31	15	24	2
Trebouxiophyceae	14	11	6	11	-
Ulvoophyceae	1	1	1	-	-

Таблица 3. Ведущие семейства цианобактерий и водорослей различных местообитаний изученных пещер [Table 3. Dominant families of cyanobacteria and algae of various habitats of the studied caves]

Семейство	Грунт	Стены	Пелагиаль	Донные отложения	Аэро-планктон
Nostocaceae	19	11	3	15	2
Naviculaceae	20	12	2	13	-
Phormidiaceae	17	16	2	13	-
Pseudanabaenaceae	11	6	2	9	-
Chlorococcaceae	10	8	4	8	-
Bacillariaceae	9	7	2	15	-
Achnanthidiaceae	7	4	2	7	-
Chlorellaceae	7	4	5	6	-
Merismopediaceae	8	6	3	-	2
Diadesmidaceae	7	7	-	-	-
Pinnulariaceae	8	-	-	-	-
Scenedesmaceae	-	-	3	-	-
Klebsormidiaceae	-	-	2	-	-
Coccomyxaceae	-	-	2	-	-
Selenastraceae	-	-	2	-	-

виды: *Mychonastes homosphaera* (Skuja) Kalina et Punc., *Nostoc punctiforme* Har., *Leptolyngbya boryana* (Gom.) Anagn. et Kom., *Muriella magna* Fritsch et John, *Nostoc paludosum* Kütz. ex Born. et Flah., *Leptolyngbya gracillima* (Zopf ex Hansg.) Anagn. et Kom., *Muriella terrestris* Petersen, *Chlorella vulgaris* Beyer. [Beijer.], *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Menegh., *Chlorococcum minutum* R.C. Starr, *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm.

На стенах пещер России и Республики Абхазия выявлено 152 вида и внутривидовых таксона цианобактерий и водорослей, относящихся к 4 отделам (табл. 1), 11 классам (табл. 2) и 52 семействам (табл. 3). Доминирующие семейства включили в себя 53,3% от общего числа видов и внутривидовых таксонов (табл. 3). Только на стенах выявлены представители семейств Scytonemataceae, Aulacoseiraceae, Pseudocharaciopsidaceae. В этом местообитании наиболее часто отмечены виды: *Mychonastes homosphaera*, *Nostoc punctiforme*, *Klebsormidium flaccidum* (Kütz.) Silva, Mattox et Black., *Leptolyngbya boryana*, *Muriella magna*, *Nostoc paludosum*, *Leptolyngbya gracillima*, *Muriella terrestris*, *Chlorella vulgaris*, *Chlorococcum infusionum*, *Chlorococcum minutum*, *Stichococcus minor* Näg., *Phormidium ambiguum* Gom., *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. in Cleve et Grun., *Humidophila contenta* (Grunow) Lowe, Kocielek, J.R.Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová.

В пелагиали пещер России и Республики Абхазия выявлено 50 видов и внутривидовых таксонов цианобактерий и водорослей, относящихся к 4 отделам (табл. 1), 8 классам (табл. 2) и 29 семействам (табл. 3). Водоросли классов *Coscinodiscophyceae*, *Fragilariophyceae* и *Eustigmatophyceae* отсутствовали. Доминирующие семейства включили в себя 68,0% от общего числа видов и внутривидовых таксонов (табл. 3). В пелагиали пещер наиболее часто встречались виды: *Mychonastes homosphaera*, *Nitzschia palea*, *Leptolyngbya boryana*, *Chlorella vulgaris*.

В донных отложениях пещер России и Республики Абхазия выявлено 157 видов и внутривидовых таксонов цианобактерий и водорослей, относящихся к 4 отделам (табл. 1), 9 классам (табл. 2) и 47 семействам (табл. 3). Водоросли классов *Coscinodiscophyceae* и *Ulvophyceae* отсутствовали. Доминирующие семейства включили в себя 54,8% от общего числа видов и внутривидовых таксонов (табл. 3). Только в донных отложениях выявлены представители семейств *Gomphonemataceae*, *Eunotiaceae*. В этом местообитании наиболее часто отмечены виды: *Nostoc punctiforme*, *Nitzschia palea*, *Leptolyngbya boryana*, *Navicula minima* Grun. in van Heurck, *Muriella magna*, *Nostoc paludosum*, *Leptolyngbya gracillima*, *Muriella terrestris*, *Mychonastes*

homosphaera, *Leptolyngbya foveolaria* (Gom.) Anagn. et Kom., *Eolimna subminuscula* (Mang.) Gerd Moser, Lange-Bertalot et Metzeltin, *Rossthidium pusillum* (Grun.) Round et Bukhtiyarova, *Halumphora montana* (Krasske) Levkov, *Chlorococcum infusionum*, *Chlorococcum minutum*.

В аэропланктоне пещер России и Республики Абхазия выявлено 8 видов цианобактерий и водорослей, относящихся к 2 отделам (табл. 1), 2 классам (табл. 2) и 6 семействам (табл. 3). Два доминирующих семейства включили в себя 50,0% от общего числа видов (табл. 3). В этом местообитании наиболее часто встречался вид *Mychonastes homosphaera*.

В целом в грунте, на стенах и в аэропланктоне доминировали представители отдела Cyanobacteria (Cyanoprokaryota) и класса Cyanophyceae, в пелагиали – представители отдела Chlorophyta, классов Cyanophyceae и Chlorophyceae, в донных отложениях – представители отдела Ochrophyta и класса Bacillariophyceae (таблицы 1 и 2). Вид *Mychonastes homosphaera* встречался во всех местообитаниях. Таксономический состав цианобактерий и водорослей различных местообитаний пещер на разных уровнях различался. Наибольшее видовое богатство было выявлено в грунте пещер (табл. 1). Это, скорее всего, связано с тем, что видовой состав грунта пополняется за счет заноса данных организмов инфлюационным и антропогенным путями (Абдуллин, 2015), а также в связи с наибольшей относительной долей проб грунта. Значительное видовое разнообразие было выявлено и в донных отложениях. По-видимому, в указанном местообитании происходит занос видов инфлюационными водами, и он представляет собой своеобразный банк спор и зачатков цианобактерий и водорослей. На это указывает и то, что всего 3 пробы донных отложений не содержали цианобактерий и водорослей. Стены пещер также отличались богатым видовым составом, в основном, за счет стен освещенной зоны. Пелагиаль имела относительно низкое видовое богатство цианобактерий и водорослей в связи с тем, что большинство гидросистем пещер являются проточными. Возможно, небольшое число цианобактерий и водорослей, отмеченное в аэропланктоне, обусловлено тем, что данное местообитание не является характерным для исследуемых организмов.

По данным литературы большинство наиболее часто встречающихся видов цианобактерий и водорослей различных местообитаний изученных пещер России и Республики Абхазия были отмечены и в сходных местообитаниях пещер Европы, Северной Америки, Гавайев,

Израиля (Claus, 1955; Jones, 1965; Rushforth et al., 1984; Dayner, Johansen, 1991; Виноградова и др., 1997; Дариенко, Гоффманн, 2006; Smith, Olson, 2007; Falasco et al., 2014).

Таким образом, на биоразнообразии и распределении цианобактерий и водорослей в 53 изученных пещерах России и Республики Абхазия тип местообитания оказывает статистически значимое воздействие. В грунте, на стенах и в аэропланктоне доминировали представители отдела Cyanobacteria (Cyanoprokaryota) и класса Cyanophyceae, в пелагиали – представители отдела Chlorophyta, классов Cyanophyceae и Chlorophyceae, в донных отложениях – представители отдела Ochrophyta и класса Bacillariophyceae. Наибольшее видовое богатство цианобактерий и водорослей было выявлено в грунте пещер, наименьшее – в аэропланктоне.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллин Ш.Р.** 2005. Цианобактерии и водоросли пещеры Шульган-Таш (Каповой): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа. 16 с.
- Абдуллин Ш.Р.** Влияние освещённости на распределение фототрофных организмов в привходовой части пещеры Шульган-Таш // Экология. 2011. № 3. С. 226–228.
- Абдуллин Ш.Р.** Разнообразие трофической структуры экосистем пещер // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134, № 2. С. 192–204.
- Абдуллин Ш.Р.** 2015. Закономерности формирования разнообразия и синтаксономия цианобактериально-водорослевых ценозов пещер России и некоторых сопредельных государств: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Уфа. 36 с.
- Андреева В.М.** Почвенные и аэрофильные зелёные водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). СПб.: Наука, 1998. 351 с.
- Виноградова О.Н., Коваленко О.В., Нево Э.Д., Вассер С.П., Вайнштейн-Эврон М.** *Cyanophyta* пещеры Эль-Вад (Национальный парк Маунт Кармель, Израиль) // Альгология. 1997. Т. 7, № 4. С. 371–382.
- Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И.** Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезелёные водоросли. М.: Сов. наука, 1953. 654 с.
- Голлербах М.М., Штина Э.А.** Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с.
- Громов Б.В.** Коллекция культур водорослей Биологического института Ленинградского университета // Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ. 1965. Т. 19. С. 125–139.
- Дариенко Т.М., Гоффманн Л.** Разнообразие и экологические особенности водорослевых обрастаний песчаников в казематах Люксембурга // Альгология. 2006. Т. 16, № 4. С. 435–452.

- Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С.** Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли. М.: Сов. наука, 1951. 620 с.
- Кузяхметов Г.Г., Дубовик И.Е.** Методы изучения почвенных водорослей. Уфа: РИО БашГУ, 2001. 56 с.
- Мазина С.Е.** 2010. Сообщества фототрофных организмов в экскурсионных пещерах при искусственном освещении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 24 с.
- Матвиєнко О.М., Догадіна Т.В.** Визначник прісноводних водоростей Української РСР. 10. Жовтозелені водорості – Xanthophyta. Київ: Наук. думка, 1978. 512 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Биологическое разнообразие и принципы его сохранения. Уфа: РИО БашГУ, 2004. 124 с.
- Мошкова Н.А., Голлербах М.М.** Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 10 (1). Зелёные водоросли, класс Улотриксковые (1), порядок Улотриксковые. Л.: Наука, 1986. 360 с.
- Сиренко Л.А., Сакевич А.И., Осипов Л.Ф., Лукина Л.Ф., Кузьменко М.И., Козицкая В.Н., Величко И.М., Мыслович В.О., Гавриленко М.Я., Арендарчук В.В., Кирпенко Ю.А.** Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике. Киев: Наук. думка, 1975. 248 с.
- Сытник К.М., Вассер С.П.** Современные представления о биологическом разнообразии // Альгология. 1992. Т. 2, № 3. С. 3–17.
- Хански И.** Ускользящий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. Пер. с англ. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 340 с.
- Царенко П.М.** Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: Наук. думка, 1990. 208 с.
- Шарипова М.Ю., Абдуллин Ш.Р.** Альгофлора пещеры Шульган-Таш // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 4. С. 546–555.
- Abdullin Sh.R., Sharipova M.Yu.** Studies of algae in the Shulgan-Tash (Kapova) Cave, South Ural, Russia // Cave and Karst Science. 2004. Vol. 31, N 2. P. 83–86.
- Amato A., Kooistra W.H.C.F., Levaldi G.J.H., Mann D.G., Pröschold T., Montresor M.** Reproductive isolation among sympatric cryptic species in marine diatoms // Protist. 2007. Vol. 158. P. 193–207.
- Claus G.** Algae and their mode of life in the Baradla cave at Aggtelek // Int. J. Speleol. 1964. Vol. 2. N 1/2. P. 1–26.
- Coute A., Chauveau O.** Algae // Encyclopaedia biospeologica, tome 1 // C. Juberthie et V. Decu eds., Société de biospéologie. 1994. P. 371–380.
- Culver D.C., Pipan T.** The Biology of Caves and Other Subterranean Habitats. New York: Oxford University Press, 2009. 272 p.

- Dayner D.M., Johansen J.R.** Observations on the algal flora of Seneca cavern, Seneca county, Ohio // *Ohio J. Sci.* 1991. Vol. 91, N 3. P. 118–121.
- Ettl H., Fischer G.** Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 9. Chlorophyta I. Phytomonadina. Jena, 1983. 528 p.
- Falasco E., Ector L., Isaia M., Wetzel C.E., Hoffmann L., Bona F.** Diatom flora in subterranean ecosystems: a review // *Int. J. Speleol.* 2014. Vol. 43, N 3. P. 231–251.
- Friedmann I.** *Geitleria calcarea* n. gen. et n. sp. A new atmophytic lime incrusting blue–green alga // *Bot. Not.* V. 1955. Vol. 108, N 4. P. 439–445.
- Guiry M.D., Guiry G.M.** AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 24.04.2014.
- Hoffmann L.** Caves and other low-light environments: aerophitic photoautotrophic microorganisms // *Encyclopedia of Environmental Microbiology*. New York: John Wiley and Sons, 2002. P. 835–843.
- Jones H.J.** Algological investigations in Mammoth cave, Kentucky // *Int. J. Speleol.* 1965. Vol. 1, N 4. P. 491–516.
- Komarek J., Anagnostidis K.** Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19. N 1. *Cyanoprokaryota*. I. *Chroococcales*. Jena; Stuttgart; Lübek; Ulm, 1999. 492 pp.
- Komarek J.** Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19. N 3. *Cyanoprokaryota*. III. *Heterocytous* genera.. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2013. 1033 pp.
- Komárek J., Anagnostidis K.** *Cyanoprokaryota*. II. *Oscillatoriales* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19. N 2. Jena; Stuttgart; Lübek; Ulm, 2005. 759 p.
- Komarek J., Fott B.** Chlorophyceae (Grünalgen): Chlorococcales // *Binnengewässer*. 1983. Bd. 16. N 1. 1044 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.** Süßwasserflora von Mitteleuropa / Bd. 2. Bacillariophyceae. T. 1. Naviculaceae. Jena: Gustav Fischer Verl., 1986. 876 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.** Süßwasserflora von Mitteleuropa / Bd. 2. Bacillariophyceae. T. 2. Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Jena: Gustav Fischer Verl., 1988. 596 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.** Süßwasserflora von Mitteleuropa / Bd. 2. Bacillariophyceae. T. 3. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Jena: Gustav Fischer Verl., 1991a. 577 s.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.** Süßwasserflora von Mitteleuropa / Bd. 2. Bacillariophyceae. T. 4. Achnanthaceae. Jena: Gustav Fischer Verl., 1991b. 434 s.
- Mazon-Williams M.A.** Further investigations into bacterial and algal populations of caves in South Wales // *Int. J. Speleol.* 1966. N 2. P. 389–395.
- Pfendler S., Karimi B., Maron P.-A., Ciadamidaro L., Valot B., Bousta F., Alaoui-Sosse L., Alaoui-Sosse B., Aleya L.** Biofilm biodiversity in French and Swiss show caves using the metabarcoding approach: First data // *Science of the Total Environment*. 2018. Vol. 615. P. 1207–1217.

Rushforth S.R., Kaczmarska I., Johansen J.R. The subaerial diatom flora of Thurston Lava Tube, Hawaii // *Bacillaria*. 1984. Vol. 7. P. 135–157.

Smith T., Olson R. A taxonomic survey of lamp flora (Algae and Cyanobacteria) in electrically lit passages within Mammoth Cave National Park, Kentucky // *Int. J. Speleol.* 2007. N 36 (2). P. 105–114.