



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



БИОГЕННЫЕ ОБРАСТАНИЯ В ПЕЩЕРЕ ШУЛЬГАН-ТАШ (КАПОВА, ЮЖНЫЙ УРАЛ) И ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Кузьмина Л.Ю.¹, Галимзянова Н.Ф.¹, Червяцова О.Я.², Сайфуллина Н.М.², Капралов С.А.³, Рябова А.С.¹

¹Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, Уфа

e-mail: ljuz@anrb.ru

²ФГБУ «Государственный заповедник «Шульган-Таш», д. Иргизлы, Республика Башкортостан

³Русское энтомологическое общество, Нижний Новгород

В статье рассмотрены основные типы микробных обрастаний, развивающиеся в различных экотопах пещеры Шульган-Таш. В освещаемой части Портала сформированы фототрофные сообщества из высших сосудистых растений, мхов и цианобактериально-водорослевых ценозов. Сообщества, колонизирующие стены афотической части пещеры, включают представителей прокариот (бактерии, в том числе актино- и цианобактерии) и эукариот (микроскопические и дрожжевые грибы). Описано 17 основных морфотипов микробных сообществ. Впервые представлена схема распределения морфотипов микробных обрастаний по залам полости. Развитие видимых микробных сообществ приурочено к зонам просачивания инфильтрационных вод и конденсации, а также к местам интенсивного воздухообмена. Эпизоды развития грибов (митоспоровых и базидиальных) обусловлены деятельностью человека.

В пещере обнаружено около 70 видов членистоногих. Значительная часть членистоногих троглофилов, обнаруживаемых в дальних частях пещеры, является сапрофагами и мицетофагами, способствующими распространению микробных обрастаний в полости.

Формирование многовидовых микробных биопленок на скальных поверхностях в пещере Шульган-Таш является естественным, постоянно продолжающимся процессом. Изменение микроклиматических, гидрологических и трофических условий в пещере может привести к смещению зон развития этих сообществ и распространению их на живописные панно, что представляет серьезную угрозу для сохранности рисунков.

Ключевые слова: пещера, микроорганизмы, фототрофные сообщества, членистоногие

BIOGENOUS FOULING IN SHULGAN-TASH CAVE (KAPOVA, SOUTHERN URALS) AND FACTORS INFLUENCING ON THEIR EXPANSION

Kuzmina L.Y.¹, Galimzyanova N.F.¹, Chervyatsova O.Ya.², Saifullina N.M.², Kapralov S.A.³, Ryabova A.S.¹

¹Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre

of RAS, Ufa e-mail: ljuz@anrb.ru

²Shulgan-Tash State Nature Reserve, Irgizly village, Republic of Bashkortostan

³Russian Entomological Society, Nizhny Novgorod

The article describes the main types of microbial fouling that develop in various ecotopes of Shulgan-Tash cave. Illuminated part of the Portal is inhabited with phototrophic communities including higher vascular plants, mosses and cyanobacterial-algal cenoses. The communities colonizing walls of the cave contain prokaryotic (bacteria, including cyano- and actinobacteria) and eukaryotic (microscopic fungi and yeasts) microorganisms. Seventeen main morphotypes of microbial communities are described. For the first time, the distribution pattern of various microbial fouling morphotypes in the cavity halls is designed. The growth of visible microbial communities is located mainly in infiltration and condensation zones as well as in zones of intense air exchange. Episodes of fungal growth (including basidiomycetes and mitosporic fungi) are caused by human activity.

About 70 species of arthropods are found in the cave. A significant part of the arthropod troglonants found in distant parts of the cave, are saprobes and mycetophages, promoting to expansion of microbial fouling in the cavity.

The formation of microbial biofilms on rocky surfaces in the Shulgan-Tash cave is obviously a natural continued process. Changes in microclimatic, hydrological and trophic conditions in the cave can result to displacement in development zones of these communities and their expansion onto panel paintings that represents a serious threat to the preservation of the drawings.

Key words: cave, microorganisms, phototrophic communities, arthropods

Поступила в редакцию: 12.04.2019

DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-2-128-142

ВВЕДЕНИЕ

Развитие сообществ организмов в пещерах во многом определяется морфологическими особенностями полостей. В освещенных частях карстовых спелеосистем обычно развиваются сообщества фототрофных организмов, состоящие из покрытосеменных растений, мхов, лишайников и цианобактериально-водорослевых ценозов (ЦВЦ). В афотических зонах карбонатных подземных полостей обнаруживаются микробные биопленки, покрывающие скальные поверхности [Cuezva et al., 2009, Diaz-Herraiz et al., 2013, Rašić 2010]. В экскурсионных пещерах с искусственным освещением, вне зависимости от их климатических особенностей, развиваются цианобактериально-водорослевые ценозы "ламповой флоры" [Мазина, Северин, 2007]. Загрязнение подземных полостей органическими субстратами приводит к активному развитию на них микроскопических грибов [Кузьмина и др. 2012, Галимзянова и др., 2018].

Проникновение живых организмов в подземные полости происходит различными путями – воздушным, водным, значительный вклад вносит рекреационная нагрузка [Saiz-Jimenez, Hermosin, 1999, Ikner et al. др. 2007]. Так в среднем, на одежде, каждый человек вносит в пещеру 1 мкг/сек^{-1} различных аэрозолей, в том числе и биологических [Michie, 2004]. Опасность переноса в пещеру микроорганизмов на теле и одежде человека связана с тем, что чужеродные виды доставляются в дальние части полости, минуя естественные барьеры. Одним из таких примеров служит пещера Ласко с палеолитической живописью (Lascaux Cave, Франция), которая вскоре после открытия в 1940 году была оборудована для массового посещения. Использование пещеры в качестве туристического объекта привело к массовому развитию водорослей (1963 год) и микроскопических грибов *Fusarium solani* (2001 год) (Dupont et al. 2007). Важным фактором, влияющим на распространение биогенных обрастаний служат беспозвоночные животные [Bastian et al., 2010]. Особую опасность развитие микробных сообществ представляет для декорированных подземных объектов, создавая серьезную угрозу для сохранности рисунков [Cuezva et al., 2009, 2012, Portillo et al., 2008, Saiz-Jimenez et al., 2011, Stomeo et al., 2009].

Пещера Шульган-Таш (Капова) известна не только в России, но и в мире благодаря наскальной живописи, датируемой верхним палеолитом [Ščelinskij, Širokov, 1999]. Сохранение палеолитических картин в пещере Шульган-Таш чрезвычайно важно, поскольку они представляют собой бесценное культурное наследие человечества. Цель работы - анализ распространения и форм биогенных обрастаний в пещере Шульган-Таш, а также факторов способствующих их распространению.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Пещера Шульган-Таш расположена в бассейне реки Белой на Южном Урале, на территории Государственного природного заповедника "Шульган-Таш", Республика Башкортостан. Она сформирована в карстовом массиве на правом склоне долины реки, сложенными массивными известняками визейского яруса нижнего карбона, возраст пород S_{1v} . Пещера представляет собой слабо разветвленную трехэтажную систему карстовых полостей протяженностью 3323 м, амплитудой 165 м и объемом 180510 м^3 [Ляхницкий и др., 2013].

Образцы микробных обрастаний отбирали в пещере в период 2012-2018 гг. Микроорганизмы выделяли на агаризованных средах методом серийных разведений или перенося часть видимой колонии стерильной петлей на поверхность питательной среды. При посеве методом разведений фрагменты колоний суспендировали в стерильной воде в соотношении 1:10 по весу.

Гетеротрофные бактерии выделяли на мясопептонном агаре (МПА), грамтрицательные бактерии - на среде Эндо, амилолитические бактерии и актиномицеты - на крахмало-аммиачной среде (Гаузе и др., 1983), бактерии рода *Pseudomonas* на селективной среде *Pseudomonas* (Difco). Сульфатвосстанавливающие бактерии выделяли на среде Постгейт Б (Postgate, 1984), нитрифицирующие - на среде Виноградского, тионовые - на среде Бейеринка (Методы ..., 1991). Грибы выделяли на средах Чапека стандартного состава, мальт-агаре, почвенной вытяжке, во все среды вносили 40 мкг/мл циклогексимида для предотвращения развития бактерий. Культивирование микроорганизмов производили при температурах 7°C и 28°C.

Идентификацию микромицетов осуществляли по культурально-морфологическим признакам (Билай, Курбацкая, 1990; Кириленко, 1978; Литвинов, 1967; Сатон и др., 2001; Raper, Fennell, 1965; Raper, Thom, 1968; Watanabe, 2002).

Световую микроскопию микроорганизмов производили на световом микроскопе Leica DM 1000 с камерой DFC-290 (Германия).

Сбор членистоногих производился с грунта, стен и других доступных поверхностей пещеры. Использовались грунтовые ловушки с пахучей приманкой или без таковой. Пластиковые стаканы диаметром 70 мм вкапывались вровень с поверхностью грунта в мягких или сыпучих отложениях пещеры, в качестве фиксатора использовался 10-процентный водный раствор этиленгликоля (2–3 см от дна стакана). При использовании рыбной приманки (копченая скумбрия), она размещалась в центре ловчего стакана без контакта с фиксирующей жидкостью. При съеме ловушек их содержимое полностью переливалось в индивидуальные пластиковые флаконы для дальнейшей лабораторной обработки. Для всех проб фиксировались место сбора, даты установки и снятия ловушек.

Ручной сбор беспозвоночных животных осуществлялся с помощью смоченной в спирте художественной кисти (№ 1–2), ловчей пробирки, эксгаустера. Фиксация производилась в 70% этаноле, за исключением чешуекрылых насекомых, которые после пребывания в морилке (этилацетат), монтировались на энтомологические булавки. Помимо сбора с естественных пещерных субстратов, применялась установка пахучих приманок (рыба) для привлечения беспозвоночных - кусочки приманки размещались на пластиковых подложках, исключающих загрязнение поверхностей и грунта пещеры.

Определение материала и изготовление микроскопических препаратов (при необходимости) производилось по общепринятым методикам (коллемболы - Определитель..., 1988; Kniss, Thibaud, 1999; пауки - Тыщенко, 1971; двукрылые - Определитель..., 1969; Определитель..., 1970; чешуекрылые - Определитель, 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рекреационная и антропогенная нагрузка в пещере.

Пещера активно посещалась людьми, являясь сакральным местом для башкир, населяющих близлежащие районы. После открытия А.В. Рюминым в 1959 году рисунков поток посетителей увеличился, что привело к возникновению угрозы сохранности палеолитической живописи, так и экосистемы пещеры. В октябре 1971 года Постановлением Совета Министров Башкирской АССР пещера была закрыта для посещений. В период 1992 – 2003 гг. функционировал экскурсионный маршрут до зала Хаоса. В 2008 году был оборудован экскурсионный маршрут протяженностью 373 м, занимающий 19% от общей площади пещеры. В настоящее время рекреационная нагрузка изменяется в зависимости от сезона года от 30 человек/сутки зимой до 1200 – летом, и не превышает 41 000 чел. в год (максимальная нагрузка в 2016 году). В дальних, закрытых частях пещеры, антропогенная нагрузка, связанная с работой специалистов (научные и киногоруппы, реставраторы палеолитической живописи, спелеологи) оценивается на уровне 100–300 чел./год.

Растительно-микробные сообщества в пещере.

В освещенной части пещеры на входе в Портал (15–17 м от входа) скальные поверхности (рис. 1а) и грунт (рис. 1б) покрывают сообщества фототрофных организмов.

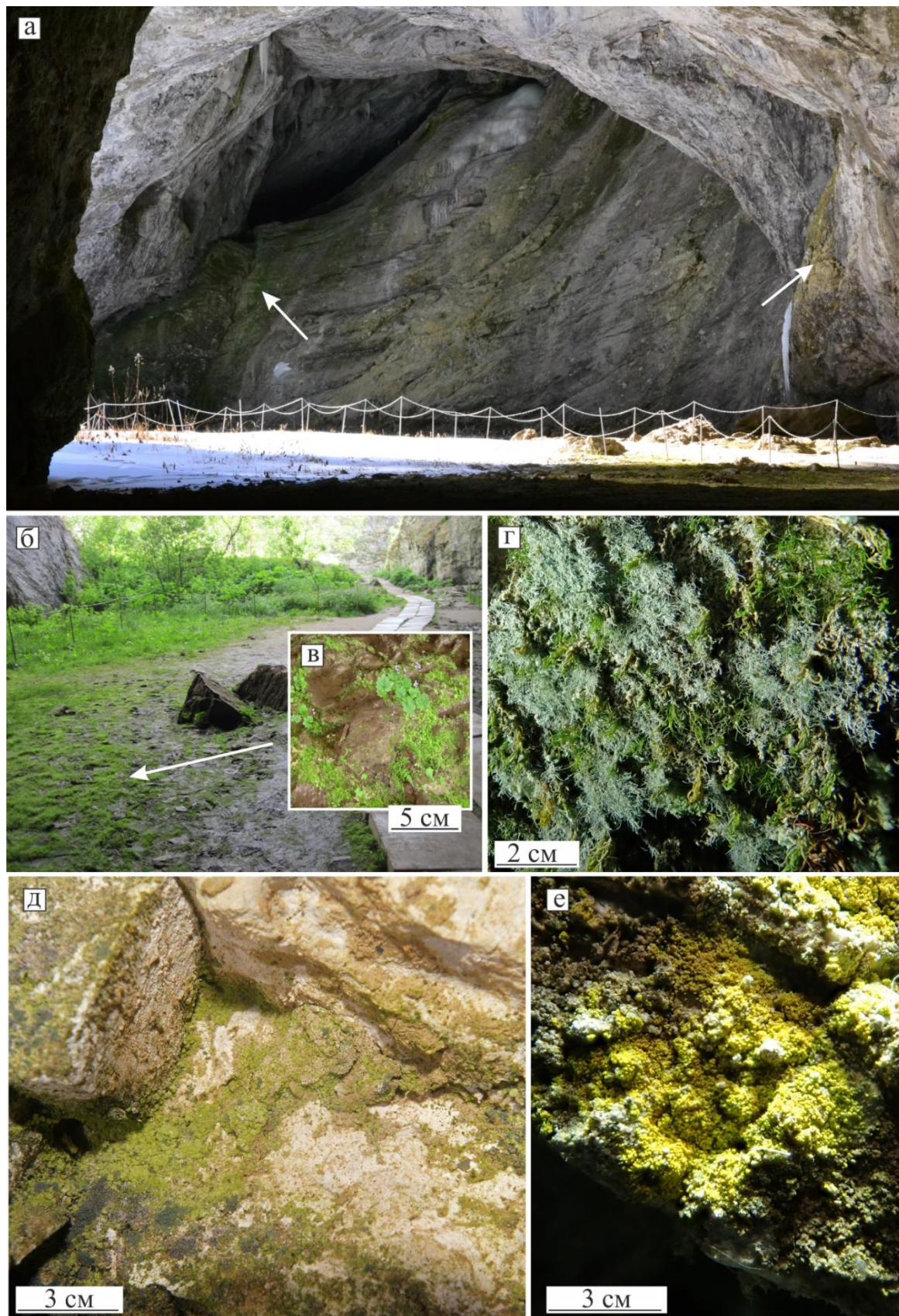


Рис. 1. Фотосинтезирующие сообщества на входе в пещеру Шульган-Таш. Растительность в Портале на скальных поверхностях (а) и грунте (б, в), г – мхи на скальных поверхностях, д, е – цианобактериально-водорослевые сообщества.

Фотосинтезирующие сообщества развиты на поверхностях, обращенных к солнечному свету. Исследования растительности, проведенные в 2017 году, выявили 33 вида сосудистых растений (в том числе смородина черная, дудник лекарственный, луговик дернистый, гравилат речной, герань лесная, подорожник большой, крапива двудомная), которые были описаны и в более ранних исследованиях [Кучеров и др., 1968]. Кроме того, здесь обнаружены лишайники, мхи и базидиомицеты. Мохообразные этого участка представлены 13 видами [Золотов, Баишева, 2003]. Видовое богатство растительности закономерно сокращается в зависимости от освещенности. В зоне максимальной освещенности выявлено до 20 видов высших сосудистых растений, с преобладанием будры плющевидной, подорожника большого, камыша лесного, лапчатки гусиной (рис 1 б, в). С уменьшением освещения видовое разнообразие сокращается до 11 видов высших сосудистых растений, появляются мхи. В полутени обнаружена звездчатка средняя, мхи, лишайники, а в тени только одиночные базидиомицеты [Кузьмина и др., 2018]. Освещенные солнцем скальные поверхности покрыты мхами, лишайниками и цианобактериально-водорослевыми сообществами (рис. 1г, д, е), которые были описаны в работе Ш.Р. Абдуллина [Абдуллин, 2009].

В период 1997-2010 годы в пещере наблюдали развитие колоний микроскопических грибов на органических остатках и древесине в залах экскурсионного маршрута и в дальних декорированных частях [Лоскутов, Фирсов, 1997]. На первом этаже в зоне экскурсионного маршрута до 2007 года существовали постоянные очаги роста базидиомицетов на деревянных конструкциях лестниц и остатках древесины. Развитие грибов прекратилось после удаления всех фрагментов древесины. Рост микроскопических грибов в дальних частях пещеры наблюдали исключительно в залах с рисунками, где он был связан с работой людей на этих объектах. В зале Купольный (2009 год) развитие микроскопических грибов на деревянных колышках в археологическом шурфе началось через месяц после их установки (рис. 2а). В настоящее время на стенах зала после реставрационных работ по очистке от граффити (2008–2009 годы) встречаются остатки синтетических волокон контаминированных грибными гифами (рис. 2б). При микробиологическом посеве с этих нитей были выделены следующие виды микромицетов – *Geomyces pannorum*, *Mortierella* sp., *Mucor* sp., *Penicillium chrysogenum*. Все эти виды были выделены ранее из различных местообитаний пещеры (грунт, воздух, минеральные субстраты) [Кузьмина и др., 2015, Галимзянова и др., 2015]. Длительное время в залах Знаков и Рисунков наблюдали отдельные вспышки развития микроскопических грибов. В зале Знаков (2006, 2008) их развитие было приурочено к грунту археологического шурфа, а также грунту под стенами, очищаемыми от граффити (рис. 2г). В зале Рисунков такие колонии находились на грунте, глыбах (рис. 2в) и мусоре под обоими живописными панно (2004, 2007, 2009 годы). Вспышка развития отдельных колоний микромицетов выявлена на грунте Первой галереи в 2017 и 2019 году. В течение семи лет (2004–2011 гг.) в грунте шурфа О.Н. Бадера развивались плодовые тела *Coprinosia atramentaria* (навозник серый или чернильный) на остатках погребенной древесины (рис. 3). Плодовые тела имели не типичную форму, что, вероятно, обусловлено отсутствием света. Очаг развития базидиомицетов был ликвидирован только после удаления древесины.

В ноябре 2017 года в зале Хаоса были установлены силиконовые козырьки на кальцитовом натёке с панно "Лошадки и Знаки" для защиты рисунков от инфильтрационных вод. Однако уже через шесть месяцев после их установки было отмечено, что на некоторых

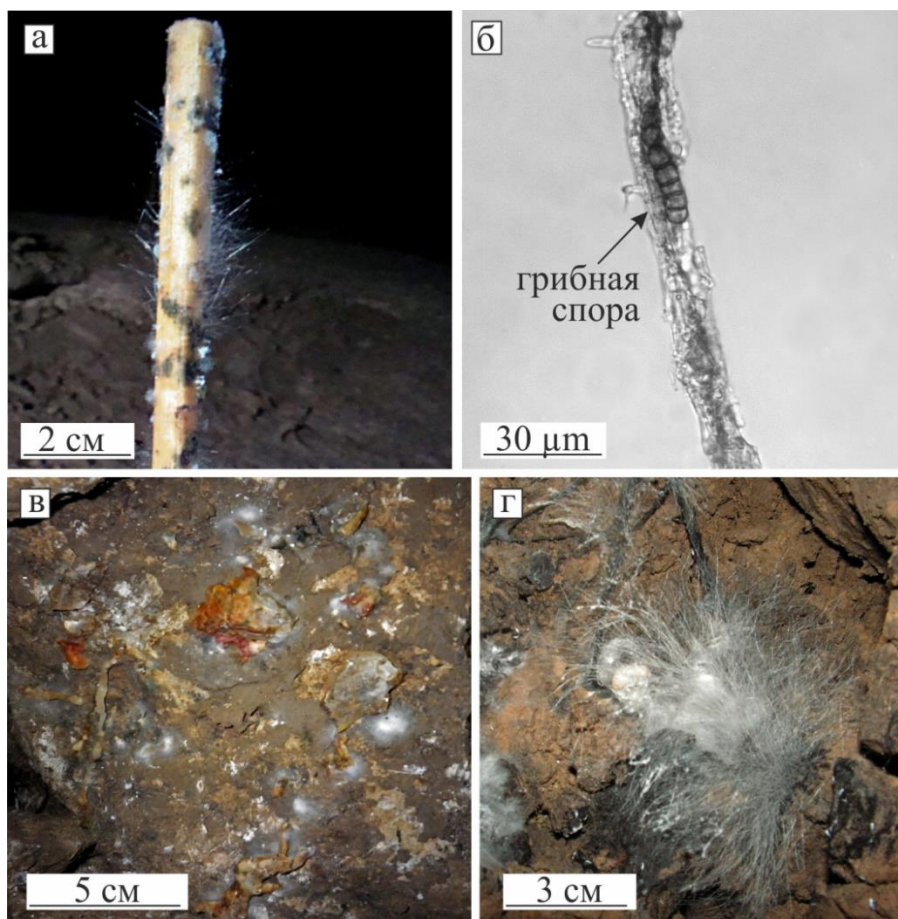


Рис. 2. Развитие микроскопических грибов в залах пещеры. а – деревянный колышек, зал Купольный; б – синтетическое волокно (световая микроскопия), зал Купольный, в – свечные остатки, зал Рисунков, г - грунт и останки летучей мыши, зал Знаков.

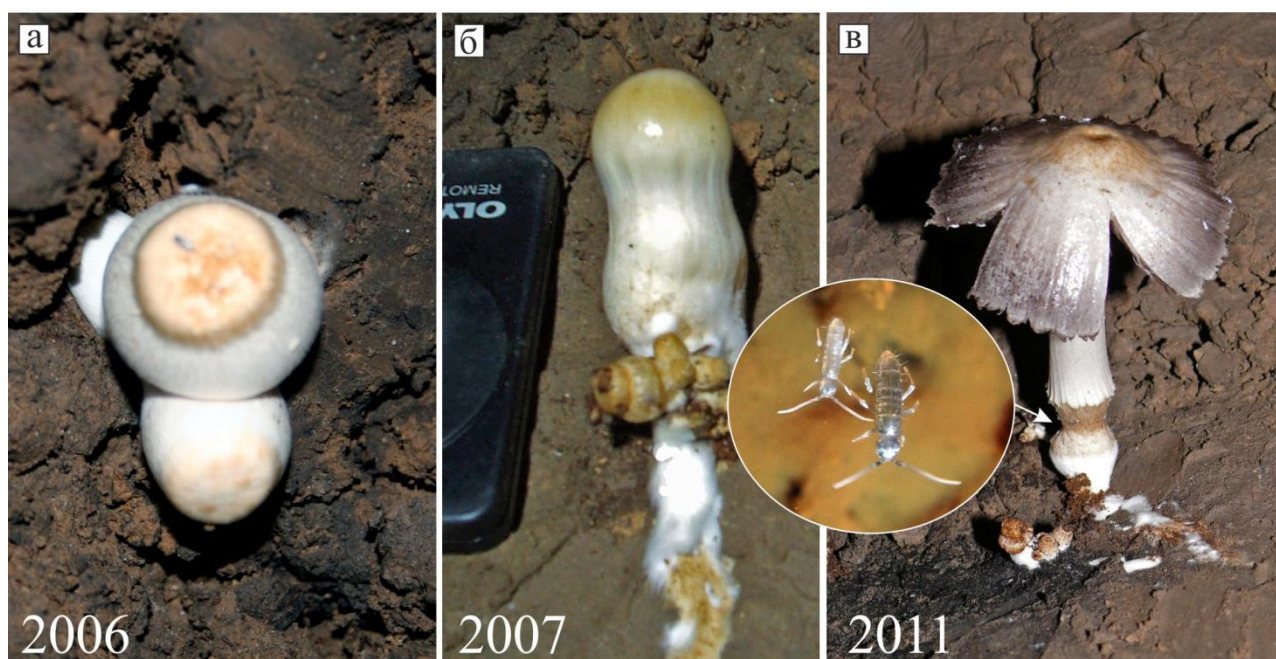


Рис. 3. Плодовые тела *Coprinopsis atramentaria* на грунте в зале Знаков (а-в). Отдельно показан увеличенный снимок коллембол (*Plutomurus baschkiricus*) обитающих на плодовом теле грибов.

участках козырька появились отдельные очаги развития микроорганизмов (рис. 4а, б). Микробиологический анализ смывов показал, что силикон заселен бактериями и микроскопическими грибами. В смывах обнаружено четыре вида микромицетов (*Geomyces pannorum*, *Geotrichum candidum*, *Detmatophora* sp., *Phialophora fastigiata*), дрожжевые грибы

и стерильные формы. Эти виды представляют собой автохтонную микробиоту пещеры, поскольку они обнаруживались в различных экотопах пещеры (собственные неопубликованные данные). Изучение образцов силикона при помощи электронной сканирующей и световой микроскопии выявили наличие грибных гиф и клеток бактерий на поверхности субстрата (рис. 4в). Присутствие биоразлагаемого материала в непосредственной близости от рисунков представляет потенциальную угрозу, поскольку микроорганизмы, в особенности грибы, имеющие мицелиальное строение, могут распространиться на декорированную поверхность и разрушать её агрессивными экзометаболитами. Вероятно, для эффективной защиты рисунков от поступающей воды допустимо временное использование силиконов с бактерицидными добавками при регулярной оценке их обсемененности и последующей замене. Использование любых приемов для защиты живописи требует предварительных испытаний в лабораторных и гипогейных условиях, позволяющих оценить их эффективность и безопасность для экосистемы пещеры Шульган-Таш.

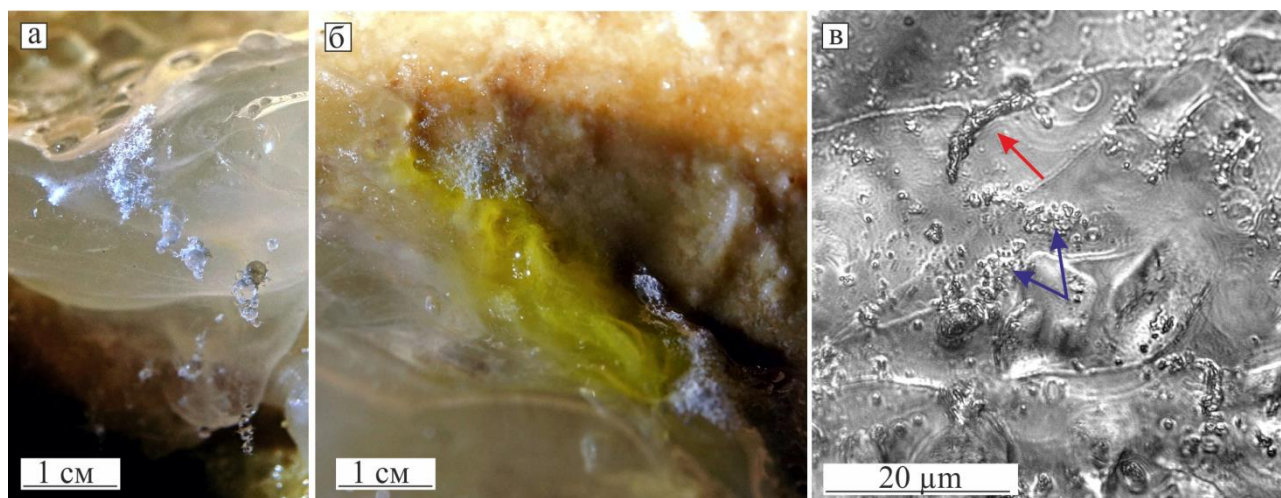


Рис. 4. Микроорганизмы на силиконовом козырьке над панно "Лошадки и Знаки" зала Хаоса (а, б - различные типы обрастаний, в - световая микроскопия козырька, х 10, красная стрелка - гифа микромицета, покрытая бактериями, синяя – бактериальные клетки).

Наиболее часто встречаемый тип биогенных обрастаний в пещере – видимые микробные сообщества, развивающиеся на скальных поверхностях. Пещера Шульган-Таш уникальна обилием и разнообразием морфотипов микробных обрастаний. Микробные колонии присутствуют в афотической зоне (от 170 до 350 метров от входа), на первом и втором этаже пещеры, в зоне экскурсионного маршрута и залах с палеолитической живописью. Микробные обрастания представлены большим разнообразием морфотипов, многие колонии формируют ямки травления на кальцитовой подложке. Они выглядят как мелкие (0,5-10 мм) единичные или множественные разноцветные обрастания (белые, серые, голубовато-зеленые, бело-коричневые, желтовато-зеленые) (рис. 5). Колонии обнаружены на различных минеральных субстратах, имеющих постоянное увлажнение (коренной известняк, кальцитовые спелеотемы, кальциты с глинистыми включениями). Из микробных колоний со стен Ступенчатой галереи (северная стена) и зала Купольный (юго-восточная стена) методом разведений было выделено 90 изолятов микромицетов, отнесенных к 26 родам, кроме того, семь штаммов были представлены стерильными формами (w-светло - и d-темноокрашенные). Среди выделенных изолятов преобладали грибы рода *Penicillium* и *Fusarium*, а также стерильные формы. Микромицеты других родов (*Acremonium*, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Chaetomium*, *Chrysosporium*, *Geotrichum*, *Humicola*, *Monodictys*, *Oidiodendron*, *Paecilomyces*, *Stachybotrys*, *Trichoderma*) были представлены 2-3 видами или одним видом (*Armillaria*, *Cephalotrichum*, *Exophiala*, *Gymnoascus*, *Hemicarpenales*, *Mycogone*, *Myrothecium*, *Muxotrichum*, *Papularia*, *Pseudeurotium*, *Scopulariopsis*, *Zygodessmus*). Большинство видов микромицетов (79%) в лабораторных условиях были способны расти при температурах +7°C, что свидетельствует о возможности их развития в условиях пещеры.

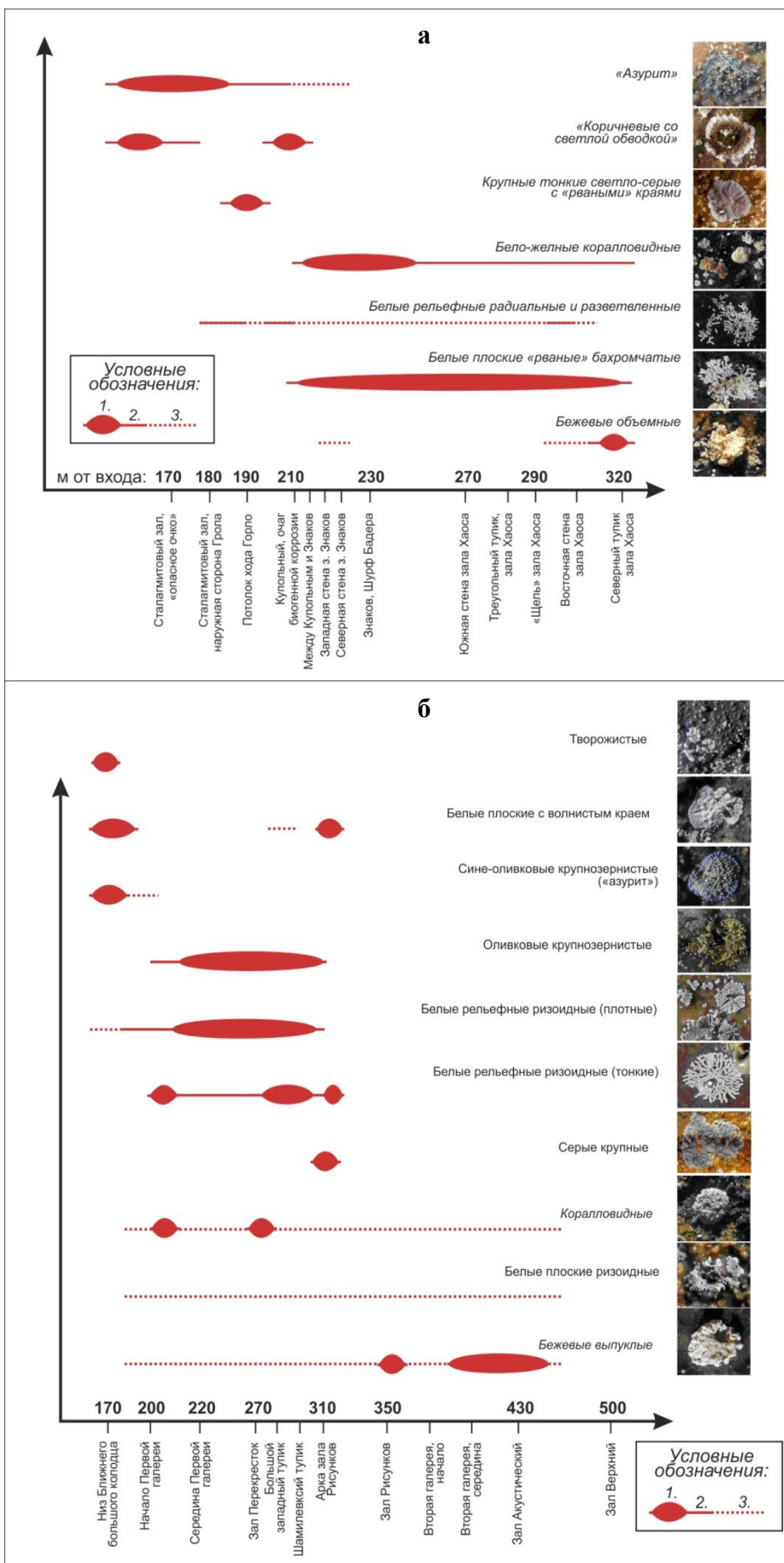


Рис. 5. Пространственное распределение морфотипов микробных биопленок на первом (а) и втором (б) этажах пещеры. Условные обозначения: 1 – преобладающие, 2 – частые, 3 – редкие.

В составе изученных колоний обнаружены культивируемые бактерии различных эколого-трофических групп. Общая численность гетеротрофных бактерий в колониях из Ступенчатой галереи достигала – $1,8 \times 10^6$ КОЕ/г (при учете на МПА). Численность амилотических микроорганизмов (учитываемых на среде ISP 4) была того же порядка ($1,1 \times 10^6$ КОЕ/г), среди которых более 19% было представлено актинобактериями. В колониях зала Купольный количество гетеротрофных бактерий составляло $6,3 \times 10^7$ КОЕ/г, среди них были обнаружены псевдомонады ($2,3 \times 10^6$ КОЕ/г) и спорообразующие бактерии ($6,8 \times 10^5$ КОЕ/г). Амилотическая группа микроорганизмов составляла $7,7 \times 10^6$ КОЕ/г, однако численность актинобактерий была не более 0,003%. В обеих точках были выявлены тионовые бактерии, однако, их численность не превышала 1500 КОЕ/г, других литотрофных бактерий (сульфатовосстанавливающих, нитрифицирующих) не обнаружено (рис. 6). Нами была обнаружена только одна группа литотрофных бактерий, однако, учитывая известные ограничения метода посева, следует предполагать, что эти бактерии могут составлять значительную часть микробных обрастаний. Кроме того, часть бактерий может быть представлена некультивируемыми формами.

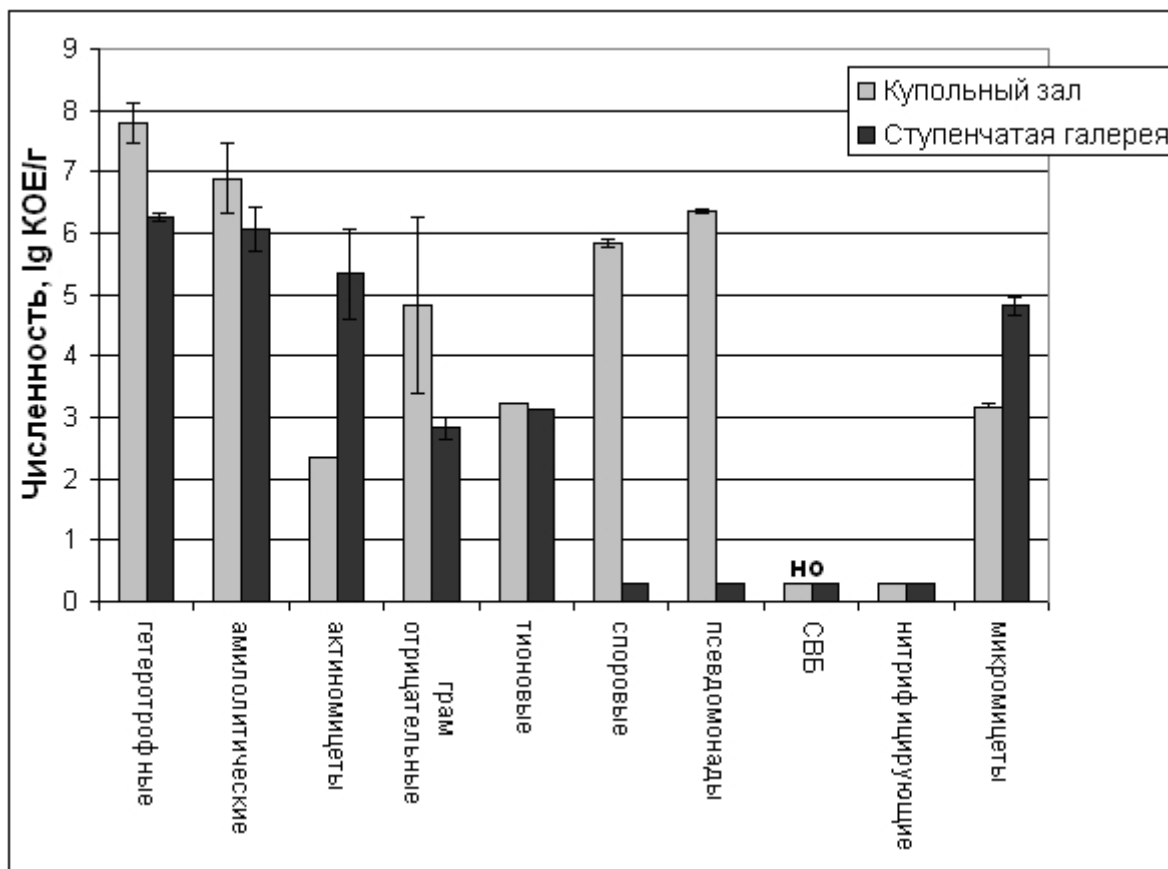


Рис. 6. Численность микроорганизмов выделенных методом посева из колоний "синевато-оливковых крупнозернистых" (Ступенчатая галерея, северная стена) и "коричневых со светлым краем" (Купольный зал, юго-восточная стена).

Впервые в пещере Шульган-Таш проведено картирование и описание основных морфотипов колоний, выявленных на стенах первого (рис. 5а) и второго этажей (рис. 5б). Описано 17 основных морфотипов. В распределении некоторых морфотипов колоний прослеживается выраженная зональность, проявляющаяся в закономерной смене доминирующих типов по мере продвижения внутрь пещеры. Богатство морфотипов и чрезвычайно высокая плотность обрастаний наблюдается в экотонных областях (Сталагмитовый зал, Ступенчатая галерея, ход Горло, Купольный зал, Арка зала Рисунков),

формирующихся между двумя зонами с различной интенсивностью теплообмена с поверхностью – динамичными ближними полостями и относительно инертными дальними залами. Экотоны, формирующиеся на границе между двумя экосистемами, обладают хорошо известным свойством увеличения видового разнообразия [Одум, 1975], что и наблюдалось в распределении морфотипов колоний.

На стенах зала Акустический (второй этаж пещеры) на колониях микроорганизмов обнаружены представители паукообразных (рис 7а) и коллембол (рис 7в). Членистоногие были обнаружены на колониях, описанных нами как "творожистые". Факт присутствия этих животных в дальних афотических частях пещеры может свидетельствовать об их участии в распространении микроорганизмов в полости. Кроме того, это является косвенным свидетельством наличия первичного продукционного процесса, основанного на жизнедеятельности автохемолитотрофных микроорганизмов в афотической части полости. Анализ биопленок, развивающихся в различных пещерах, показывает сложность их состава и значительное видовое разнообразие, подтверждая тот факт, что они представляют собой уникально адаптированные, достаточно узкоспециализированные сообщества микроорганизмов [Nathaway et al., 2014, Oliveira et al., 2017, Leuko et al., 2017]. Известно, что именно биопленки являются основной формой существования микроорганизмов в природе, что дает им дополнительные возможности для выживания, особенно в экстремальных условиях [Ножевникова и др., 2015].

Процесс развития сложных по составу микробных биопленок в экстремальных условиях пещеры Шульган-Таш, очевидно, является длительным эволюционным процессом, который не завершен. Изменение микроклиматических, гидрологических и трофических условий в пещере может привести к смещению зон развития этих сообществ и распространению их на живописные панно, что представляет серьезную угрозу для сохранности рисунков.

Беспозвоночные животные в пещере.

В пещере Шульган-Таш обнаружено около 70 видов наземных членистоногих – представителей паразитиформных и акариформных клещей, пауков, губоногих многоножек, коллембол (наиболее разнообразная группа – 24 вида), жуков, ручейников, равнокрылых и двукрылых насекомых, часть из которых является троглофилами или троглобионтами (*Plutomurus baschkiricus*) (рис. 3в) [Книсс, 2001; Абдуллин и др., 2012].

Троглофильные виды встречаются как в ближних, так и в самых удаленных залах пещеры. Часть из них (например, совка *Scoliopteryx libatrix* (Linnaeus, 1758)) приурочена к привходовым частям полости, которые используются как место укрытия или гибернации. Значительная часть троглофилов является сапрофагами и мицетофагами и обнаруживается и в дальних частях пещеры. Это коллемболы, жуки сем. Leiodidae, представители двукрылых насекомых семейств Bolitophilidae, Mucetophilidae, Sciaridae, Phoridae. Мухи *Helomyza serrata* (Linnaeus, 1758) сем. Helomyzidae (рис. 7б) являются одними из самых многочисленных насекомых – обитателей полостей первого этажа пещеры (залы Сталагмитовый, Купольный, Знаков и др.). Значительно реже отмечаются представители рода *Scoliocentra*. Зачастую скопления геломизид приурочены к зоне конденсации – месту столкновения разнотемпературных воздушных потоков. *Helomyza serrata* тесно связана с энтомопатогенными грибами, которые развиваются на погибающих насекомых. Подобная взаимосвязь отмечена для представителей этого рода, а также для совков *Scoliopteryx libatrix* и комаров сем. Culicidae, в пещерах Богемии [Kubátová, Dvořák, 2005].

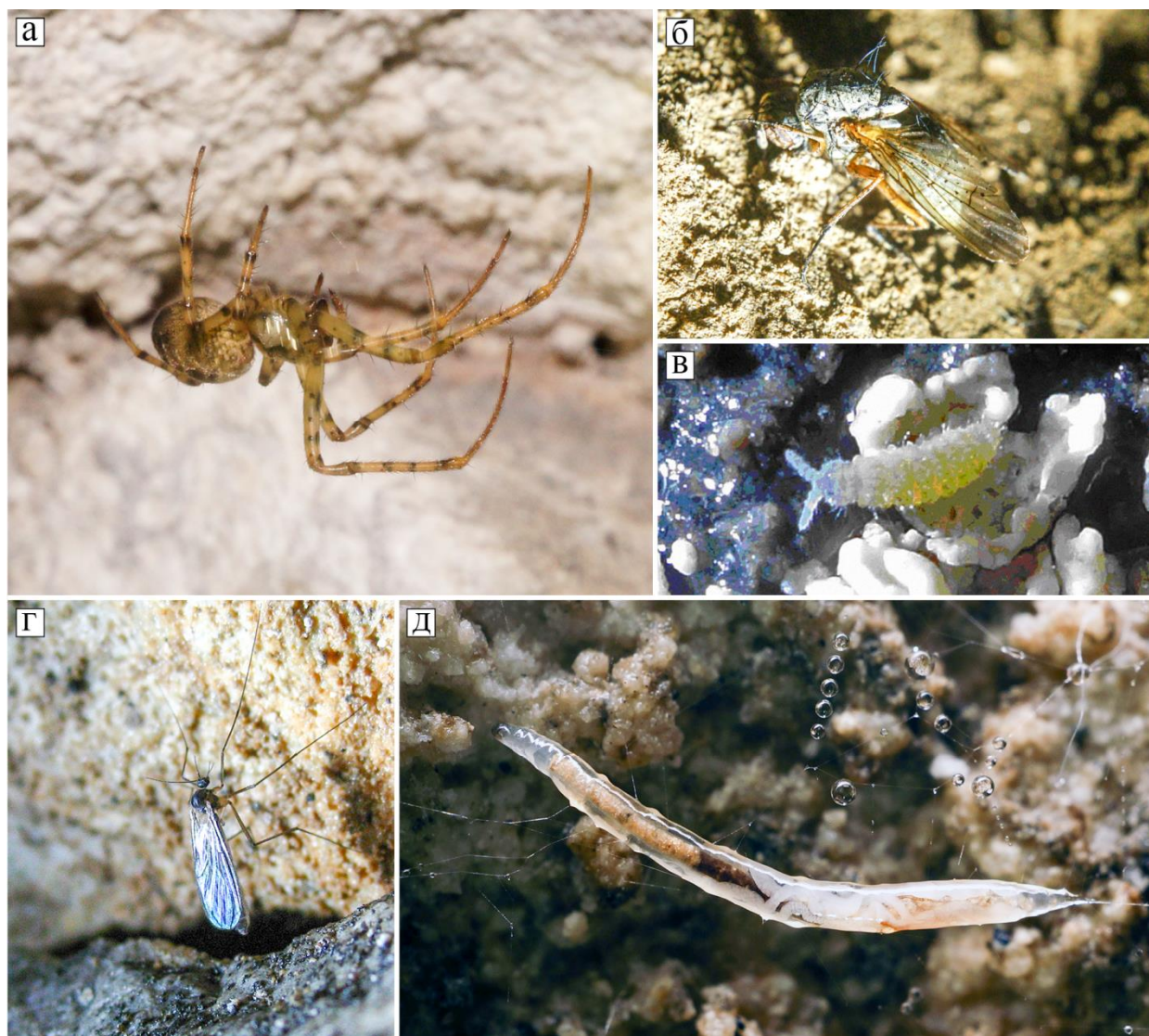


Рис. 7. Беспозвоночные животные, обнаруженные на скальных поверхностях и микробных обрастаниях (а - паук *Metellina merianae* (Tetragnathidae), зал Акустический; б - коллембола (*Poduromorpha*), в - муха *Helomyza serrata* (Helomyzidae), Сталагмитовый зал; комар *Speolepta leptogaster* (Mycetophilidae), имаго (г), личинка в ловчей сети (д), зал Хаоса).

Хищники среди троглофилов представлены гигрофильными видами пауков – *Metellina merianae* (Scopoli, 1763) (рис. 7а), *Nesticus cellulanus* (Clerck, 1758), протигматическими клещами родов *Rhagidia* и *Foveacheles*. Также хищный образ жизни ведут личинки комара *Speolepta leptogaster* (Winnertz, 1863) из сем. Mycetophilidae (рис. 7г, д) – в их ловчую сеть попадают коллемболы и другие двукрылые.

Питание троглобионтов пещеры – коллембол (Сем. Tomoceridae, *Plutomurus baschkiricus* (Skorikov, 1900)) отмечено на плодовых телах базидиомицетов из зала Знаков (рис. 3в). Вероятно, коллемболы также используют микробные обрастания скальных поверхностей – в зале Акустическом на них были обнаружены представители подотряда *Poduromorpha* (рис. 7в).

Животные в пещере.

Другие обитатели рукокрылые - летучие мыши (отряд Chiroptera) используют пещеру в качестве места зимовки (с ноября по апрель), считается, что это несколько десятков тысяч зверьков, поскольку открыто на стенах и сводах располагается не более 10%, а большинство зимует в недоступных для наблюдения закрытых полостях. В настоящее время в пещере

обитают (зимуют) 7 видов летучих мышей: где более всего представлены северный кожанок (*Eptesicus nilssonii*) и Бурый ушан (*Plecotus auritus*), и менее - ночница Брандта (*Myotis brandtii*), усатая ночница (*M. mystacinus*), водяная ночница (*M. daubentonii*), ночница прудовая (*M. dosycneme*) и ночница Ноттерера (*M. nattereri*) [Абдуллин и др, 2009].

По многочисленным наблюдениям не более десятка рукокрылых зимует в северной части Сталагмитового зала и Ступенчатой галерее, отдельные животные встречаются в остальных частях пещеры. На присутствие этих животных в пещере в январе 1760 года указывал П.И. Рычков в своем описании первого этажа, где после узкого хода (ход Горло) в "кругловатой пещере" (зал Купольный) было "несколько летучих мышей, кои сидели на стенах, но большое число, как бы прицепившись висели" [Рычков, 2007]. Далее в его описании залов пещеры не отмечено присутствия рукокрылых. Вероятно тогда, численность летучих мышей была больше, чем сейчас. В настоящее время в пещере очень мало следов гуано. Наши микробиологические исследования гуано на скальных поверхностях, не выявили вполне ожидаемых микроорганизмов - бактерий группы кишечной палочки. Из образцов были выделены актинобактерии, что указывает на долгое нахождение гуано в пещере.

Взаимосвязь животных, населяющих пещеру, их роль в распространении микроорганизмов в подземной среде, возможность заноса из наземных местообитаний новых видов троглоксенами и троглофилами нуждается в специальном изучении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В пещере Шульган-Таш наблюдаются различные биогенные обрастания скальных поверхностей и грунта. Благодаря морфологическим особенностям пещеры в освещаемой части Портала сформированы фототрофные сообщества из высших сосудистых растений, мхов и цианобактериально-водорослевых ценозов. В афотической части пещеры эпизодическое развитие видимых колоний микроскопических грибов связано, как правило, с деятельностью человека. В пещере на скальных поверхностях обнаружено обильное развитие разнообразных по морфологии микробных биопленок. Эти образования присутствуют в зоне экскурсионного маршрута и залах с палеолитической живописью. Сообщества, колонизирующие стены пещеры, включают в себя представителей прокариот (бактерии, в том числе актино- и цианобактерии) и эукариот (микроскопические грибы и дрожжи). Микробные колонии на стенах полости сформированы сообществами автохтонной микрофлоры и привнесенных микроорганизмов. Пополнению микробного пула на скальных поверхностях способствуют морфологические особенности пещеры. Через Портал в пещеру проникают огромные массы воздуха, принося с собой микроорганизмы с поверхности, частицы различной природы, насекомых и т.д. Развитие колоний приурочено к зонам просачивания инфильтрационных вод и зонам конденсации, а также к местам интенсивного воздухообмена, что обеспечивает необходимую влажность, перенос микроорганизмов и органических веществ с дневной поверхности. Многие виды микроорганизмов из колоний способны изменять кислотность среды, растворять кальцит или активизировать осаждение карбоната кальция. В распространении микроорганизмов важную роль играют животные, населяющие пещеру. Эти процессы представляют потенциальную угрозу для сохранности палеолитической живописи при развитии сообществ микроорганизмов вблизи рисунков.

Выражаем благодарность Михаилу Владимировичу Вишневному за определение базидиального гриба из зала Знаков.

Фотографии сделаны – О.Я. Червяцовой, Л.Ю. Кузьминой, А.А. Чернышевым, Ш.Р. Абдуллиним, С.А. Капраловым.

При проведении исследований использовали оборудование ЦКП "Агидель" УФИЦ РАН. Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190098-9 и при частичной финансовой поддержке РФФИ и Правительства Республики Башкортостан в рамках гранта № 17-44-020091 р_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдуллин Ш.Р. Цианобактериально-водорослевые ценозы пещеры Шульган-Таш (Южный Урал) // Экология. 2009. № 4. С. 318-320.
2. Абдуллин Ш.Р., Капралов С.А., Кузьмина Л.Ю., Рысс А.Ю., Снитко В.П., Червяцова О.Я., Чертопруд Е.С. Биота пещеры Шульган-Таш (Каповой). Уфа: Информреклама, 2012. 24 с.
3. Билай В.И. Определитель токсин-образующих микромицетов / Билай В.И., Курбацкая З.А. Киев: Наукова думка, 1990. 236 с.
4. Галимзянова Н.Ф., Мелентьев А.И., Кузьмина Л.Ю., Рябова А.С. Микромицеты пещеры Шульган-Таш // Современная микология в России. Тезисы докладов Третьего Международного микологического форума. 2015. Т.4. С.163.
5. Галимзянова Н.Ф., Рябова А.С., Кузьмина Л.Ю. Видовой состав микроскопических грибов, образующих видимые колонии в пещере Киндерлинская (Южный Урал) // Экобиотех. 2018. № 1. С. 25-32. DOI: 10.31163/2618-964X-2018-1-1-25-32
6. Гаузе Г.Ф., Преображенская Т.П., Свешникова М.А., Терехова Л.П., Максимова Т.С. 1983. Определитель Актиномицетов. М.: Наука. 248 с.
7. Золотов В.И. Баишева Э.З. Флора листостебельных мхов заповедника "Шульган-Таш" // Arctoa, 2003. V. 12. P. 121-132.
8. Кириленко Т.С. 1978. Определитель почвенных сумчатых грибов. Киев: Наукова думка. 264 с.
9. Книсс В.А. Фауна пещер России и сопредельных стран. Уфа, 2001. 238 с.
10. Кузьмина Л.Ю., Галимзянова Н.Ф., Абдуллин Ш.Р., Рябова А.С. Микробиота пещеры Киндерлинская (Республика Башкортостан) Микробиология. 2012. Т.81, № 2. С. 273-281.
11. Кузьмина Л.Ю., Галимзянова Н.Ф., Червяцова О.Я., Рябова А.С. "Таинственные" нити на стенах залов Купольный и Знаков в пещере Шульган-Таш // Изучение природы Башкортостана и проблемы пчеловодства: сборник научных трудов. Вып. 5 / Под ред. Н.М. Сайфуллиной. Уфа: Информреклама, 2016. 244 с. С. 38-43.
12. Кузьмина Л.Ю., Галимзянова Н.Ф., Рябова А.С., Сайфуллина Н.М., Сидорова Л.В. Особенности микробиоты привходовой части пещеры Шульган-Таш (Южный Урал). // Изучение и использование естественных и искусственных подземных пространств и закарстованных территорий. Материалы Всероссийской науч.-прак. конф. II Крымские карстологические чтения Симферополь. 25-28 сентября 2018 г. Симферополь, 2018. С. 144-148.
13. Кучеров Е.В., Попов Г.В., Гуфранова И.Б. Флора и растительность Каповой пещеры. Записки географического общества СССР. Башкирский филиал 1968. Вып. 5. С. 106-115.
14. Литвинов М.А. 1967. Определитель микроскопических почвенных грибов. Ленинград: Наука. 303 с.

15. Лоскутова И.А., Фирсов Н.Н. Плесневые грибы пещеры Шульган-Таш (Каповой) и их связь с экскурсионной нагрузкой // Пещерный палеолит Урала: мат-лы междунар. конф-ции. Уфа, 1997. С. 115-119.
16. Мазина С.Е., Северин А.В. Разработка метода реабилитации антропогенно-трансформированных подземных систем на примере Новоафонской пещеры // Экологическая химия. 2007. Т. 3. № 16. С. 175-181.
17. Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д.Г. Звягинцева. М.: Из-во МГУ, 304 с.
18. Ножевникова А.И., Бочкова Е.А., Плаунов В.К. Мультивидовые биопленки в экологии, медицине и биотехнологии. // Микробиология. 2015. Т.84. №6. С.623-644.
19. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир. 1975. Т. 1. 328 с.
20. Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. V. Ручейники и чешуекрылые. Ч. 4. Владивосток: Дальнаука, 2003. 688 с.
21. Определитель коллембол фауны СССР. М.: Наука, 1988. 216 с.
22. Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Т. 5. Двукрылые, блохи. Ч. 1 / Ред. Бей-Биенко Г.Я. Л.: Наука, 1969. 808 с.
23. Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Т. 5. Двукрылые, блохи. Ч. 2 / Ред. Бей-Биенко Г.Я. Л.: Наука, 1970. 944 с.
24. Рычков И.П. Описание пещеры, находящейся в Оренбургской губернии при реке Белой, которая из всех пещер, в Башкирии находящихся, за славную и наибольшую почитается, опубликованной в марте 1760 года в журнале Ежемесячные переводы, к пользе и увеселению служащие. // Исследователи-путешественники в Башкортостане XVIII. Сост. В.В. Сидорова Уфа. Китап. 2007. 15-26 с.
25. Саттон Д, Фотергилл А, Ринальди М. 2001. Определитель патогенных и условно патогенных грибов. М.: Мир. 486 с.
26. Тыщенко В.П. Определитель пауков европейской части СССР / Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Вып. 105. Л.: Наука, 1971. 282 с.
27. Bastian F., Jurado V., Nováková A., Alabouvette C., Saiz-Jimenez C. The microbiology of Lascaux Cave // *Microbiology*. 2010. 156. P. 644-652. DOI: [10.1099/mic.0.036160-0](https://doi.org/10.1099/mic.0.036160-0)
28. Cuezva S., Sanchez-Moral S., Saiz-Jimenez C., Cacaveras J.C. Microbial Communities and Associated Mineral Fabrics in Altamira Cave, Spain // *Int. J. Speleology*. 2009. 38 (1). P. 83-92.
29. Cuezva S., Fernandez-Cortes A., Porca E., Ральж L., Jurado V., Hernandez-Marine M., Serrano-Ortiz P., Hermosin B., Cacaveras J.C., Sanchez-Moral S., Saiz-Jimenez C. The biogeochemical role of Actinobacteria in Altamira Cave, Spain // *FEMS Microbiol Ecol*. 2012. 81. P. 281-290.
30. Diaz-Herraiz M., Jurado V., Cuezva S., Laiz L., Pallecchi P., Tiano P., Sanchez-Moral S., Saiz-Jimenez C. The Actinobacterial Colonization of Etruscan Paintings. *Scientific Reports*. 2013. V. 3. 1440. DOI: [10.1038/srep01440](https://doi.org/10.1038/srep01440)
31. Dupont J., Jacquet C., Denetiere B., Lacoste S., Bousta F., Oriol G., Cruaud C., Couloux A., Roquebert M.F. Invasion of the French Paleolithic painted cave of Lascaux by members of the *Fusarium solani* species complex. *Mycologia* 2007. V. 99. P. 526-533.
32. Hathaway J.J.M., Garcia M.G., Balasch M.M., Spilde M.N., Stone F.D., De Lurdes M.N., Dapkevicius E., Amorim I.R., Gabriel R., Borges P.A.V., Northup D.E. Comparison of

- Bacterial Diversity in Azorean and Hawai'ian Lava Cave Microbial Mats // *Geomicrobiol. J.* 2014. 31 (3). P. 205-220. DOI: [10.1080/01490451.2013.777491](https://doi.org/10.1080/01490451.2013.777491)
33. Kniss V., Thibaud J.-M. Le genre *Plutomurus* en Russie et en Georgie (Collembola, Tomoceridae) / *Revue française d'Entomologie (N. S.)*. 1999. 21 (2). P. 57-64.
 34. Kubátová A., Dvořák L. Entomopathogenic fungi associated with insect hibernating in underground shelters // *Czech Mycol.* 2005. 57 (3-4). P. 221-237.
 35. Leuko S., Koskinen K., Sanna L., D'Angeli I.M., DeWaele J., Marcia P., Moissl-Eichinger C., Rettberg P. The influence of human exploration on the Microbial community structure and ammonia Oxidizing potential of the Su Bentu limestone Cave in Sardinia, Italy. // *PLoS ONE*. 2017. 12(7). DOI: [10.1371/journal.pone.0180700](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180700)
 36. Michie N.A. The threat to caves of the human dust source. In: *Proceedings of the 12-th International Congress of Speleology*. International Union of Speleology / Swiss Speleological Society 5. 1997. P. 43-46.
 37. Oliveira C., Gunderman L., Coles C.A., Lochmann J., Parks M., Ballard E., Glazko G., Rahmatallah Y., Tackett A.J., Thomas D.J. 16S rRNA Gene-Based Metagenomic Analysis of Ozark Cave Bacteria // *Diversity (Basel)*. 2017. 9(3). P. 31. DOI: [10.3390/d9030031](https://doi.org/10.3390/d9030031)
 38. Pašić L., B. Kovčec, Sket B. & Herzog-Velikonja B. Diversity of microbial communities colonizing the walls of a Karstic cave in Slovenia *FEMS Microbiol Ecol* 2010. 71. P. 50-60.
 39. Portillo M.C., Gonzalez J.M., Saiz-Jimenez C. Metabolically active microbial communities of yellow and grey colonizations on the walls of Altamira Cave, Spain // *Journal of Applied Microbiology*. 2008. V. 104. P. 681-691.
 40. Raper B. & Fennell D.I. *The genus Aspergillus*. Baltimore: Williams and Wilkins Co. 1965. 686 p.
 41. Raper B. & Thom C. *A manual of Penicillia*. New-York; London: Hafner Publishing Co. 1968. 875 p.
 42. Saiz-Jimenez C., Cuezva S., Jurado V., Fernandez-Cortes A., Porca E., Benavente D., Canaveras J.C., Sanchez-Moral S. Paleolithic Art in Peril: Policy and Science Collide at Altamira Cave // *SCIENCE* 2001. V. 334 P. 42-43. DOI: [10.1126/science.1206788](https://doi.org/10.1126/science.1206788)
 43. Ščelinskij V.E., Širokov V.N. Hxhlenmalerei im Ural: Kapova und Ignatievka; die altsteinzeitlichen Bilderhxhlen im sьdlichen Ural. *Speloo, 5 - Kunst und Kultur der Altsteinzeit* (Editado por G. Bosinski). Jan Thorbecke Verlag, Sigmaringen, 1999. 172 pp.
 44. Stomeo F., Portillo M.C., Gonzalez J.M. Assessment of Bacterial and Fungal Growth on Natural Substrates: Consequences for Preserving Caves with Prehistoric Paintings // *Current Microbiology*. 2009. 59. P. 321-325.
 45. Watanabe T. 2002 Pictorial atlas of soil and seed fungi: morphologies of cultured fungi and key to species. 2nd ed. CRC PRESS 2002. 487 p.
 46. Zucconi L., Gagliardi M., Isola D., Onofri S., Andaloro M.C., Pelosi C., Pogliani P., Selbmann L. Biodeterioration agents dwelling in or on the wall paintings of the Holy Saviour's cave (Vallerano, Italy) // *International Biodeterioration & Biodegradation*. 2012. 70. P. 40-46.