



DOI: 10.22363/2313-2310-2022-30-3-250-265

УДК 502.53

Обзорная статья / Review article

## Ламповая флора как результат оборудования карстовых пещер для экскурсий

Е.К. Пичугина<sup>1</sup>✉, С.Е. Мазина<sup>1,2,3,4,5</sup>

<sup>1</sup>Российский университет дружбы народов, Москва, Российская Федерация

<sup>2</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
Москва, Российская Федерация

<sup>3</sup>Федеральное государственное унитарное предприятие Научно-технический центр  
радиационно-химической безопасности и гигиены

Федерального медико-биологического агентства, Москва, Российская Федерация

<sup>4</sup>Российский государственный аграрный заочный университет,  
Балашиха, Российская Федерация

<sup>5</sup>Государственный университет по землеустройству, Москва, Российская Федерация  
✉e-mailpichugina94@inbox.ru

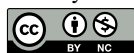
**Аннотация.** Данный обзор посвящен проблеме развития «ламповой флоры» – фототрофных сообществ обрастаний на участках с искусственным освещением в карстовых пещерах, используемых в туристических целях. Опыт отечественных и зарубежных коллег помогает разобраться в причинах ее возникновения, условиях формирования и развития сообществ; описываются механизмы адаптации отдельных видов и сообществ к сложным условиям подземных экосистем. Ламповая флора не характерна для пещерной среды, в связи с чем обнаруживаются неблагоприятные последствия ее присутствия в виде воздействия на местную биоту и абиотические параметры среды. В обзоре приводится сравнение ламповой флоры и естественных сообществ фототрофов входных освещенных солнечным светом зон пещер.

**Ключевые слова:** карстовые пещеры, ламповая флора, фототрофные сообщества, входные зоны пещер, экотоны

**Вклад авторов:** Е.К. Пичугина – анализ литературы и подготовка текста статьи; С.Е. Мазина – общее руководство направлением исследования, критический анализ текста статьи.

**История статьи:** поступила в редакцию 16.03.2022; принята к публикации 01.06.2022.

© Пичугина Е.К., Мазина С.Е., 2022



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License  
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/legalcode>

**Для цитирования:** Пичугина Е.К., Мазина С.Е. Ламповая флора как результат оборудования карстовых пещер для экскурсий // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2022. Т. 30. № 3. С. 250–265. <http://doi.org/10.22363/2313-2310-2022-30-3-250-265>

## Lampenflora as a result of karst cave equipment for excursions

Elizaveta K. Pichugina<sup>1</sup>✉, Svetlana E. Mazina<sup>1,2,3,4,5</sup>

<sup>1</sup>*RUDN University, Moscow, Russian Federation*

<sup>2</sup>*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation*

<sup>3</sup>*Federal State Unitary Enterprise Research and Technical Center  
or Radiation-Chemical Safety and Hygiene, Moscow, Russian Federation*

<sup>4</sup>*Russian State Agrarian Correspondence University, Balashikha, Russian Federation*

<sup>5</sup>*State University of Land Use Planning, Moscow, Russian Federation*

✉e-mailpichugina94@inbox.ru

**Abstract.** This review is devoted to the problem of the development of “lampenflora” – phototrophic fouling communities in karst caves’ areas with artificial lighting used for tourism purposes. The experience of domestic and foreign colleagues helps to understand the causes of its occurrence, the conditions for the formation and development of communities; describes the mechanisms of adaptation of individual species and communities to the complex conditions of underground ecosystems. Lampenflora is not typical for the cave environment, and in this regard, the adverse consequences of its presence are found in the form of an impact on the local biota and abiotic parameters of the environment. The review compares lampenflora and natural communities of phototrophs in the entrance zones of caves illuminated by sunlight.

**Keywords:** karst caves, lampenflora, phototrophic communities, cave entrance areas, ecotones

**Authors’ contributions:** E.K. Pichugina – literature analysis and preparation of the text of the article; S.E. Mazina – general management of the research direction, critical analysis of the text of the article.

**Article history:** received 16.03.2022; accepted 01.06.2022.

**For citation:** Pichugina EK, Mazina SE. Lampenflora as a result of karst cave equipment for excursions. *RUDN Journal of Ecology and Life Safety*. 2022;30(1):250–265. (In Russ.) <http://doi.org/10.22363/2313-2310-2022-30-3-250-265>

Карстовые пещеры являются природными достопримечательностями и объектами научного интереса, вследствие чего антропогенная нагрузка на них увеличивается [1]. Природные среды, присущие любым карстовым формам рельефа, в том числе и пещерам, отличаются особой уязвимостью к воздействиям извне, что обусловлено особыми параметрами подземной среды, такими как своеобразный замкнутый микроклимат (отсутствие освещения, низкая положительная температура воздуха, высокая влажность воздуха и грунта), олиготрофность, низкое биоразнообразие [2; 3]. Карстовые экосистемы, в том числе пещеры, относятся к невозобновляемым природным ресурсам, что делает актуальным их исследование, защиту и охрану [2; 4].

## **Антропогенное воздействие на карстовые экосистемы**

Экологические параметры пещерной среды характеризуются стабильностью, по сравнению с поверхностью [5], в то же время разнонаправленные антропогенные воздействия на карстовые экосистемы, внешние и внутренние, могут наносить им значительный урон.

Первые могут быть связаны с разработкой горных пород, оказывающей влияние на геологию и гидрологию карстового массива, а также с загрязнением верхних слоев почвы, поверхностных и подземных вод [6]. Внутренние воздействия на пещерные среды связаны с посещением пещер людьми в целях туризма, рекреационной и исследовательской деятельности [7]. Массовый пещерный туризм, зародившись во второй половине XIX в., повлек за собой создание коммерческих предприятий, включающих открытие крупных пещер для посещений и их оборудование пешеходными тропами и системами освещения. Недостаточное изучение влияния внешних и антропогенных факторов на подземные экосистемы привело к тому, что неконтролируемый туризм и связанные с ним мероприятия необратимо изменяли пещерные экосистемы [1].

Комплекс изменений пещер-музеев включает изменение температуры, относительной влажности, концентрации углекислого газа в воздухе, уровня освещенности, от которых зависит состояние взаимозависимых живых систем, и абиотических объектов – водных потоков, минеральных поверхностей и образований (спелеотем) [1]. Спелеотемы (т.е. сталактиты, сталагмиты, гуровые ванночки и др.) представляют собой уникальные вторичные минеральные образования карстовых полостей. Основным фактором их образования является деятельность фильтрационных вод – межпластовых вод и осадков с поверхности, которые, просачиваясь сквозь почву и трещины горных пород, насыщаются углекислотой и растворенными минералами и отвечают за процесс растворения известняковых пород с образованием кальцита. Также на процесс образования спелеотем влияют занос минеральных и детритовых частиц внутрь пещер ветром или потоками воды [8], состав почвы поверхности и ее микробная активность, тип поверхностной растительности и скорость протекания химических процессов [9]. Сформированные таким образом натечные образования в совокупности создают неповторимые интерьеры пещер, притягивающие внимание людей.

Широкий интерес к посещению подземных полостей носит неоднозначный характер. С одной стороны, привлечение внимания полезно с точки зрения признания карстовых пещер экосистемами, требующими детального изучения и охраны, а с другой – становится причиной ряда экологических проблем.

## **Феномен «ламповой флоры»**

Одной из главных экологических и эстетических проблем гипогенных экосистем остается проблема биозагрязнения, появившаяся в результате оборудования первых экскурсионных пещер источниками электрического света

[10]. В ее основе лежит развитие на минеральных поверхностях под действием искусственного освещения фототрофных сообществ, состоящих преимущественно из цианобактерий, водорослей и мохообразных – «ламповой флоры» [11–13].

Многочисленные исследования ламповой флоры посвящены причинам ее появления и условиям развития [14; 15], определению видового состава [16] и его сравнению с составом фототрофных сообществ входных зон пещер [17; 18], динамике изменений экосистем при появлении ламповой флоры [19; 20] и методам борьбы с ней [21–23].

Ламповая флора пещер представляет собой неспецифичные фототрофные сообщества, видовой состав которых формируется посредством заноса в полости с поверхности активных клеток микроорганизмов, их спор, семян и талломов [7]. В заносе участвуют потоки фильтрационных вод из эпикарста, потоки воды и воздуха, проходящие через входы пещер, перемещение с пещерной фауной [13], а также человеком [11; 19]. Отдельно можно выделить способность микрофлоры распространяться непосредственно внутри полостей при помощи живых организмов, в том числе людей [24], и циркуляции воздуха. Хотя воздушные потоки в основном зависят от естественных климатических изменений, в пещерах образуются локальные движения воздуха вследствие его нагрева от осветительных приборов [13]. В работе [11] предлагается обратить внимание на искусственные потоки воздуха и их закономерности в целях борьбы с распространением ламповой флоры в пространстве пещер.

### **Колонизация пространства пещер**

Попадая в благоприятные для роста условия, занесенные микроорганизмы начинают заселять поверхности пород и отложений. Ламповая флора колонизирует всю поверхность стен пещер, от пола до потолка, причем сосудистые растения предпочитают более горизонтальные поверхности, тогда как мохообразные, водоросли и цианобактерии могут располагаться на вертикальных и отрицательных формах рельефа [22]. Чаще всего объектами колонизации становятся осадочные породы, глинистые отложения и кальцитовые образования за счет их пористости, гигроскопичности и влажности. Отмечалась приуроченность мохообразных и папоротников, нуждающихся в постоянной высокой влажности субстратов, к пористым трещиноватым породам и глинам. Многие виды мхов демонстрируют высокую засухоустойчивость благодаря различным защитным морфологическим и физиологическим механизмам [25]. В исследовании [26] сообщалось, что представители микромицетов в основном занимают поверхности стен и спелеотем вне зависимости от их минерального состава, что может быть связано с наличием на них органического вещества. Альгофлора обнаруживалась на влажных глинистых, кальцитовых и известняковых субстратах [14; 18; 27]. В то же время водоросли могут выживать на недостаточно увлажненных участках, склонных

к периодическому высыханию [28]. Способностью переносить периоды высыхания, не погибая, как в качестве отдельных клеток, так и в составе биопленок отличаются цианобактерии [29].

### **Формирование видового состава сообществ ламповой флоры**

Ламповая флора чаще всего представлена биопленками, причем водоросли и цианобактерии часто в литофильных сообществах образуют биопленки благодаря выделению экзополисахаридов [15; 18] и становятся доминантными группами сложных сообществ. Многие виды космополиты поселяются на безжизненных субстратах, нетребовательны к уровню освещения и количеству питательных веществ и обладают хорошей адгезией [13].

Существует мнение, что на начальном этапе зарастания видовой состав ламповой флоры формируется случайно посредством стохастического распределения организмов в пространстве полостей [24], однако с течением времени он трансформируется – менее устойчивые виды замещаются более устойчивыми [13]. Состав биопленок, изначально представленный одноклеточными фототрофными видами, в ходе развития усложняется посредством присоединения бактерий, простейших, грибов и лишайников [14; 30], а на более поздних стадиях развития – мхов, папоротников и проростков сосудистых растений [13; 15]. В конечном итоге видовой состав сложных сообществ может регулироваться косвенной конкуренцией [23], трофическими взаимодействиями внутри биопленок [30], сукцессией и экологическими воздействиями [15].

### **Естественная микробиота пещер**

Помимо неспецифичных фототрофов пещеры изначально могут быть заселены гетеротрофными и хемоавтотрофными бактериями, например, протеобактериями и актинобактериями [31] и грибами – аскомицетами и зигомицетами, объединяющимися в биопленки в целях выживания в олиготрофных условиях. Микромицеты, обитающие в пещерах, обычно представлены детритофагами и паразитами пещерной фауны [32; 33], которая является активным переносчиком спор грибов в пространстве полостей [34].

В условиях отсутствия первичных продуцентов пещерные микробные сообщества напрямую зависят от органических веществ, доставляемых водными потоками, фильтрационными водами и фауной с поверхности [35]. Часто происходит формирование хемотрофных сообществ, получающих энергию за счет использования химических веществ минеральных субстратов, что делает подобные сообщества пещер участниками биогеохимических циклов углерода, серы и т.д. [36]. Микробиота пещер, несмотря на ее адаптацию к олиготрофным условиям [16], неустойчива и может сильно изменяться в результате антропогенного вмешательства [11], пополняясь новыми видами, в том числе фототрофными [37]. Появление и развитие в пещерах

неспецифичных видов увеличивает биоразнообразие экосистемы, одновременно необратимо изменяя ее трофические связи. Биопленки ламповой флоры являются конкурентами и могут вытеснять аборигенные микробные сообщества, поскольку фототрофные сообщества являются самоподдерживающимися и более устойчивыми за счет использования световой энергии для продукции органических веществ [15].

### **Взаимодействие организмов в биопленках**

Состав организмов, выполняемые ими функции и результат их взаимодействий в биопленках оказывают прямое влияние на устойчивость сообщества [37]. В биопленках поддержка менее приспособленных видов более приспособленными помогает консорциям выдерживать стрессовые воздействия и иметь конкурентное преимущество перед другими сообществами в борьбе за ресурсы [32]. Фототрофы в составе биопленок обеспечивают фотосинтетическую функцию и, как следствие, фиксацию CO<sub>2</sub> и накопление органических веществ для поддержания гетеротрофных участников [29]. Наличие в биопленках цианобактерий-азотфиксаторов решает проблему недостатка азота для литофильных сообществ [24; 38]. Кроме того, виды цианобактерий имеющие внеклеточный матрикс, выступающий в качестве резервуара воды, способствуют накоплению и удержанию влаги в биопленках [39]. Данная способность препятствует высыханию биопленок, хотя уровень влажности в гипогенной среде часто высок, вплоть до уровня насыщения [13], и поддерживается наличием постоянных или временных пещерных потоков и фильтрационных вод, но изредка бывают периоды засух. Внутренние области пещер отличаются большей стабильностью уровня увлажнения, нежели области, контактирующие с поверхностью и за счет этого подверженные сезонным колебаниям уровня влажности [40].

### **Влияние света и температуры на развитие ламповой флоры**

В непосещаемых пещерах уровень влажности обратно пропорционален уровню освещенности: входные зоны характеризуются достаточной освещенностью для поддержания роста и развития фотосинтетических организмов, при продвижении внутрь пещеры количество света снижается вплоть до полного отсутствия [41]. Интенсивность света является основным фактором, определяющим состав биологических сообществ [29], поэтому фотические зоны пещер, породы и отложения характеризуются обилием фототрофных образований и их высоким биоразнообразием (цианобактерии, водоросли, мхи, папоротники, цветковые растения), в то время как в афотической зоне обитают гетеротрофные сообщества. Исключения могут представлять некоторые цианобактерии, например, отряда *Nostocales*, которые обнаруживались преимущественно в глубине пещер [42].

Посещаемые пещеры оборудованы постоянной системой освещения. Осветительные приборы, закрепленные на стенах пещер, обычно работают на

протяжении многих часов в течение дня, что сдвигает относительно стабильные температурные условия в сторону увеличения и является первостепенным для образования и развития фотосинтетических биопленок, которые в другом случае не могли бы существовать [11; 13; 15]. В благоприятных условиях биопленки образуют трехмерную структуру: нижний, крепящийся к субстрату слой, представлен первичными колонизаторами, в среднем слое помимо цианобактерий и микроводорослей обнаруживаются лишайники, а в верхнем они занимают доминирующее положение вместе с грибами. Многоклеточное многослойное сообщество, состоящее из комбинации автотрофных, гетеротрофных или миксотрофных участников, имеет больше шансов на выживание за счет своей более сложной архитектуры и способности сменить тип питания при ухудшении экологических условий. Устойчивость биопленок зависит от интенсивности освещения, поэтому при снижении уровня света они становятся более тонкими и стратифицируются по принципу расположения групп организмов в трехмерной биопленке [43].

### **Адаптация фототрофов к нехватке света**

В литературе отмечены различные механизмы адаптации фототрофов к условиям пещер. Цианобактерии в условиях ограниченного освещения способны использовать ближнее инфракрасное излучение для кислородного фотосинтеза благодаря наличию фотосинтетических пигментов – хлорофилла типов d и f, которые способны захватывать волны света длиной до 780 нм. Осуществление фотосинтеза цианобактериями возможно даже в удаленных от входа зонах пещер благодаря отражательной способности известняка [44]. Другие пигменты цианобактериальных клеток, фикобилины, способны расширять спектр поглощения света и обеспечивать выживание в условиях ниже световой точки компенсации [21]. Еще одним механизмом адаптации цианобактерий и некоторых диатомовых водорослей является миксотрофия, что позволяло обнаруживать их в наиболее удаленных от входа частях пещер, где биоразнообразие ввиду ухудшения условий среды заметно снижалось [45]. Отмечалась способность цианобактерий кальцифицировать свои оболочки посредством отложения на их внешней части кристаллов  $\text{CaCO}_3$  из карбонатных субстратов. Предполагается, что карбонатные оболочки могут способствовать эндолитной колонизации поверхностей ламповой флорой и служить для нее защитным механизмом от неблагоприятных внешних воздействий [46]. У мхов в условиях низкой освещенности может увеличиваться расстояние между побегами и листьями, уменьшается количество листьев или увеличивается их размер, увеличивается количество хлоропластов в клетках и площадь занимаемой ими поверхности для максимального использования поступающего света [19]. Несмотря на возможность использования ламповой флорой широкого диапазона освещения, существует мнение, что продолжительность периода освещения в большей степени способствует ее общему биоразнообразию и скорости процесса сукцессии [47], хотя связи между

определенными биологическими отделами и длительностью освещения обнаружено не было [13].

Несмотря на то, что свет является лимитирующим фактором распространения фототрофов в пространстве пещеры и влияет на формирование видового состава [29], его наличие – не единственное жизненно важное условие существования ламповой флоры. Другие параметры окружающей среды, от которых зависит колонизация пещер, могут оказываться для организмов стратегически важнее доступа света, поэтому не всегда можно наблюдать зависимость между наиболее освещенными поверхностями и наиболее сильным заселением. Фототрофные сообщества могут отдавать предпочтение поверхностям, покрытым органическим веществом, как внутripещерного (водные потоки и фильтрационные воды с растворенными органическими и неорганическими веществами [3], пещерные отложения [13], экскременты и трупы пещерной фауны [5]), так и поверхностного, в том числе антропогенного происхождения (ворс, частицы кожи и волос, органические молекулы, детрит различного происхождения [23]).

### **Концентрация CO<sub>2</sub> в воздухе экскурсионных пещер**

Воздушные потоки с поверхности в комплексе с рядом факторов (эмиссия CO<sub>2</sub> из почвенного слоя, трещин и пор породы, разложение органических веществ и другие окислительные процессы, сульфатная редукция, процессы термической диффузии) [48] могут влиять на концентрацию и перераспределение диоксида углерода в пространстве полостей. Наряду с этим свой вклад в изменение газового состава пещер может вносить антропогенное воздействие [49]. Оценка и отслеживание уровня CO<sub>2</sub> не уступает в важности оценке параметров освещенности, влажности и температуры для развития сообществ ламповой флоры [50]. В экскурсионных пещерах концентрация CO<sub>2</sub> сдвигается в сторону ее повышения, которое происходит вследствие дыхания большого числа посетителей внутри пещер [27]. Данный процесс благотворно сказывается на росте автотрофных организмов, которые являются активными поглотителями углерода на протяжении всех сезонов года [51]. Увеличение концентрации углекислого газа в воздухе пещер в том числе может провоцировать деградацию минеральных образований под действием уголекислоты, которая образуется в результате взаимодействия CO<sub>2</sub> и пещерной воды [47].

### **Биодеградация поверхностей пещер**

Ламповая флора в процессе своей жизнедеятельности сильно изменяет структуру и внешний вид поверхностей, на которых обитает [15; 33]. Некоторые авторы отмечали роль актинобактерий в растворении породы и потенциальном отложении спелеотем в результате использования бактериями диоксида углерода воздуха в целях образования CaCO<sub>3</sub> в условиях недостатка влаги [52]. Однако другие авторы связи между биодеградацией



поверхностей и присутствием на них актинобактерий не находили [53]. Другими задокументированными причинами биоразрушения являются выделение микроорганизмами органических кислот, растворяющих породы и спелеотемы [24], и их разрушение внеклеточными полимерными веществами, удерживающими микроорганизмы в биопленке вместе и способствующими ее прикреплению к субстрату, в процессе адсорбции растворенных органических молекул и катионов с поверхности [54].

С эстетической точки зрения происходят изменения естественного цвета породы, в частности спелеотем, которые освещаются чаще других участков за счет большего интереса к ним со стороны туристов. Биопленки придают им различную окраску в зависимости от ее видового состава: сообщества с доминированием цианобактерий и водорослей ответственны за зеленый цвет поверхностей, большое количество диатомовых водорослей и пигменты в клетках грибов и бактерий образуют коричневый налет [13; 55].

Известные способы химической очистки поверхностей от ламповой флоры, пригодные для частичного исправления визуального ущерба, не могут остановить структурные изменения поверхностей, которые протекают в результате эндолитической колонизации – прорастания ламповой флоры в поровые пространства осадочной породы [29; 56]. Процесс биодegradации не завершается даже после отмирания организмов, инкрустированных в субстрат [13]. Более того, после гибели мхов их органическое вещество, разлагаемое под действием кислот, выделяемых ими при жизни, преобразуется в плодородный почвенный слой [24], который, в свою очередь, становится привлекательным источником питательных веществ для других живых организмов [57], как и мертвое органическое вещество биопленок [23; 35].

### **Сравнение ламповой флоры и фототрофных сообществ входных зон пещер**

Сообщества обрастания фотических зон пещер аналогичны ламповой флоре [58] с основным отличием в том, что для своего роста они используют естественный солнечный свет. Во входных зонах континуальное распространение фототрофных сообществ определяется неравномерными градиентами экологических параметров [51] и особенностями микрорельефа поверхности и поэтому мозаично [59]. Градиент освещения обуславливает постепенное снижение разнообразия [60] и смещение состава сообществ обрастаний с преобладанием фототрофов в сторону гетеротрофной составляющей при продвижении в глубь пещеры [55]. Несмотря на то, что входные зоны, в отличие от удаленных от входов участков, подвержены влиянию поверхностной окружающей среды и в них наблюдаются выраженные суточные и сезонные колебания экологических параметров [41], сообщества фотических зон представляют собой сукцессии на конечной стадии развития [42], то есть более стабильные по сравнению с сообществами ламповой флоры [58]. Проводимые микробиологические исследования ламповой флоры и фототрофных

сообществ входных зон показывают, что ламповая флора также уступает в видовом разнообразии сообществам входных зон [11; 13; 41]. Сообщалось о некотором различии видовых составов, что можно объяснить разницей в микроклимате [17; 41]. Во входных зонах часто регистрировалось доминирование цианобактерий, зеленых и диатомовых водорослей в связи с хорошей освещенностью [37; 58; 61], а обилие грибов, в частности аскомицетов и зигомицетов, связывалось с наличием достаточного количества органических веществ [17; 25; 33]. Отмечалось, что входные зоны разных пещер могут поддерживать разные виды в своих сообществах в связи с разницей микроклиматических параметров, часто определяющихся сезонностью [35; 62], размером и морфологией входов [37; 58]. Различие в условиях сред обитания может не только корректировать видовой состав, но и влиять на неорганическое содержимое биопленок, например на содержание неорганических веществ и воды, наибольшее количество которых отмечалось в образцах ламповой флоры и фототрофных обрастаний входных зон соответственно [18].

### **Экотоны подземных полостей**

По своим характеристикам входные зоны пещер являются экотонами – переходными зонами между смежными экосистемами, способными к динамическим изменениям в пространстве и времени и вещественно-энергетическому взаимообмену [51]. Определение входных зон в качестве экотонов является справедливым, так как они соответствуют их признакам, в числе которых ограниченность масштаб, геологические и экологические градиентные условия среды, осуществление контактной и барьерной функции при движении потоков энергии, быстрая реакция на внешние нарушения и динамика изменений [63]. Однако при более широком рассмотрении эти признаки можно соотнести со всей протяженностью пещеры и предполагать, что не только входные зоны пещер, но и пещеры полностью являются экотонами с разницей в характере и силе проявления переходных признаков. Экотоны входных зон сопровождаются изменениями растительного покрова, который отсутствует в глубоких частях пещер [64], и отличаются более высоким энергетическим уровнем и количеством ресурсов соответственно. Ресурсное обилие может стать причиной перемещения организмов из соседних сред обитания и, как результат, высокой концентрации живых организмов и высокого уровня биоразнообразия на территории экотона [41], хотя это не является обязательным правилом. Непосредственно входные зоны пещер скорее будут характеризоваться промежуточным биоразнообразием, так как их территория является смежной для богатой видами поверхностной среды и бедной пещерной. Перемещение живых организмов происходит не хаотично, а под контролем контактной и барьерной функции экотона. Он выступает в качестве мембраны или фильтра, который выборочно пропускает живые организмы, теоретически адаптированные к другим условиям, из поверхностной среды в подземную, и наоборот. Главными различиями между этими средами является

экологическая стабильность и наличие ресурсов – если поверхность характеризуется ресурсным изобилием при нестабильности условий, то подземные среды смогут предоставить своим обитателям стабильное существование при недостатке питательных веществ [41]. Таким образом, пещеры по всей своей протяженности, включая входные зоны [51], могут служить рефугиумами для живых организмов, нашедших укрытие в подземных полостях при ухудшении внешних экологических условий, благодаря своей обособленности от поверхности.

### Заключение

Музеефикация пещер влечет за собой ряд последствий для подземных экосистем, в числе которых выделяется биозагрязнение неспецифичными фототрофными видами – ламповой флорой. Развитие фототрофных сообществ под действием искусственного освещения изменяет естественные трофические связи и концентрацию углекислого газа в воздухе пещер, приводит к биодеградации минеральных поверхностей и вторичных отложений и ухудшению их эстетического вида.

Часто ламповая флора представлена биопленками, объединяющими автотрофных и гетеротрофных представителей, что повышает их устойчивость к воздействиям окружающей среды. Обитанию в сложных подземных условиях также способствуют механизмы адаптации фототрофов, в числе которых использование для процесса фотосинтеза ближнего инфракрасного излучения и запасание воды цианобактериями, кальцифицирование внешних оболочек водорослями, изменение вегетативных органов мхами.

Для более полного понимания процесса развития ламповой флоры, от заноса фототрофов в пространства пещер и колонизации ими минеральных поверхностей до создания более-менее устойчивых сообществ, проводятся сравнительные исследования ламповой флоры и сообществ обрастания входных зон пещер. Глубинные участки пещер предлагают более стабильные условия существования, тем не менее фототрофные сообщества фотических зон отличаются большими биоразнообразием и устойчивостью, несмотря на то, что входные зоны, будучи экотонами, подвержены сезонным колебаниям и динамическим изменениям параметров среды [63; 65]. Возможно, по этой причине они остаются менее изученными, нежели удаленные от входа области пещер [62]. Важность исследований входных зон пещер заключается в возможности диагностики возникновения и динамики экологических изменений, определения состояния соседних экосистем и предотвращения их нарушения в независимости от их природного или антропогенного характера [41]. Мониторинг карстовых природных систем особенно актуален для часто посещаемых экскурсионных пещер [66], расположенных на территориях ООПТ, в целях отслеживания состояния экосистем, объектами которых часто являются реликтовые виды живой природы [4].

## References / Список литературы

- [1] Silviu C, Mirea IC, Petculescu A, Arghir RA, Măntoiu DS, Kenesz M. Monitoring human impact in show caves. A study of four Romanian caves. *Sustainability*. 2022;13(4):1619. <https://doi.org/10.3390/su13041619>
- [2] Mammola S, Cardoso P, Culver DC, Deharveng L, Ferreira RL, Fišer C. Scientists' warning on the conservation of subterranean ecosystems. *BioScience*. 2019;69(8):641–650. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz064>
- [3] Culver DC, Pipan T. *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press; 2019.
- [4] Liu R, Zhang Z, Shen J, Wang Z. Bryophyte diversity in karst sinkholes affected by different degrees of human disturbance. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2019;88(2). <https://doi.org/10.5586/asbp.3620>
- [5] Gunn J, Hardwick P, Wood PJ. The invertebrate community of the Peak–Speedwell cave system, Derbyshire, England—pressures and considerations for conservation management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2000;10(5):353–369. [https://doi.org/10.1002/1099-0755\(200009/10\)10:5<353::AID-AQC413>3.0.CO;2-S](https://doi.org/10.1002/1099-0755(200009/10)10:5<353::AID-AQC413>3.0.CO;2-S)
- [6] Hubelova D, Maja J, Kozumplikova A, Schrimpelova K, Hornova H, Janal P. Influence of Human Activity on Surface Water Quality in Moravian karst. *Polish Journal of Environmental Studies*. 2020;29(5):3153–3162. <https://doi.org/10.15244/pjoes/114233>
- [7] Zhelyazkova V, Hubancheva A, Radoslavov G, Toshkova N, Puechmaille SJ. Did you wash your caving suit? Cavers' role in the potential spread of *Pseudogymnoascus destructans*, the causative agent of White-Nose Disease. *International Journal of Speleology*. 2020;49(2):7. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.49.2.2326>
- [8] Feinberg JM, Hobart KK. Attraction in the dark: the magnetism of speleothems. *Elements: An International Magazine of Mineralogy, Geochemistry, and Petrology*. 2021;17(2):113–118. <https://doi.org/10.2138/gselements.17.2.113>
- [9] Jaqueto P, Ricardo I, Trindade F, Feinberg JM, Carmo J, Novello VF, Strikis NM. Magnetic mineralogy of speleothems from tropical-subtropical sites of South America. *Frontiers in Earth Science*. 2021;9:278. <https://doi.org/10.3389/feart.2021.634482>
- [10] Mulec J, Glažar S. First results on use of a hydrogen peroxide solution in Postojnska Jama (Slovenia) to remove lampenflora. *Proceedings of the 6th ISCA Congress, SNC of Slovak Republic, Slovak Caves Administration*. 2011.
- [11] Burgoyne J, Crepeau R, Jensen J, Smith H, Baker G, Leavitt SD. Lampenflora in a Show Cave in the Great Basin Is Distinct from Communities on Naturally Lit Rock Surfaces in Nearby Wild Caves. *Microorganisms*. 2021;9(6):1188. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9061188>
- [12] Cigna AA. The problem of lampenflora in show caves. *Acta Carsologica Slovaca*. 2012;50(1):5–10.
- [13] Mulec J. Lampenflora. *Encyclopedia of caves*. Academic Press Publ.; 2019.
- [14] Mazina SE, Koncevova AA. Peculiarities of the formation of lampflora in the excursion caves of the Crimea. *Geoecology and nature management: topical issues of science, practice and education*. 2018. p. 205–207. (In Russ.)  
*Мазина С.Е., Концевова А.А. Особенности формирования ламповой флоры в экскурсионных пещерах Крыма // Геоэкология и природопользование: актуальные вопросы науки, практики и образования*. 2018. С. 205–207.
- [15] Havlena Z, Kieft TL, Veni G, Horrocks RD, Jones DS. Lighting effects on the development and diversity of photosynthetic biofilm communities in Carlsbad Cavern, New Mexico. *Applied and Environmental Microbiology*. 2021;87(6):e02695-20. <https://doi.org/10.1128/AEM.02695-20>

- [16] Czerwik-Marcinkowska J. Observations on aerophytic cyanobacteria and algae from ten caves in the Ojców National Park. *Acta Agrobotanica*. 2013;66(1):39–51.
- [17] Mazina SE, Kozlova EV. Lampenflora of Lipska Cave, Montenegro. *Journal of Cave and Karst Science*. 2018;45(3):128–132.
- [18] Nikolić N, Zarubica N, Gavrilović B, Predojević D, Trbojević I, Simić GS. Lampenflora and the entrance biofilm in two show caves: Comparison of microbial community, environmental, and biofilm parameters. *Journal of Cave and Karst Studies*. 2020;82(2):69–81. <https://doi.org/10.4311/2018EX0124>
- [19] Mulec J, Vaupotič J, Walochnik J. Prokaryotic and eukaryotic airborne microorganisms as tracers of microclimatic changes in the underground (Postojna Cave, Slovenia). *Microbial ecology*. 2012;64(3):654–667. <https://doi.org/10.1007/s00248-012-0059-1>
- [20] Šebela S, Baker G, Luke B. Cave Temperature and Management Implications in Lehman Caves, Great Basin National Park, USA. *Geoheritage*. 2019;11(3):1163–1175. <https://doi.org/10.1007/s12371-019-00367-0>
- [21] Bruno L, Valle V. Effect of white and monochromatic lights on cyanobacteria and biofilms from Roman Catacombs. *International Biodeterioration & Biodegradation*. 2017;123:286–295. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2017.07.013>
- [22] Trinh DA, Trinh QH, Tran N, Guinea JG, Matthey D. Eco-friendly remediation of lampenflora on speleothems in tropical karst caves. *Journal of Cave & Karst Studies*. 2018;80(1):1–12. <https://doi.org/10.4311/2017ES0101>
- [23] Estevez CB, Merino LM, Almudena de la Losa Román, Durán-Valsero JJ. The lampenflora in show caves and its treatment: an emerging ecological problem. *International Journal of Speleology*. 2019;48(3):249–277. <https://doi.org/10.5038/1827-806X.48.3.2263>
- [24] Cao W, Xiong Y, Zhao D, Tan H, Qu J. Bryophytes and the symbiotic microorganisms, the pioneers of vegetation restoration in karst rocky desertification areas in southwestern China. *Applied microbiology and biotechnology*. 2020;104(2):873–891. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-10235-0>
- [25] Wasti IG, Anwarali-Khan FA, Bernard H, Hassan NH, Fayle T, Sathiya-Seelan JS. Fungal communities in bat guano, speleothem surfaces, and cavern water in Madai cave, Northern Borneo (Malaysia). *Mycology*. 2021;12(3):188–202. <https://doi.org/10.1080/21501203.2021.1877204>
- [26] Popkova AV, Mazina SE. Microbiota of Otap Head Cave. *Environmental Research, Engineering and Management*. 2019;75(3):71–82. <https://doi.org/10.5755/j01.erem.75.3.21106>
- [27] Grobbelaar JU. Lithophytic algae: A major threat to the karst formation of show caves. *Journal of Applied Phycology*. 2000;12(3–5):309–315. <https://doi.org/10.1023/A:1008172227611>
- [28] Büdel B, Bendix J, Bicker FR, Allan Green TG. Dewfall as a water source frequently activates the endolithic cyanobacterial communities in the granites of Taylor Valley, Antarctica 1. *Journal of Phycology*. 2008;44(6):1415–1424. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00608.x>
- [29] Albertano P. Cyanobacterial biofilms in monuments and caves. *Ecology of cyanobacteria II*. Springer, Dordrecht; 2012. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-3855-3\\_11](https://doi.org/10.1007/978-94-007-3855-3_11)
- [30] Piano E, Nicolosi G, Isaia M. Modulating lighting regime favours a sustainable use of show caves: A case study in NW-Italy. *Journal for Nature Conservation*. 2021:126075. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2021.126075>
- [31] Jurado V, Rosal Y, Gonzalez-Pimentel JL, Hermosin B, Saiz-Jimenez C. Biological control of phototrophic biofilms in a show cave: The case of Nerja Cave. *Applied Sciences*. 2020;10(10):3448. <https://doi.org/10.3390/app10103448>

- [32] Turrini P, Tescari M, Visaggio D, Pirolo M, Lugli GA, Ventura M. The microbial community of a biofilm lining the wall of a pristine cave in Western New Guinea. *Microbiological Research*. 2020;241:126584. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126584>
- [33] Dominguez-Moñino I, Jurado V, Rogerio-Candellera MA, Hermosin B, Saiz-Jimenez C. Airborne fungi in show caves from Southern Spain. *Applied Sciences*. 2021;11(11):5027. <https://doi.org/10.3390/app11115027>
- [34] Vanderwolf KJ, McAlpine DF. Hibernacula microclimate and declines in overwintering bats during an outbreak of white-nose syndrome near the northern range limit of infection in North America. *Ecology and Evolution*. 2021;11(5):2273–2288. <https://doi.org/10.1002/ece3.7195>
- [35] Jurado V, Rosal YD, Liñan C, Martin-Pozas T, Gonzalez-Pimentel JL, Saiz-Jimenez C. Diversity and seasonal dynamics of airborne fungi in Nerja Cave, Spain. *Applied Sciences*. 2021;11(13):6236. <https://doi.org/10.3390/app11136236>
- [36] Simon KS, Benfield FE. Leaf and wood breakdown in cave streams. *Journal of the North American Benthological Society*. 2001;20(4):550–563. <https://doi.org/10.2307/1468087>
- [37] Popović SS, Petrović KM, Trnavac-Bogdanović DS, Milošević DL, Graovac AD, Trbojević IS. Cyanobacteria and algae from biofilm at the entrance zone of Petnica Cave. *Zbornik Matice srpske za prirodne nauke*. 2021;(140):71–84. <https://doi.org/10.2298/ZMSPN2140071P>
- [38] Lamprinou V, Danielidis DB, Economou-Amilli A, Pantazidou A. Distribution survey of Cyanobacteria in three Greek caves of Peloponnese. *International Journal of Speleology*. 2012;41(2):267–272. <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.41.2.12>
- [39] Keshari N, Adhikary SP. Characterization of cyanobacteria isolated from biofilms on stone monuments at Santiniketan, India. *Biofouling*. 2013;29(5):525–536. <https://doi.org/10.1080/08927014.2013.794224>
- [40] Mammola S, Isaia M. Day–night and seasonal variations of a subterranean invertebrate community in the twilight zone. *Subterranean Biology*. 2018;27:31–51. <https://doi.org/10.3897/subtbiol.27.28909>
- [41] Prous X, Ferreira RL, Jacobi CM. The entrance as a complex ecotone in a Neotropical cave. *International Journal of Speleology*. 2015;44(2):177–189. <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.44.2.7>
- [42] Alaoui-Sosse B, Ozaki S, Barriquand L, Luca DD, Cennamo P, Vallot B. Does Microbial Diversity of Cave Ecosystems Differ from Outside? The Case of the Azé Show Cave (France). 2021. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-471958/v1>
- [43] Roldán M, Hernández-Mariné M. Exploring the secrets of the three-dimensional architecture of phototrophic biofilms in caves. *International Journal of Speleology*. 2009;38(1):41–53. <http://dx.doi.org/10.5038/1827-806X.38.1.5>
- [44] Behrendt L, Trampe EL, Nord NB, Nguyen J, Kühl M, Lonco D. Life in the dark: far-red absorbing cyanobacteria extend photic zones deep into terrestrial caves. *Environmental microbiology*. 2020;22(3):952–963. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14774>
- [45] Abdullin ShR, Bagmet VB. Мyxотрофия цианобактерий и водорослей в условиях пещер // Журнал общей биологии. 2016. Т. 77. № 1. С. 54–62. *Абдуллин Ш.Р., Багмет В.Б. Миксотрофия цианобактерий и водорослей в условиях пещер // Журнал общей биологии. 2016. Т. 77. № 1. С. 54–62.*
- [46] Mulec J, Kosi G. Lampenflora algae and methods of growth control. *Journal of cave and karst studies*. 2009;71(2):109–115.
- [47] Borderie F, Tête N, Cailhol D, Alaoui-Sehmer L, Faisal Boustia, Dominique Rieffel. Factors driving epilithic algal colonization in show caves and new insights into

- combating biofilm development with UV-C treatments. *Science of the Total Environment*. 2014;484:43–52. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.03.043>
- [48] Benavente J, Vadillo I, Carrasco F, Soler A, Liñán C, Moral F. Air carbon dioxide contents in the vadose zone of a Mediterranean karst. *Vadose Zone Journal*. 2010;9(1):126–136. <https://doi.org/10.2136/vzj2009.0027>
- [49] Novas N, Gazquez JA, MacLennan JA, García RM, Fernández-Ros M, Manzano-Agugliaro F. A real-time underground environment monitoring system for sustainable tourism of caves. *Journal of Cleaner Production*. 2017;142(4):2707–2721. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2016.11.005>
- [50] Guirado E, Ramos-López D, Maldonado AD, Moreno-Balcazar JJ, Calaforra J. Modeling carbon dioxide for show cave conservation. *Journal for nature conservation*. 2019;49:76–84. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2019.03.002>
- [51] Mazina SE, Popkova AV. Distribution of photosynthetic species in grotto type caves of different regions. *RUDN Journal of Ecology and Life Safety*. 2020;28(3):275–284.
- [52] Maciejewska M, Adam D, Naômé A, Martinet L, Tenconi E, Całusińska M. Assessment of the potential role of *Streptomyces* in cave moonmilk formation. *Frontiers in microbiology*. 2017;8:1181. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01181>
- [53] Wiseschart A, Mhuantong W, Tangphatsornruang S, Chantasingh D, Pootanakit K. Shotgun metagenomic sequencing from Manao-Pee cave, Thailand, reveals insight into the microbial community structure and its metabolic potential. *BMC microbiology*. 2019;19(1–14) <https://doi.org/10.1186/s12866-019-1521-8>
- [54] Albertano P, Moscone D, Palleschi G, Hermosin B, Saiz-Jimenez C, Sanchez-Moral S. Cyanobacteria attack rocks (CATS): control and preventive strategies to avoid damage caused by cyanobacteria and associated microorganisms in Roman hypogean monuments. *Molecular biology and cultural heritage*. 2003.
- [55] De Luca D, Caputo P, Perfetto T, Cennamo P. Characterisation of Environmental Biofilms Colonising Wall Paintings of the Fornelle Cave in the Archaeological Site of Cales. *International journal of environmental research and public health*. 2021;18(15):8048. <https://doi.org/10.3390/ijerph18158048>
- [56] Slađana P, Nataša N, Dragana P, Olga J, Tonči R, Ana A. Endolithic phototrophs: Examples from cave-like environments. *Kragujevac Journal of Science*. 2021;(43):123–137. <https://doi.org/10.5937/KgJSci2143123P>
- [57] Xu C, Zhao L, Du W, Zhang S, Wu Y, Zhou F. Food sources and trophic levels of terrestrial cave fauna in Yuping Town, Libo County, Guizhou Province. *Biodiversity Science*. 2021;29(8):1108–1119. <https://doi.org/10.17520/biods.2021086>
- [58] Kozlova EV, Mazina SE, Vladimir Pešić. Biodiversity of phototrophs in illuminated entrance zones of seven caves in Montenegro. *Ecologica Montenegrina*. 2019;20:24–39. <https://doi.org/10.37828/em.2019.20.3>
- [59] Kozlova EV, Mazina SE. Mosaicity of photic zones' phytocenoses on the example of caves of Montenegro. *Problems of Regional Ecology*. 2020;(1):27–33. (In Russ.)
- [60] Ren H, Wang F, Ye W, Zhang Q, Han T, Huang Y. Bryophyte diversity is related to vascular plant diversity and microhabitat under disturbance in karst caves. *Ecological Indicators*. 2021;120:106947. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106947>
- [61] Hajong P, Wanlambok Sanglyne M, Dirborne CM, Koch U, Ramanujam P. Diversity and distribution of algae in cave ecosystems of Meghalaya: An overview. *International Journal of Botany Studies*. 2021;6(2):589–596
- [62] Popović S, Krizmanić J, Vidaković D, Jakovljević O, Trbojević I, Predojević D. Seasonal dynamics of cyanobacteria and algae in biofilm from the entrance of two caves. *Geomicrobiology Journal*. 2020;37(4):315–326. <https://doi.org/10.1080/01490451.2019.1700322>

- [63] Andreeva VL, Kovalevskaya OM. Analytical review of the history of ecotone studies. *Bulletin of Berdyansk State Pedagogical University Series*. 2017;3(1):46–53. (In Russ.) Андреева В.Л., Ковалевская О.М. Аналитический обзор истории изучения экотон-ов // Весці БДПУ. Серыя. 2017. Т. 3. № 1. С. 46–53.
- [64] Moseley M. Are all caves ecotones. *Cave and karst science*. 2009;36 (2):53–58.
- [65] Smith AJ, Goetz EM. Climate change drives increased directional movement of landscape ecotones. *Landscape Ecology*. 2021;(36):3105–3116. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01314-7>
- [66] Li Y, Li M, Ding Z. Study on methodology of assessing synergy between conservation and development of karst protected area in the case of the Dichong Bridge Scenic Area of Jiuxiang Gorge Cave Geopark, Yunnan, China. *Environment, Development and Sustainability*. 2022;(24):5867–5886. <https://doi.org/10.1007/s10668-021-01688-3>

### Сведения об авторах:

*Пичугина Елизавета Константиновна* – аспирант департамента экологической безопасности и менеджмента качества продукции Института экологии, Российский университет дружбы народов, Российская Федерация, 117198, Москва, ул. Миклухо-Маклая, д. 6. E-mail: [pichugina94@inbox.ru](mailto:pichugina94@inbox.ru)

*Мазина Светлана Евгеньевна* – доцент департамента экологической безопасности и менеджмента качества продукции Института экологии, Российский университет дружбы народов, Российская Федерация, 117198, Москва, ул. Миклухо-Маклая, д. 6; старший научный сотрудник химического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, Российская Федерация, 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 3, ГСП-1, МГУ, химический факультет; старший научный сотрудник Федерального государственного унитарного предприятия Научно-технический центр радиационно-химической безопасности и гигиены Федерального медико-биологического агентства, Российская Федерация, 123182, Москва, ул. Щукинская, д. 40; доцент кафедры земледелия и растениеводства, Российский государственный аграрный заочный университет, Российская Федерация, 143907, Московская область, г. Балашиха, ул. Шоссе Энтузиастов, д. 50; старший научный сотрудник, Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Государственный университет по землеустройству», Российская Федерация, 105064, Москва, ул. Казакова, д. 15. E-mail: [conophytum@mail.ru](mailto:conophytum@mail.ru)

### Bio notes:

*Elizaveta K. Pichugina*, postgraduate student of Department of Environmental Safety and Product Quality Management of RUDN University, 6 Miklukho-Maklaya St, Moscow, 117198, Russian Federation. E-mail: [pichugina94@inbox.ru](mailto:pichugina94@inbox.ru)

*Svetlana E. Mazina* – Associate Professor of Department of Environmental Safety and Product Quality Management of RUDN University, 6 Miklukho-Maklaya St, Moscow, 117198, Russian Federation; Senior Researcher at the Department of Chemistry, Lomonosov Moscow State University, 1, build. 3, Leninskie Gory, GSP-1, Moscow State University, Faculty of Chemistry, Moscow, 119991, Russian Federation; Senior Researcher at the Federal State Unitary Enterprise Research and Technical Center or Radiation-Chemical Safety and Hygiene, 40 Schukinskaya St, Moscow, 123182, Russian Federation; Associate Professor in the Department of Agriculture and Crop Production at the Russian State Agrarian Correspondence University; 50 Shosse Entuziastov St, Balashikha, Moscow region, 143907, Russian Federation; Senior Researcher, Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education “State University of Land Use Planning”, 15 Kazakov St, Moscow, 105064, Russian Federation. E-mail: [conophytum@mail.ru](mailto:conophytum@mail.ru)