

МИКРОБНЫЕ СООБЩЕСТВА КАРСТОВЫХ ПЕЩЕР

© А.С. Рябова, Л.Ю. Кузьмина, Н.Ф. Галимзянова

Особые геохимические, гидрологические и микроклиматические условия, складывающиеся в карстовых пещерах, приводят к развитию в них уникальных сообществ бактерий. Микробиота таких сообществ имеет сложные, зачастую уникальные механизмы взаимодействий, что не позволяет в настоящее время полно выявить их видовой состав. Среди бактерий в пещерах наиболее распространенными являются представители *Alfaproteobacteria*, *Betaproteobacteria*, *Gammaaproteobacteria* и *Actinobacteria*. Отсутствие света, недостаток питательных веществ и низкие температуры приводят к возникновению у бактерий ряда адаптаций, таких как уменьшение размера клеток, замедленный метаболизм, изменения мембранных липидов и ферментов и ряд других. В афотических условиях основной трофических цепей являются хемолитотрофные бактерии.

Развитие бактерий происходит по большей части на поверхности минеральных образований, грунта, стен и в верхнем слое воды. Скальные поверхности пещер представляют собой наибольшие по площади участки, потенциально пригодные для заселения микробными сообществами. Среди исследователей распространено предположение о том, что бактерии, обитающие на стенах, по большей части представляют собой пещерную микробиоту и менее всего подвержены изменениям при антропогенной нагрузке.

Бактерии активно участвуют в геохимических преобразованиях окружающей среды: коррозии горных пород и последующем отложении минеральных образований. В настоящее время общепринята гипотеза биогенной минерализации. Кристаллообразование, с одной стороны, происходит при участии только живых микроорганизмов, с другой – немаловажное значение в этом процессе имеет изменение физико-химических условий окружающей среды. Существенную роль, по мнению исследователей, играют выделяемые внеклеточные вещества, индуцирующие пассивную минерализацию или, наоборот, вызывающие растворение кальцита. Кроме того, известно, что микроорганизмы, выделенные из пещер, оставаясь жизнеспособными, через некоторое время теряют способность к формированию или разрушению минеральных образований. Бактерии, участвующие в преобразовании минеральных субстратов, не приурочены к таксономическим группам и действуют в составе многовидовых сообществ.

Ключевые слова: бактерии, карстовые пещеры, микробиота спелеосистем, биопленки, геомикробиология, биокристаллизация.

Спелеосфера с древнейших времен притягивала внимание человека, но на сегодняшний день остается одной из самых неизученных областей планеты. Среди естественных спелеосистем наиболее распространены карстовые пещеры, представляющие собой полости, образованные в растворимых в воде горных породах при ведущей роли коррозионных процессов при участии эрозионных и гравитационных сил. В пещерах складываются особые микроклиматические и физико-химические условия – отсутствие света, как правило, постоянно низкая

температура, высокая влажность, невысокое содержание органических веществ, благодаря которым формируются специфические ассоциации живых организмов. Связь пещеры с другими экосистемами осуществляется путем передачи вещества и энергии через воздушные потоки, инфильтрационные и инфлюационные воды, через поступление с живыми организмами, в том числе с посетителями.

Активное изучение бактерий, населяющих различные спелеосистемы, началось в середине XX в. и до 1990 г. носило преимущественно

РЯБОВА Алена Сергеевна – к.б.н., Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,

e-mail: alenarya@rambler.ru

КУЗЬМИНА Людмила Юрьевна – к.б.н., Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,

e-mail: ljkuz@anrb.ru

ГАЛИМЗЯНОВА Наиля Фауатовна – к.б.н., Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН,

e-mail: galnailya@yandex.ru

описательный характер [1–4]. В настоящее время изучение пещерной микробиоты по-прежнему связано с некоторыми трудностями, например, с невозможностью культивирования большинства микроорганизмов. На питательных средах могут быть выделены только 1–10% микроорганизмов [5–7], одной из причин этого явления считают гибель олиготрофных бактерий от осмотического стресса. Глубокое секвенирование метагеномов предоставляет наибольшую информацию о биоразнообразии, но должно поддерживаться методом культивирования [8], поскольку тоже имеет ряд ограничений и недостатков [9].

Наиболее благоприятными для развития бактерий в пещерах, как и в других экосистемах, являются контактные среды: поверхность спелеотем, стены, приповерхностный слой воды в водоемах и придонный слой воды вместе с донными отложениями [10], граница льда и минеральных образований [11–13]. Основное внимание исследователей было сосредоточено на изучении микробиоты стен, особенно в декорированных пещерах, что зачастую связано с отсутствием развитого грунта и отложений во многих пещерах [14]. Кроме того, считается, что бактерии, обитающие на стенах, представляют собой наименее подверженную антропогенной трансформации часть микробиоты спелеосистем [15–16].

Микроорганизмы в пещерах можно обнаружить визуально по ряду признаков: образование видимых колоний на скальных поверхностях, появление необычной окраски породы за счет изменения химических условий продуктами их жизнедеятельности, коррозия осадочных пород или кристаллообразование под воздействием продуктов метаболизма, образование биопленок или бактериальных матов [8, 17].

В олиготрофных условиях пещер в ходе адаптации происходит уменьшение размеров клеток бактерий до 300–500 нм (нанобактерии) [17]. Выживание микроорганизмов в таких условиях предполагает наличие энергосберегающих приспособлений, позволяющих получить максимум энергии из малого количества органического вещества, привносимого с поверхности водой и воздушными потоками, при потреблении микроэлементов из породы. Было выдвинуто предположение, что в функционировании пещерных экосистем важную роль играют археобактерии [8, 18–19], в экстремальных олиготрофных условиях преобладают грамположительные бактерии.

Полагается, что по соотношению количества грамположительных и грамотрицательных бактерий в пещерной среде можно судить о связи микроорганизмов, выделенных из спелеотем, с поверхностными средами, богатыми питательными веществами [20]. При адаптации к низким температурам происходит изменение низкомолекулярных соединений (каротиноидов, пигментов), мембранных липидов, структуры ферментов. Повышается доля моно- и полиненасыщенных жирных кислот. Изменяется структура и состав белков, сокращается количество солевых мостиков, снижается содержание пролиновой кислоты и аргинина [21].

Бактерии в пещерах формируют сложно устроенные сообщества, в которых присутствует большое количество видов [17, 22]. Типичными представителями бактериальных групп в пещерах являются *Proteobacteria*, *Actinobacteria* и *Firmicutes*. Состав микробных сообществ зависит от наличия и особенностей грунта и минеральных отложений и конкретных условий пещеры (микроклимат, трофический статус, антропогенная нагрузка и др.) [14, 23–24]. Например, в пещере Золушка (Украина) доминирование определенных групп бактерий зависит от субстрата обитания [10]. В пещерах Австралии и Словении в минеральной коре донных отложений среди бактерий разных морфологических типов преобладали неветвящиеся нити (1–2 μm диаметром), кокковидные, спиральные и кольцевые формы [23].

По многочисленным данным известно, что высокая влажность, застой воздушных масс, наличие труднодоступного источника углерода (алифатические органические кислоты и фенольные соединения – производные гидролиза целлюлозы и лигнина), обеспечивают благоприятные условия для обитания актинобактерий [8, 20, 25]. Так, исследование показало присутствие видов *Streptomyces cyaneogriseus* и *Nocardia cummidelens* почти во всех микробных колониях на стенах пещеры Альтамира (Altamira, Испания) [15]. Хотя при культивировании преобладали гетеротрофные бактерии *Pseudomonas* и *Pseudoalteromonas*, среди литотрофных бактерий – *Thioalcalovibrio*, *Nitrospira*, *Thioploca*, *Beggiatoa*, *Nitrococcus* [26]. В пещере Ласко (Lascaux, Франция) повсеместно встречались псевдомонады, реже – бактерии родов *Ralstonia*, *Escherichia* и *Achromobacter* [27]. Бактериальное сообщество пещеры Кастанар де

Ибор (Castañar de Ibor, Испания) состоит из родов *Amycolatopsis*, *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Brevibacterium*, *Clostridium*, *Desulfovibrio*, *Lentzea*, *Methylobacterium*, *Nitrospira*, *Nocardioides*, *Ralstonia*, *Rhizobium*, *Sphingomonas*, *Streptomyces*, *Thauera*, *Tsukamurella* и *Variovorax* [28].

Некоторые актиномицеты, бациллы, псевдомонады и миксобактерии, обнаруженные в большинстве исследованных пещер, вырабатывают вещества, имеющие антигрибную активность. Было замечено, что рост микромицетов отсутствует на стенах, колонизированных бактериями [15]. С начала XXI в. наблюдается рост интереса по использованию психрофильных микроорганизмов в биотехнологии [22, 29]. В России в качестве перспективного источника их выделения рассматривают пещеры северных районов. Помимо технологических преимуществ, психрофильные организмы безопасны для человека и экосистем при умеренных температурах [30].

Состав потенциально патогенных микроорганизмов пещер отображает уровень рекреационного воздействия на спелеосистемы [31]. В пещере Альтамира выделены патогенные представители следующих родов бактерий: *Amycolatopsis*, *Aureobacterium*, *Brevibacterium*, *Gordonia*, *Nocardia*, *Nocardioides*, *Rhodococcus*, *Streptomyces*, *Micrococaceae* [29, 32]. В пещере Ласко с применением молекулярных методов были выделены *Escherichia*, *Achromobacter*, *Afpia*, *Ochrobactrum*, *Legionella*, *Alcaligenes*, *Stenotrophomonas*, *Symbiobacterium*, *Ralstonia* и *Pseudomonas* [33]. В качестве индикатора рекреационной нагрузки на пещеру наряду с бактериями группы кишечной палочки и стафилококком предложено использовать Firmicutes, поскольку эти бактерии не обнаруживаются в непосещаемых пещерах [14].

В условиях ограниченного количества органического вещества микроорганизмы, способные окислять металлы и сероводород для получения энергии, являются основой трофических цепей в афотических зонах [17–18, 34–37]. Важность цикла серы была показана на примере пещеры Мовиле (Movile, Румыния) [18]. Еще в 1931 г. Principi впервые предположил, что серная кислота является одним из спелеобразующих факторов [цит. по 38]. Исследования показали, что формирование пещер происходит вблизи грунтовых вод, где сульфидные воды смешиваются с кислородсодержащими поверхностными водами и воздухом

пещер. Согласно модели спелеогенеза Палмера [39], сероводород окисляется до серной кислоты и, реагируя с известняком, образует гипсовые коры, коррозия которых приводит к расширению полости [37, 40]. Именно такое явление спелеогенеза наблюдается в пещере Освещенного Дома (Cueva de Villa Luz, Мексика) [18]. Однако неоднократно отмечалось, что растворенный сероводород в пещерах потребляется сульфидоокисляющими бактериями до того, как он окислится до серной кислоты, что противоречит классической модели. При исследовании пещер Карловы Вары (Чехия) и Лечугилья (Lechuguilla, США) была предложена модель образования серной кислоты из сульфидов даже при низких концентрациях кислорода [41]. Главная идея заключается в том, что субаэральное растворение происходит в локальных карманах агрессивного растворения. В настоящее время вопрос о значимости вклада микроорганизмов и геологических процессов в формирование пещер остается открытым.

Особый толчок в развитии этой области исследований дал изотопный анализ, который показал, что легкие изотопы сульфидов $\delta^{34}\text{S}$ образовались в результате бактериального окисления серы [42]. Отложения серы и гипса в пещере Паркера (Parker, США) продолжают формироваться в результате жизнедеятельности сульфидоокисляющих бактерий [18].

Микробные сообщества в сульфидных пещерах включают вязкие снотиты, микробные пленки и маты, микробное сообщество гипсовых кор и биовермикуляцию участков породы, где были обнаружены Gammaproteobacteria, сероокисляющие Betaproteobacteria, *Thiobacillus*, *Spirillum*, *Nitrospira* [37] и Epsilonproteobacteria [34].

В пещерах среди хемолитотрофных бактерий при наличии органических веществ, наиболее многочисленными и активными являются сульфатвосстанавливающие и денитрифицирующие бактерии [10]. Азот в пещерах присутствует в форме соединения нитрата кальция в виде отложений селитры. Обнаружены следующие источники попадания нитратов в пещеры: выветривание вулканических горных пород, попадание сточных вод с удобрениями, лесной подстилкой, гуано летучих мышей, мочевины и мумии пещерных животных, а также бактериальная фиксация азота. Так, изучение изотопного состава селитры в Мамонтовой пещере (США) показало наличие в ней легких изотопов, что говорит об участии микроорганизмов в формировании нитратов пещер [18].

Железомарганцевые месторождения были обнаружены во многих пещерах Соединенных Штатов (Нью-Мексико, Аризона, Южная Дакота), Туркменистана и Испании [17–18]. Соединения железа в пещерах представлены в основном аморфными гидратированными оксидами, гетитом или гематитом [43]. Источником железа являются известняки, инфильтрационные воды и ионы двухвалентного железа, растворенного в пещерных водах [8]. Исследователи многократно отмечали биогенное формирование железосодержащих соединений, в том числе при значениях pH ниже 6, что нехарактерно для абиотического осаждения [38]. Реск [44] обнаружил, что присутствие бактерий *Gallionella ferruginea* в водных источниках приводит к осаждению гидроксида железа, а *Leptothrix* sp. – к образованию железной пленки.

Другим важным металлом, играющим существенную роль в микробной экосистеме пещер, является марганец. Жизнедеятельность марганецоксилирующих бактерий может стать существенным фактором на средней стадии формирования пещер. Отложения марганца можно найти на стенах и в минеральных образованиях, в обломочных породах, а также в виде консолидированных кор. Сначала эти красочные отложения, богатые оксидами железа и марганца, считали нерастворимым осадком, образующимся при воздействии воздуха на карбонат, и называли коррозийными остатками. Сейчас они известны как ферромарганцевые отложения. Первыми микроорганизмы с железомарганцевыми осадками в пещере Лечугилья связал Cunningham [18].

История развития представлений о роли микроорганизмов в преобразовании соединений кальция связана с двумя основными гипотезами: хемогенной и биогенной. Биогенная теория в свою очередь разделилась на идеи пассивной и активной минерализации [38].

Более ранняя хемогенная теория сформировалась в то время, когда воздействие микроорганизмов на спелеосистемы вообще не учитывалось, т.е. за основу принимались только химические процессы. Биогенная теория минерализации развивалась по мере совершенствования методов геохимии, новых подходов к культивированию микроорганизмов, их сочетание привело к объединению биологии и геологии в новую область знания – геомикробиологию [18]. Микроорганизмы из вторичных отложений демонстрируют способность осаждать карбонат кальция [45], причем

в большем объеме, чем почвенные микроорганизмы [46]. Chafetz и Buczynski [47] продемонстрировали, что культуры, выделенные из микробных матов, *in vitro* способствовали формированию кристаллов, сходных с обнаруживаемыми в природе. При изучении кристаллообразования в лабораторных условиях в стерильной среде не было обнаружено осаждения кальцита даже при значениях pH 10 [48]. На примере итальянских пещер Черво (Cervo) и Нера (Nera) было продемонстрировано выборочное бактериальное осаждение карбоната кальция [20, 46], а Baskar представил микрокристаллическое осаждение кальцита в сталактитах [49]. Было показано, что кристаллизация происходит только в 40% колоний.

Известно три механизма биологически индуцированной (пассивной) минерализации. Первый механизм основан на изменении физико-химических свойств среды. Автотрофные и гетеротрофные метаболические процессы, например фотосинтез, фиксация азота, гидролиз азотсодержащих соединений и сульфат редуцирования, сдвигают pH среды в щелочную сторону, нарушая баланс бикарбонатов-карбонатов в среде, и вызывают выпадение карбонатов кальция [17–18, 50–52]. Метаболически активные бактерии могут потреблять или переводить в другую форму ионы, которые препятствуют минерализации осадков, такие как фосфаты [53–54] или сульфаты [55], и вызывать выпадение CaCO₃. Таким образом, различные метаболические стратегии приводят к минералогическому и структурному различию в отложениях карбоната кальция. В настоящее время предполагается, что за минералогические различия CaCO₃ отвечают бактерии, однако характер этих отличий недостаточно изучен [18, 56–57].

Второй механизм основан на физических свойствах и особенностях строения клеточной стенки бактерий [58]. На поверхности клеток находится ряд молекул с отрицательным зарядом, например, белки, липиды и гликопротеины, которые могут связывать двухвалентные катионы кальция, предоставляя место для формирования кристаллов. Beveridge и Muggay впервые описали способность микробиоты накапливать металлы на поверхности клеток и осаждать минералы [59].

Третий механизм связан с выделением внеклеточных веществ. Внеклеточные или капсульные полисахариды могут улавливать и концентрировать катионы [17, 60–61]. Экзополисахариды могут также содержать следы белка

(аминокислоты, пептиды), поддерживая биоминерализацию [53]. Формирование кристаллов является пассивным, генетически не регулируется микроорганизмами, и кристаллизация CaCO_3 не имеет никакой конкретной биологической функции [62]. Выделение полисахаридов обеспечивает формирование бактериальных матов, но микроорганизмы сами могут выпадать в осадок вместе с продуктами их жизнедеятельности [17]. Ионы бикарбоната могут служить буфером, не позволяющим подкислять среду, поэтому если эта функция будет активно работать в условиях пещер, то ионы кальция будут быстро накапливаться до токсичного уровня. Появляются доказательства, что бактерии имеют белки антипорты кальциевого насоса [18]. Так, при исследовании минерализации карбонатов кальция цианобактериями и сульфатредуцирующими бактериями (осаждение доломита в микробных матах) было выявлено, что кальций кристаллизуется на поверхности клетки или внутри, а затем высвобождается в окружающую среду – механизм, препятствующий инкрустации клетки. Вопросу о роли аэробных хемогетеротрофных бактерий в минерализации карбонатов кальция уделяется меньше внимания, чем изучению автотрофных групп, а имеющиеся работы в основном касаются миксобактерий [63–68].

Большое количество штаммов микроорганизмов, обнаруженных в микробных матах, биопленках, спелеогрунтах или мондмилхе, обитает в смешанных сообществах, объединенных сложными связями, что зачастую не позволяет выделять отдельные штаммы. За пределами пещерных экосистем микроорганизмы сохраняют жизнеспособность, но теряют способность осаживать минеральные фазы [17]. Невозможность определить конкретные виды микроорганизмов, осуществляющих биоминерализацию, наталкивала исследователей на мысль, что эти процессы происходят под воздействием сообществ микроорганизмов: оксигенных фототрофов, вторичных анаэробов (денитрификаторов, сульфатредукторов, метаногенов), аэробов, использующих легколетучие жирные кислоты (ЛЖК), аммонификаторов-деструкторов [51, 63]. Еще одной проблемой при выделении штаммов стало то, что хемолитотрофные и хемоорганотрофные организмы в пещерах развиваются крайне медленно, и для отложения минеральных осадков этим штаммам может потребоваться от нескольких недель до нескольких лет [17].

Микроорганизмы также способны растворять окружающую породу, вызывая коррозию поверхности минеральных образований. Коррозия осадочных пород происходит при изменении химических условий продуктами метаболизма микроорганизмов (экзоферменты, органические и минеральные кислоты), механическом воздействии клеток и ряда других механизмов [14, 17, 38, 69]. Только 13% бактериальных колоний, выделенных из нитчатых кристаллов кальцита пещеры Нера, были способны к его разрушению [20].

Способность участвовать в растворении соединений кальция не является таксономическим признаком микроорганизмов, поэтому определить приуроченность этого процесса к определенным таксономическим группам не удается. При изучении сообществ микроорганизмов в зонах коррозии карбонатов кальция были выявлены группы микроорганизмов, способствующие растворению: первичные анаэробы-продуценты легколетучих жирных кислот, аэробные органотрофы-продуценты кислот, литотрофные продуценты кислот (нитрификаторы, тионовые, серобактерии), гомоацетатные бактерии, аэробные органотрофы [51].

Такие структуры как экзополисахариды, сидерофоры и другие хелаторы, а также клеточные стенки бактерий вызывают растворение кальцита. Особенный интерес вызывают бактерии, окисляющие железо, марганец и серу, которые продуцируют органические кислоты, растворяющие карбонаты [18, 38, 69]. С другой стороны, ряд микробных компонентов, в том числе липиды, фосфолипиды, ингибируют растворение. Почвенные гуминовые кислоты, поступающие в пещеру вместе с капельными водами, составляют значительную часть углерода и ингибируют растворение кальцита [18].

Обобщая вышеизложенное, можно заключить, что бактериальные сообщества изученных пещер разнообразны, их состав зависит как от географического положения пещеры, так и от геологических характеристик полости. Рекреационная нагрузка зачастую влияет на состав бактериальных сообществ пещер, что позволяет использовать данные об их структуре для оценки степени антропогенного воздействия. Так же сообщества микроорганизмов подземных местообитаний могут служить источником потенциально полезных видов. Можно считать установленным, что бактерии принимают участие в формировании различных спелеотем.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190098-9.

Литература

1. Høeg O.A. Cyanophyceae and bacteria in calcareous sediments in the interior of limestone caves in Nord-Rana, Norway // *Nytt Magazin for Naturvidenskapene*. 1946. V. 85. P. 99–104.
2. Caumartin V. Review of the microbiology of underground environments // *Bulletin of the National Speleological society*. 1963. № 25. P. 1–14.
3. Vandel A. Biospeleology: the biology of cavernicolous animals. (Translated from the 1964 French edition by B.E. Freeman) / Oxford: Pergamon Press., 1965. P. 524.
4. Dyson H.J., James J.M. A preliminary study of cave bacteria // *Journal of the Sydney Speleological society*. 1973. V. 17. P. 221–230.
5. Northup D.E., Boston P.J. Microbial speleology: opportunities and challenges // *National cave and karst management symposium*. 2005. P. 27–34.
6. Barton H.A. Introduction to cave microbiology: a review for the non-specialist // *J. Cave Karst Stud*. 2006. V. 68. № 2. P. 42–54.
7. Mulec J., Krištufek V., Charoňáková A. Comparative microbial sampling from eutrophic caves in Slovenia and Slovakia using RIDA @Count test kits // *Int J. Speleol*. 2012. № 41 (1). P. 1–8.
8. Tomczyk-Zak K., Zielenkiewicz U. Microbial diversity in caves // *Geomicrobiol J*. 2016. V. 33. № 1. P. 20–38.
9. Семенов М.В. Метабаркодинг и метагеномика в почвенно-экологических исследованиях: успехи, проблемы и возможности // *Ж. общ. биол*. 2019. Т. 80. № 6. С. 403–417.
10. Андрейчук В., Климчук А., Бостон П., Голускин Е. Уникальные железо-марганцевые колонии микроорганизмов в пещере Золушка (Украина-Молдова) // *Спелеология и карстология*. 2009. № 3. С. 5–25.
11. Price P.B. Microbial life in glacial ice and implications for a cold origin of life // *FEMS Microbiol. Ecol*. 2007. № 59. P. 217–231.
12. Wilhelm L., Besemer K., Fasching C., Ulrich T., Singer G.A., Quince C., Battin T.J. Rare but active taxa contribute to community dynamic of benthic biofilms in glacier-fed streams // *Environ Microbiol*. 2014. V. 16. № 8. P. 2514–2524.
13. Maccario L., Sanguino L., Vogel T.M., Larose C. Snow and ice ecosystems: not so extreme // *Res Microbiol*. 2015. № 166. P. 782–795.
14. Adetutu E.C., Thorpe K., Shahsavari E., Bourne S., Cao X., Fard R., Kirby G., Ball A.S. Bacterial community survey of sediments at Naraccorte caves, Australia // *Int J. Speleol*. 2012. № 41 (2). P. 137–147.
15. Jurado V., Fernandez-Cortes A., Cuezva S., Laiz L., Cañaveras J.C., Sanchez-Moral S., Saiz Jimenez C. The fungal colonisation of rock-art caves: experimental evidence // *Naturwissenschaften*. 2009. № 96. P. 1027–1034.
16. Wu Y., Tan L., Liu W., Wang B. Profiling bacterial diversity in a limestone cave of the western loess Plateau of China // *Front. Microbiol*. 2015. V. 6. № 244. P. 1–10.
17. Boston P.J., Spilde M.N., Northup D.E., Curry M.D., Melim L.A., Rosales-Lagarde L. Microorganisms as speleogenetic agents: geochemical diversity but geomicrobial unity // *Hypogene speleogenesis and karst hydrogeology of artesian basins* / Ed. by A.B. Klimchouk, D.C. Ford. Simferopol, 2009. P. 51–58.
18. Barton H.A., Northup D.E. Geomicrobiology in cave environments: past, current and future perspectives // *J. Cave Karst Stud*. 2007. V. 69. № 1. P. 163–178.
19. Martin-Pozas T., Gonzalez-Pimentel J.L., Jurado V., Cuezva S. Microbial activity in subterranean ecosystems: recent advances // *Appl. Sci*. 2020. V. 10. № 22. P. 1–18.
20. Cacchio P., Ferrini G., Ercole C., Gallo M.P., Lepidi A. Biogenicity and characterization of moonmilk in Grotta Nera (Majella, National park, Abruzzi, Central Italy) // *J. Cave Karst Stud*. 2014. V. 76. № 2. P. 88–103.
21. Pascale D., Santi C., Fu J., Landfald B. The microbial diversity of Polar environments is a fertile ground for bioprospecting // *Mar Genom*. 2012. № 8. P. 15–22.
22. 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 // *J. Appl Microbiol*. 2008. № 104. P. 681–691.
23. Pašić L., Kovče B., Sket B., Herzog-Velikonja B. Diversity of microbial communities colonizing the walls of a Karstic cave in Slovenia // *FEMS Microbiol. Ecol*. 2010. V. 71. P. 50–60.
24. Shapiro J., Pringle A. Anthropogenic influences on the diversity of fungi isolated from caves in Kentucky and Tennessee // *Am Mild Nat*. 2010. V. 163. № 1. P. 76–86.
25. Monte M., Ferrari R. Airborne microorganisms in a subterranean archeological area of the basilica of San Lorenzo in Lucina (Rome) // *Aerobiologia*. 2000. № 16. P. 287–296.
26. Holmes A.J., Tujula N.A., Holley M., Contos A., James J.M., Rogert P., Gillings M.R. Phylogenetic structure of unusual microbial formations in Nullarbor caves, Australia // *Environ Microbiol*. 2001. № 3 (4). P. 256–264.
27. Bastian F., Alabouvette C., Jurado V., Saiz-Jimenez C. Impact of biocide treatments on the bacterial communities of the Lascaux Cave // *Naturwissenschaften*. 2009. № 96. P. 863–868.
28. Fernandez-Cortes A., Cuezva S., Sanchez-Moral S., Cañaveras J.C., Porca E., Jurado V., Martin-Sanchez P.M., Saiz-Jimenez C. Detection of human-induced environmental disturbances in a show cave // *Environ Sci Pollut R*. 2011. № 18. P. 1037–1045.

29. Jurado V., Laiz L., Rodriguez-Nava V., Boiron P., Hermosin H., Sanchez-Moral S., Saiz-Jimenez C. Pathogenic and opportunistic microorganisms in caves // *Int J. Speleol.* 2010. V. 39. № 1. P. 15–24.
30. Воробьева С.В., Илиенц И.Р., Хижняк С.В. Психрофильные и психротолерантные микроорганизмы пещеры Самара // *Вестник КрасГАУ.* 2011. № 7. С. 112–118.
31. Mulec J., Vaupotic J., Walochnik K.J. Prokaryotic and eukaryotic airborne microorganisms as tracers of microclimatic changes in underground (Postojna Cave, Slovenia) // *Environ Microbiol.* 2012. № 64. P. 654–667.
32. Groth I., Vettermann R., Schuetze B., Schumann P., Saiz-Jimenez C. Actinomycetes in Karstic caves of northern Spain (Altamira and Tito Bustillo) // *J. Microbiol Meth.* 1999. № 36. P. 115–122.
33. Bastian F., Jurado V., Nováková A., Alabouvette C., Saiz-Jimenez C. The microbiology of Lascaux cave // *Microbiology.* 2010. № 156. P. 644–652.
34. Engel A.S., Lee N., Porter M.L., Stern L.A., Bennett P.C., Wagner M. Filamentous «Epsilonproteobacteria» dominate microbial mats from sulfidic cave springs // *Appl Environ Microb.* 2003. V. 69. № 9. P. 5503–5511.
35. Dupont J., Jacquet C., Denetière B., Lacomte S., Bousta F., Oriol G., Gruaud C., Couloux A., Roquebert M.F. Invasion of the French Paleolithic painted cave of Lascaux by members of the *Fusarium solani* species complex // *Micologia.* 2007. V. 99. № 4. P. 526–533.
36. Gorbushina A.A. Life on the rocks // *Environ Microbiol.* 2007. V. 9. № 7. P. 1613–1631.
37. Jones D.S., Lyon E.H., Macalady J.L. Geomicrobiology of biovermiculations from the Frasassi Cave Systems, Italy // *J Cave Karst Stud.* 2008. V. 70. № 2. P. 78–93.
38. Northup D.E., Lavoie K.H. Geomicrobiology of caves: A review // *Geomicrobiol J.* 2001. V. 18. P. 199–222.
39. Palmer A.N. Origin and morphology of limestone caves // *Geol Soc Am Bull.* 1991. V. 103. P. 1–21.
40. Engel A.S., Porter M.L., Stern L.A., Quinlan S., Bennett P. Bacterial diversity and ecosystem function of filamentous microbial mats from aphotic (cave) sulfidic springs dominated by chemolithoautotrophic «Epsilonproteobacteria» // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2004. № 54. P. 31–53.
41. Barton H.A., Luiszer F. Microbial metabolic structure in a sulfidic cave hot spring: Potential mechanisms of biospeleogenesis // *J. Cave Karst Stud.* 2005. V. 67. № 1. P. 28–38.
42. Socki R.A., Perry E.C., Romanek C.S. Stable isotope systematics of two cenotes from northern Yucatan, Mexico // *Limnol Oceanogr.* 2002. V. 47. P. 1808–1818.
43. Hill C.A., Forti P. Cave minerals of the World, 2nd Edition // National Speleological Society, Huntsville. 1997. 463 p.
44. Peck S.B. Bacterial deposition of iron and manganese oxides in North American caves // *Bulletin of the National Speleological Society.* 1986. V. 48. P. 26–30.
45. Danielli H.M.C., Edington M.A. Bacterial calcification in limestone caves // *Geomicrobiol J.* 1983. V. 3. № 1. P. 1–16.
46. Cacchio P., Contento R., Ercole C., Cappuccio G., Martinez M.P., Lepidi A. Involvement of microorganisms in the formation of carbonate speleothems in the Cervo Cave (L'Aquila – Italy) // *Geomicrobiol J.* 2004. V. 21. № 8. P. 497–509.
47. Chafetz H.S., Buczynski C. Bacterially induced lithification of microbial mats // *Palaios.* 1992. № 7. P. 277–293.
48. Anderson S., Appanna V.P., Huang J., Viswanatha T. A novel role for calcite in calcium homeostasis // *FEBS Letters.* 1992. V. 308. № 1. P. 94–96.
49. Baskar S., Baskar R., Mauclair L., McKenzie J.A. Microbially induced calcite precipitation in culture experiments: Possible origin for stalactites in Sahastradhara caves, Dehradun, India // *Current Science.* 2006. V. 90. P. 58–64.
50. Castanier S., M'etayer-Levrel G.L., Pertuisot J.P. Ca-carbonate precipitation and limestone genesis – the microbiogeologist point of view // *Sediment Geol.* 1999. № 126. P. 9–23.
51. Заварзин Г.А. Микробный геохимический цикл кальция // *Микробиология.* 2002. Т. 71. № 1. С. 5–22.
52. German V.D. Brehert J.G., Bularda M.D. Microorganism populations within gelatinous formations from kiesberg mine in Banat mountains, Romana // *Studia universitatis babes-bolyai. Biologia.* 2007. P. 109–118.
53. Braissant O., Cailleau G., Dupraz C., Verrecchia E.P. Bacterially induced mineralization of calcium carbonate in terrestrial environments: the role of exopolysaccharides and amino acids // *J. Sediment Res.* 2003. № 73. P. 485–490.
54. Bundeleva I.A., Shirokova L.S., Benezeth P., Pokrovsky O.S., Kompantseva E.I., Balor S. Calcium carbonate precipitation by anoxygenic phototrophic bacteria // *Chem Geol.* 2012. № 291. P. 116–131.
55. Wright D.T., Wacey D. Precipitation of dolomite using sulphate-reducing bacteria from the Coorong Region, South Australia: significance and implications // *Sedimentology.* 2005. № 52. P. 987–1008.
56. Dupraz C., Visscher P.T. Microbial lithification in marine stromatolites and hypersaline mats // *Trends Microbiol.* 2005. № 13. P. 429–438.
57. Ronholm J., Schumann D., Sapers H.M., Iza-wa M., Applin D., Berg B., Mann P., Vali H., Flemming R.L., Cloutis E.A., Whyte L.G. A mineralogical characterization of biogenic calcium carbonates precipitated by heterotrophic bacteria isolated from cryophilic polar regions // *Geobiology.* 2014. P. 1–15.
58. Contos A.K., James J.M., Heywood B., Pitt K., Rogers P. Morphoanalysis of bacterially precipitated

subaqueous calcium carbonate from Weebubbie Cave, Australia // *Geomicrobiol J.* 2001. V. 18. № 3. P. 331–343.

59. Beveridge T.J., Murray R.G.E. Uptake and retention of metals by cell walls of *Bacillus subtilis* // *J. Bacteriol.* 1976. V. 127. № 3. P. 1502–1518.

60. Braissant O., Decho A.W., Dupraz C., Glunk C., Przekop K.M., Visscher P.T. Exopolymeric substances of sulfate-reducing bacteria: interactions with calcium at alkaline pH and implication for formation of carbonate minerals // *Geobiology.* 2007. № 5. P. 401–411.

61. Braissant O., Decho A.W., Przekop K.M., Gallagher K.L., Glunk C., Dupraz C., Visscher P.T. Characteristics and turnover of exopolymeric substances in a hypersaline microbial mat // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2009. № 67. P. 293–307.

62. Lian B., Hu Q., Chen J., Ji J., Teng H.H. Carbonate biomineralization induced by soil bacterium *Bacillus megaterium* // *Geochim Cosmochim. Acta.* 2006. № 70. 14 p.

63. Ferris F.G., Phoenix V., Fujita Y., Smith R.W. Kinetics of calcite precipitation induced by ureolytic bacteria at 10 to 20°C in artificial groundwater // *Geochim Cosmochim. Acta.* 2003. V. 67. № 8. P. 1701–1722.

64. Mitchell A.C., Ferris F.G. The influence of *Bacillus pasteurii* on the nucleation and growth of calcium carbonate // *Geomicrobiol J.* 2006. V. 23. № 3–4. P. 213–226.

65. Achal V., Pan X. Characterization of urease and carbonic anhydrase producing bacteria and their role in calcite precipitation // *Curr Microbiol.* 2010. № 62. P. 894–902.

66. Okwadha G., Li J. Optimum conditions for microbial carbonate precipitation // *Chemosphere.* 2010. V. 81. № 9. P. 1143–1148.

67. Burbank M.B., Weaver T.J., Williams B.C., Crawford R.L. Urease activity of ureolytic bacteria isolated from six soils in which calcite was precipitated by indigenous bacteria // *Geomicrobiol J.* 2012. V. 29. № 4. P. 389–395.

68. Millo C., Ader M., Dupraz S., Guyot F., Thaler C., Foy E., Menez B. Carbon isotope fractionation during calcium carbonate precipitation induced by urease-catalysed hydrolysis of urea // *Chem Geol.* 2012. V. 330–331. № 10. P. 39–50.

69. Gadd G.M. Geomycology: biogeochemical transformations of rocks, minerals, metals and radionuclides by fungi, bioweathering and bioremediation // *Mycol Res.* 2007. V. 3. P. 3–49.

MICROBIAL COMMUNITIES OF KARST CAVES

© A.S. Ryabova, L.Yu. Kuzmina, N.F. Galimzyanova

Ufa Institute of biology – Subdivision of the Ufa Federal Research Centre
of the Russian Academy of Sciences,
69, prospect Oktyabrya, 450054, Ufa, Russian Federation

Special geochemical, hydrological and microclimatic conditions in karst caves lead to the development of unique bacterial communities in them. The microbiota of such communities has complex, often unique mechanisms of interaction, which currently does not allow us to fully identify their species composition. Among the bacteria in caves, the most common are representatives of Alphaproteobacteria, Betaproteobacteria, Gammaproteobacteria and Actinobacteria. Lack of light, lack of nutrients and low temperatures lead to a number of adaptations in bacteria, such as a decrease in cell size, slow metabolism, changes in membrane lipids and enzymes, and a number of others. In aphotic conditions, the basis of trophic chains are chemolithotrophic bacteria.

The development of bacteria occurs mostly on the surface of mineral formations, soil, walls and in the upper layer of water. Rocky surfaces of caves represent the largest areas potentially suitable for colonization by microbial communities. There is a widespread assumption among researchers that the bacteria living on the walls are mostly cave microbiota and are the least susceptible to changes under anthropogenic load.

Bacteria are actively involved in the geochemical transformations of the environment: corrosion of rocks the subsequent deposition of mineral formations. At present, the hypothesis of biogenic mineralization is generally accepted. On the one hand, crystal formation occurs with the participation of only living microorganisms, on the other hand, a change in the physicochemical conditions of the environment is of no small importance in this process. A significant role, according to researchers, is played by secreted extracellular substances that induce passive mineralization or, conversely, cause the dissolution of calcite. In addition, it is known that microorganisms isolated from caves, while remaining viable, after some time lose their ability to form or destroy mineral formations. Bacteria involved in the transformation of mineral substrates are not confined to taxonomic groups and act as part of multispecies communities.

Keywords: bacteria, karst caves, microbiota of spelecosystems, biofilms, geomicrobiology, biocrystallization.