

Литобионтные сообщества на поверхности памятников наскального искусства Минусинской котловины (Южная Сибирь): условия формирования, биоминеральные взаимодействия

К. В. САЗАНОВА^{1, 2}, Д. Ю. ВЛАСОВ^{1, 3}, М. С. ЗЕЛЕНСКАЯ³, Е. Г. ПАНОВА³, О. А. РОДИНА^{3, 4},
Е. А. МИКЛАШЕВИЧ^{5, 6}

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2
E-mail: Ksazanova@binran.ru

²Санкт-Петербургский филиал Архива РАН
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

³Санкт-Петербургский государственный университет
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

⁴Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина
Кольского научного центра РАН
184209, Апатиты, мкр. Академгородок, 18А

⁵Институт археологии РАН
117292, Москва, ул. Дм. Ульянова, 19

⁶Кузбасский музей-заповедник «Томская Писаница»
650000, Кемерово, ул. Томская, 5а

Статья поступила 08.12.2021

После доработки 05.01.2021

Принята к печати 06.01.2021

АННОТАЦИЯ

На памятниках наскального искусства Минусинской котловины выявлены и охарактеризованы различные типы биоминеральных наслоений. На поверхности песчаника, на который в древности наносились изображения, развиваются цианобактериальные биопленки, биообрастания с доминированием лишайников, мхи, первичные почвы, а также формируются минеральные корки, в большей или меньшей степени населенные микроорганизмами. Моновидовые цианобактериальные биопленки, образованные *Gloeocapsopsis taeta*, являются доминирующей формой биообрастаний на открытых скальных поверхностях, подверженных интенсивной инсоляции. Наиболее заметное развитие микроорганизмов отмечено на светлых кальцит-содержащих корках с пористой поверхностью. Гипсовые корки, напротив, бедны по содержанию

органических веществ и практически не заселены микроорганизмами. Образование гипсовых корок приводит к серьезному повреждению поверхностного слоя камня и может быть одним из основных процессов утраты наскальных изображений.

Ключевые слова: бионаслоения, биоповреждения, микромицеты, биоминеральные корки, наскальное искусство, Минусинская котловина.

Минусинская котловина – один из самых выдающихся регионов России по концентрации археологических памятников, в том числе памятников наскального искусства. Здесь насчитывается более сотни местонахождений с десятками тысяч изображений, датируемых от эпохи камня до этнографической современности. Они представляют собой уникальные свидетельства древней истории, изобразительных традиций и мировоззрения народов и культур, населявших эту территорию на протяжении тысячелетий [Шер, 1980; Миклашевич, 2004; Miklashevich, 2011].

В географическом отношении Минусинская котловина – тектоническая впадина в бассейне среднего течения р. Енисей, представляющая собой район холмистых степей и лесостепей, ограниченный на юге Западным Саяном, на западе – Абаканским хребтом, на севере – отрогами Кузнецкого Алатау и на востоке – отрогами Восточного Саяна. В административном отношении – это территория современной Республики Хакасия и южной части Красноярского края.

В геологическом строении котловины принимают участие верхнедевонские отложения, которые, согласно общепринятой стратиграфической схеме, разделены на ойдановскую, кохайскую и тубинскую свиты. Местонахождения наскального искусства в большинстве случаев приурочены к скальным выходам пород тубинской свиты. Эти отложения выражены в рельефе в виде квэст с короткими крутыми и длинными пологими склонами. Профиль крутых склонов осложнен уступами, внешние вертикальные плоскости которых и использовались в древности для нанесения изображений (рис. 1).

Наиболее крупные памятники связаны с водными артериями – Енисеем (ныне Красноярским водохранилищем) и его притоками. Изображения выполнялись выбивкой (рис. 2), гравировкой и шлифовкой (петроглифы), а также краской (росписи); они встречаются в основном на вертикальных скальных выходах красноцветного девонского песчаника – мелкозернистой породы, имеющей массивную текстуру (рис. 3).



Рис. 1. Комплекс памятников наскального искусства в горах Оглахты (Республика Хакасия, левый берег Енисея). Типичное для гор Минусинской котловины строение крутого склона из горизонтально-наклонных пластов девонского песчаника

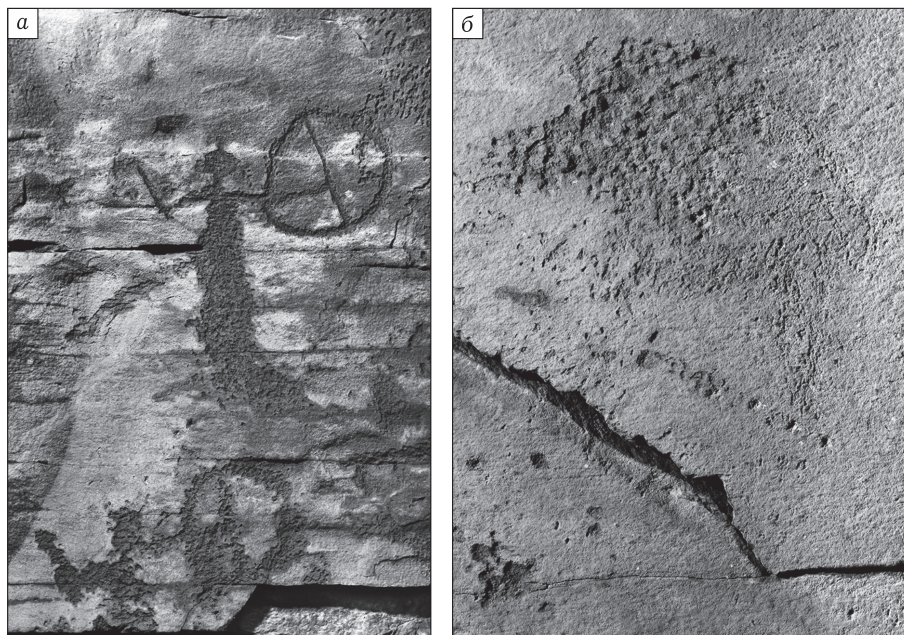


Рис. 2. Петроглифы горы Суханиха (Красноярский край, правый берег Енисея): а – фрагмент плоскости с изображениями, выполненными выбивкой на девонском песчанике; б – биоминеральные отложения на поверхности скальной плоскости и в выбивке изображения

Многие плоскости с петроглифами покрыты биообрастаниями и корковидными образованиями, имеющими различный цвет и структуру. Изучение их состава и механизмов образования имеет большое значение для решения проблем датирования и сохранения наскальных рисунков.

Литобионтные сообщества, включающие микро- и макроорганизмы, взаимодействуют с подстилающей породой, что приводит к образованию на ее поверхности органоминеральных наслоений, содержащих биологические

объекты и продукты выветривания горной породы. В процессе выветривания поверхность камня становится более пористой, что способствует ее дальнейшей биологической колонизации [Gu, Mitchell, 2013; Pinna, 2014; Li et al., 2021]. Как правило, чем крупнее размер зерен и больше исходная пористость породы, тем больше ее предрасположенность к выветриванию [Chiari, Cossio, 2002].

Исследование процессов микробной колонизации объектов культурного наследия на открытом воздухе проводятся в различных

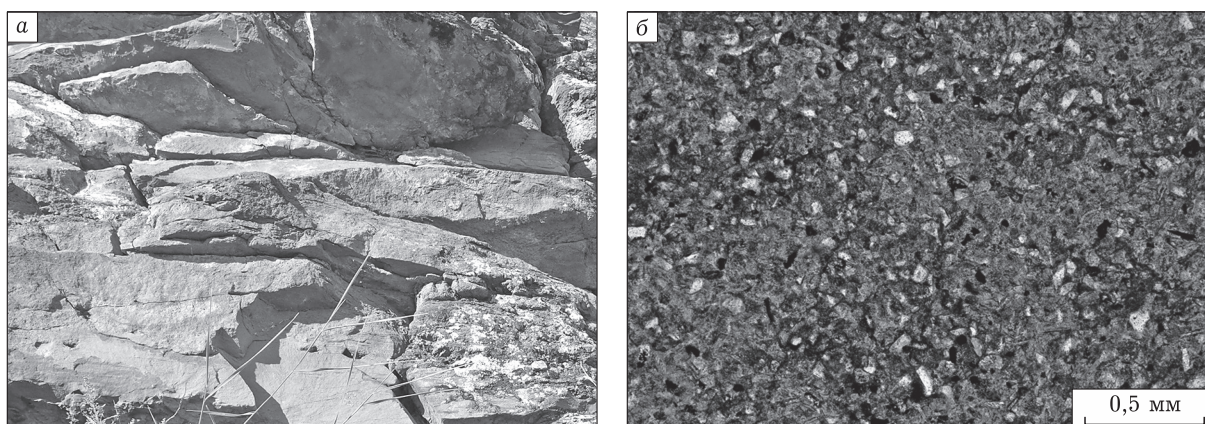


Рис. 3. Выходы девонского песчаника на скалах Минусинской котловины: а – общий вид, б – фото шлифа, николи параллельны

частях мира [Dandridge, 2006; Miller et al., 2012; Giesen et al., 2014; Liu et al., 2018; Carpitelli, 2020]. Помимо общих закономерностей биогеохимических процессов на поверхности камня эти исследования демонстрируют специфику микробной колонизации в зависимости от типа горной породы, климата и других особенностей региона.

Первые междисциплинарные исследования биоминеральных отложений на памятниках наскального искусства Минусинской котловины были проведены французскими специалистами совместно с археологом Я. А. Шером в 1992 г. [Francfort et al., 1993]. В 2002 г. подобные исследования осуществили приглашенные по специальному проекту сотрудники Государственного научно-исследовательского института реставрации (г. Москва): Э. Н. Агеева, Н. Л. Ребрикова и Р. В. Лобзова [Миклашевич, 2002]. С 2014 г. на памятниках наскального искусства Минусинской котловины были продолжены междисциплинарные исследования археологов и специалистов естественно-научного профиля, результаты которых представлены в данной статье.

Цель данного исследования – анализ структуры сообществ микроорганизмов в бионаслоениях, формирующихся на скальных поверхностях на памятниках наскального искусства Минусинской котловины. В задачи исследования входило: типизация бионаслоений, выявление доминирующих микроорганизмов в составе бионаслоений различных типов, установление биохимического состава литобионтных сообществ, оценка их возможного вклада в процессы выветривания горной породы, повреждений и утраты памятников.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Образцы отобраны в августе 2016 г. на следующих памятниках наскального искусства: гора Суханиха, гора Георгиевская, писаница Кавказская (юг Красноярского края), несколько местонахождений в горах Оглахты, а также на плитах ограды Большого Салбыкского кургана (Республика Хакасия). Бионаслоения отбирали с поверхности горных пород, в местах локализации древних наскальных изображений, но не с самих петроглифов.

Пробы для микробиологического и геохимического анализов отбирали в стерильные

пластиковые контейнеры. Образцы для биохимического анализа помещали в стеклянные пробирки и фиксировали метанолом. Пробы отбирали с учетом первичной визуальной типизации таким образом, чтобы каждый тип был представлен не менее чем пятью образцами, взятыми из разных мест.

Комплекс методов исследования наслоений включал микологический анализ, идентификацию цианобактерий, газовую хромато-масс-спектрометрию (ГХ-МС) малых органических молекул в составе образцов, рентгенофазовый анализ (РФА), световую микроскопию образцов, сканирующую электронную микроскопию (СЭМ) с применением микрозондового рентгеноспектрального анализа.

Для микологических исследований проводили прямой посев фрагментов биопленок, частиц первичной почвы, фрагментов мхов и слоевищ лишайников, крошек разрушающегося камня с биологическими объектами на поверхность питательной среды (агаризованная среда Чапека – Докса) в чашки Петри. Идентификацию грибов проводили с использованием общепринятых диагностических методов и определителей [Ellis, 1971, 1976; de Hoog, Hermanides-Nijhof, 1977; de Hoog, Guarro, 1995]. Верификацию видов в соответствии с современной номенклатурой проводили с использованием электронной базы данных Index fungorum [<http://www.indexfungorum.org/NAMES/NAMES.asp>].

Численность колониеобразующих единиц микромицетов (КОЕ) на 1 грамм субстрата определяли по числу выросших колоний на среде Чапека – Докса при прямом посеве определенной навески из образца [Kurakov et al., 1999].

Идентификацию цианобактерий осуществляли прямым микроскопированием проб после их отстаивания в дистиллированной воде в течение недели, видов – с использованием световой микроскопии (микроскоп Leica dM 1000). Для определения таксономической принадлежности выявленных цианобактерий использовали определители [Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005] и электронную базу данных AlgaeBase [<http://www.algaebase.org/>].

РФА был необходим для диагностики минерального состава корок. Для его проведения готовили ориентированные препараты проб на стеклянной подложке. Съемка препа-

ратов велась в диапазоне от 3 до 75 градусов по шкале 2 θ на рентгеновском дифрактометре Rigaku с Co-катодом монохроматическим излучением, с длиной волны $\lambda = 1,79021 \text{ \AA}$, при напряжении $U = 35 \text{ кВ}$ и силой тока $I = 25 \text{ мА}$. Полученные спектры обрабатывали с помощью пакета программ PDXL-2. Идентификация фаз велась по картотеке JCPDS. Для выявления особенностей карбонатных минералов ориентированные препараты насыщали этиленгликолем и анализировали на дифрактометре.

СЭМ-исследование отобранных образцов выполняли на электронном сканирующем микроскопе Tescan MIRA3 LMU с применением приставки для рентгеноспектрального микрозондового анализа на базе ресурсного центра "Развития молекулярных и клеточных технологий" СПбГУ. Микрозондовый анализ применяли в тех случаях, если количество образца было недостаточно для проведения РФА.

Экстракцию образцов соскобов с поверхности камня выполняли холодным метанолом (15 мл, $-25 \text{ }^{\circ}\text{C}$). Далее экстракты выпаривали при $40 \text{ }^{\circ}\text{C}$, растворяли в пиридине и получали ТМС-производные с помощью N, O-Бис(триметилсилил)-F-ацетамида. Анализ проводили методом ГХ-МС на приборе Маэстро (Интерлаб, Россия) с масс-селективным детектором Agilent MSD 5975, колонка HP-5MS, $30 \text{ м} \times 0,25 \text{ мм}$, хроматографирование – при линейном программировании температуры от 70 до $320 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ($6 \text{ }^{\circ}\text{C}/\text{мин}$). Для обработки и интерпретации масс-спектрометрической информации использовали программу AMDIS [<http://www.amdis.net/index.html>], стандартную библиотеку NIST2005 и собственную библиотеку стандартов соединений БИН РАН. Количественная интерпретация хроматограмм проводилась методом внутренней стандартизации по тридекану с помощью программы UniChrom [<http://www.unichrom.com/unichrome.shtml>].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Типизация биоминеральных корок и бионаслоений

Тип I – сообщества с доминированием цианобактерий. Темноокрашенные обрастания, образующие сплошное покрытие субстрата,

находятся на открытых скальных поверхностях в условиях переменного увлажнения и высокой степени инсоляции. Визуально данный тип биообрастания схож с пустынным лаком (V тип). Тем не менее простых оптических методов исследования достаточно, чтобы отличить структуру биопленки (рис. 4, а) от ровного подобного лаку покрытия.

Тип II – сообщества лишайников (рис. 4, б). Лишайниковые сообщества, образованные накипными и кустистыми лишайниками преимущественно представителями родов *Xanthoria*, *Xanthoparmelia*, *Physcia*, *Lecanora*, формируются на сухих участках камня, но ближе к поверхности почвы, где они менее подвержены солнечному излучению. В талломах некоторых лишайников можно наблюдать формирование оксалатов кальция. На рис. 5 показаны оксалаты кальция, обнаруженные в слоевище *Circinaria contorta* subsp. *hoffmaniana*.

Тип III – первичная почва с лишайниками и дерновинками мхов (рис. 4, в). Под талломами лишайников активно идут процессы выветривания, происходит формирование сыпучей фракции. В трещинах и на горизонтальных поверхностях, а также в местах с повышенной увлажненностью и накоплением органического вещества происходит формирование первичной почвы.

Тип IV – первичная почва под сосудистыми растениями (рис. 4, г). В нижних частях камня и в крупных трещинах наблюдается совместный рост лишайников, мхов, водорослей, а также сосудистых растений.

Тип V – пустынный лак (рис. 6, а). Характерное явление в данном регионе – повсеместное наличие пустынного лака на открытых поверхностях песчаника. Пустынный лак представляет собой тонкий слой на поверхности породы. Поверх пустынного лака как правило не наблюдается роста лишайников, а также интенсивного развития других организмов. При СЭМ-исследовании на поверхности образцов данного типа иногда можно наблюдать отдельные мицелиальные структуры грибов. Обычно они локализуются в углублениях и неровностях.

Тип VI – светлоокрашенные кальцит-содержащие корки (рис. 6, б). Другим очень распространенным типом минеральных наслоений на поверхности песчаника являются белые корки, пористые по структуре.

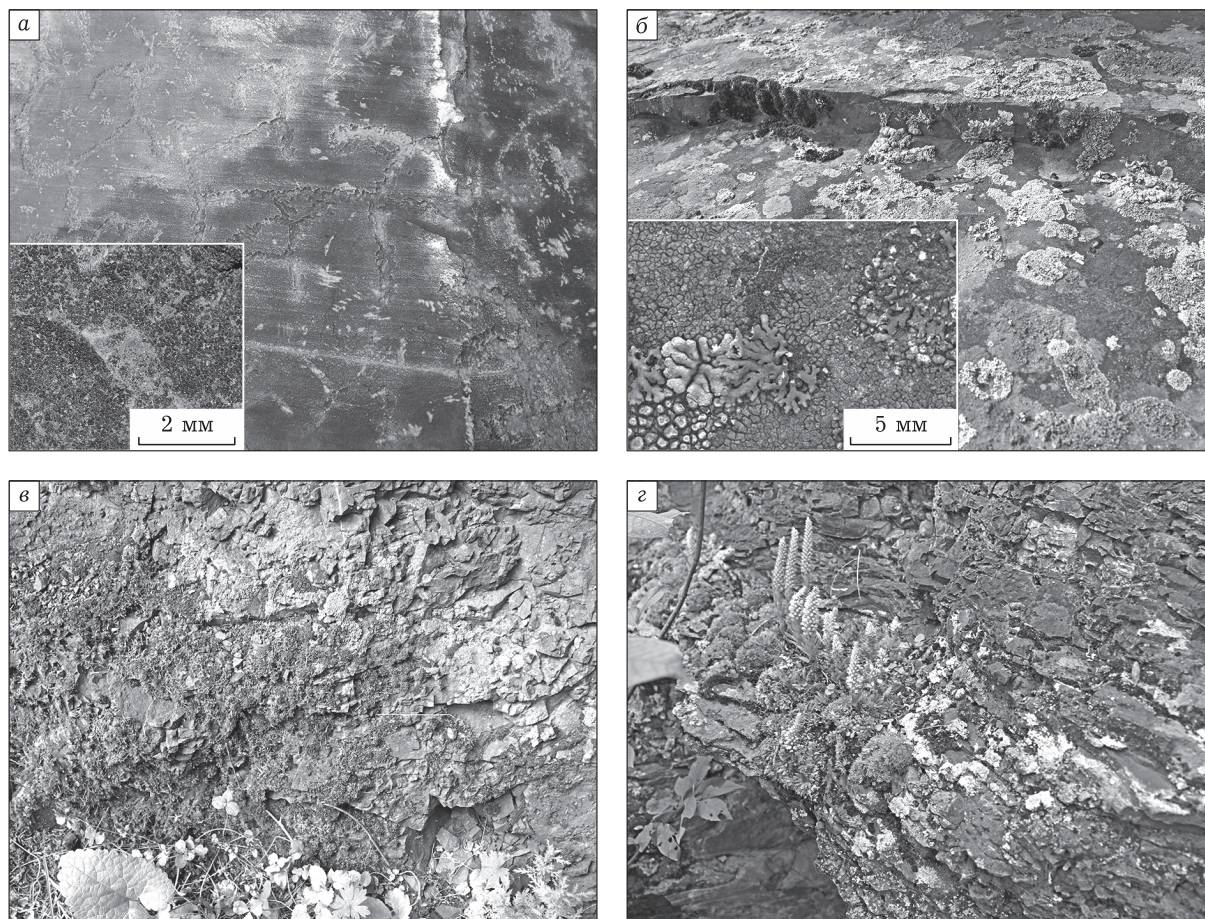


Рис. 4. Биообрастания на поверхности песчаника: а – биопленка на поверхности песчаника; б – сообщество с преобладанием листоватых лишайников на поверхности песчаника; в – первичная почва с лишайниками и дерновинками мхов в трещинах горной породы; г – первичная почва с сосудистыми растениями

Количественный анализ фазового состава четырех проб данного типа (табл. 1) показал, что одна проба (образец № 3) представляет собой кальцитовую корку без примеси других минералов. Образец № 1 состоит из смеси кальцита (57 %) и глинисто-терригенной примеси (43 %), образец № 2 – из кальцита с терригенной примесью (за счет ветро-

вой эрозии в составе проб появляются кварц и альбит 17–18 %). Образец № 4 – преимущественно терригенные материалы (кварц, полевые шпаты, слюды), сцементированные гидроокислами железа и карбонатами (кальцитом и в меньшей степени доломитом).

На поверхности этих корок можно наблюдать интенсивное развитие лишайников,

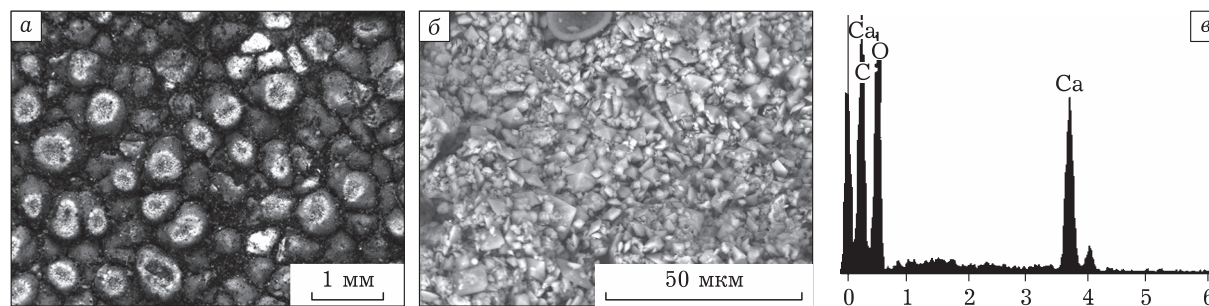


Рис. 5. Оксалаты кальция в лишайнике *Circinaria contorta* subsp. *hoffmaniana*: а – вид образца; б – кристаллы оксалатов кальция в талломе (СЭМ); в – ЭДХ-спектр оксалата кальция

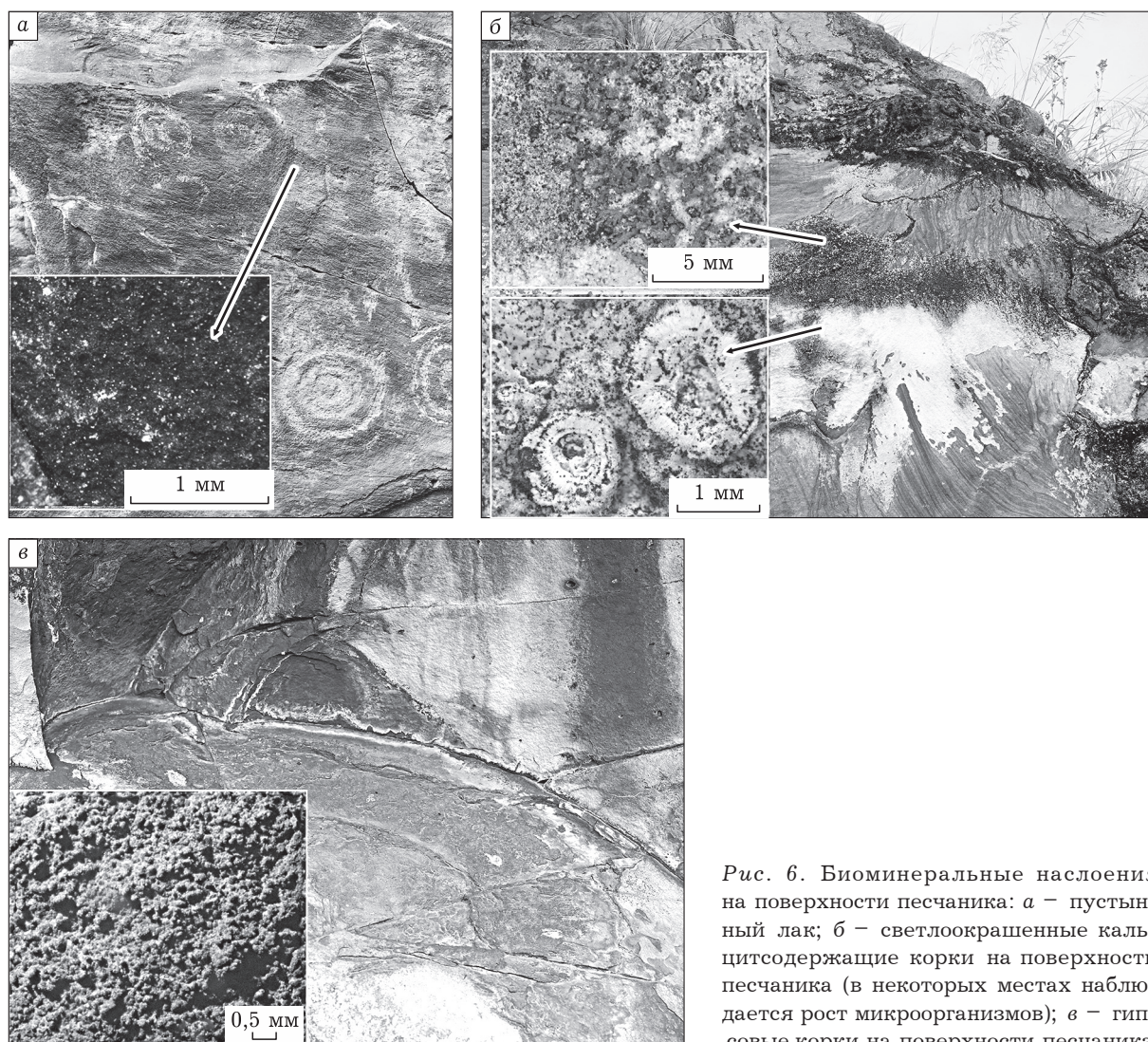


Рис. 6. Биоминеральные наслоения на поверхности песчаника: а – пустынный лак; б – светлоокрашенные кальцитсодержащие корки на поверхности песчаника (в некоторых местах наблюдается рост микроорганизмов); в – гипсовые корки на поверхности песчаника

а также мицелиальных и дрожжеподобных (микроколониальных) грибов. На поверхности хорошо заметны углубления, в которых локализуются “биокластеры”, содержащие структуры грибов и клетки водорослей (рис. 7).

Тип VII – гипсовые корки (рис. 6, в). Еще один тип минеральных наслоений – корки серого цвета, отмечавшиеся, как правило, на плоскостях с петроглифами ближе к побережью Енисея. Они имеют “рыхлую” поверхность и легко отслаиваются от субстрата. При СЭМ-исследовании, совмещенном с микрозондовым анализом, установлено, что данные наслоения имеет структуру, характерную для кристаллов гипса, а в спектре доминируют Са и S, что подтверждает присутствие гипса (рис. 8). На СЭМ-изображениях в некоторых образцах удалось обнаружить лишь отдель-

ные клетки микроорганизмов. Нельзя исключить, что микроорганизмы могли находиться под слоем гипса.

Микологический анализ

В результате проведенных исследований в бионаслоениях и минеральных корках выявлено 24 вида микроскопических грибов из 16 родов (табл. 2). Большая часть из них (14 видов) обнаружена на поверхности кальцитовой корки, а также в составе первичной почвы под лишайниками и мхами (13 видов). Эти же типы наслоений отличались наибольшей численностью колониеобразующих единиц грибов (КОЕ), достигающей 5600 КОЕ на 1 грамм субстрата. В первичной почве под соудистыми растениями видовое разнообразие

Количественный фазовый состав образцов белых пористых корок (вес. %) по данным полнопрофильного анализа (метод Ритвельда)

Фазовый состав	№ образца			
	1	2	3	4
Кальцит	57,0	81,1	100	13,7
Кварц	13,9	14,1	—	36,9
К-полевые шпаты	10,0	<1	—	6,0
Альбит	11,5	3,4	—	24,8
Хлорит	3,7	<1	—	2,4
Слюда	1,3	<1	—	<1
Амфибол	<1	—	—	—
Гематит	2,5	—	—	1,7
Гипс	—	—	—	7,8
Доломит	—	—	—	2,4
Уэвеллит	—	—	—	3,0
Уэделлит	—	—	—	<1
$R_p^*, \%$	7,3	7,2	—	6,7

$$^* R_p = \frac{\sum |y_i^{obs} - y_i^{calc}|}{\sum y_i^{obs}} - \text{фактор сходимости расчетного и экспериментального рентгеновских профилей; } y_i - \text{интенсивность в каждой экспериментальной точке рентгенограммы.}$$

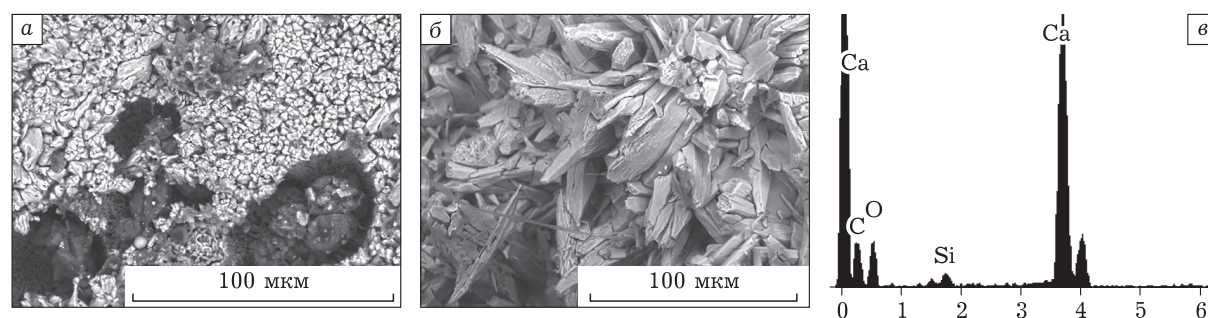


Рис. 7. Светлоокрашенные пористые корки на поверхности песка: а – поверхность корки, в углублениях локализуются “биокластеры”; б – кристаллы кальцита; в – ЭДХ-спектр кальцитово́й корки

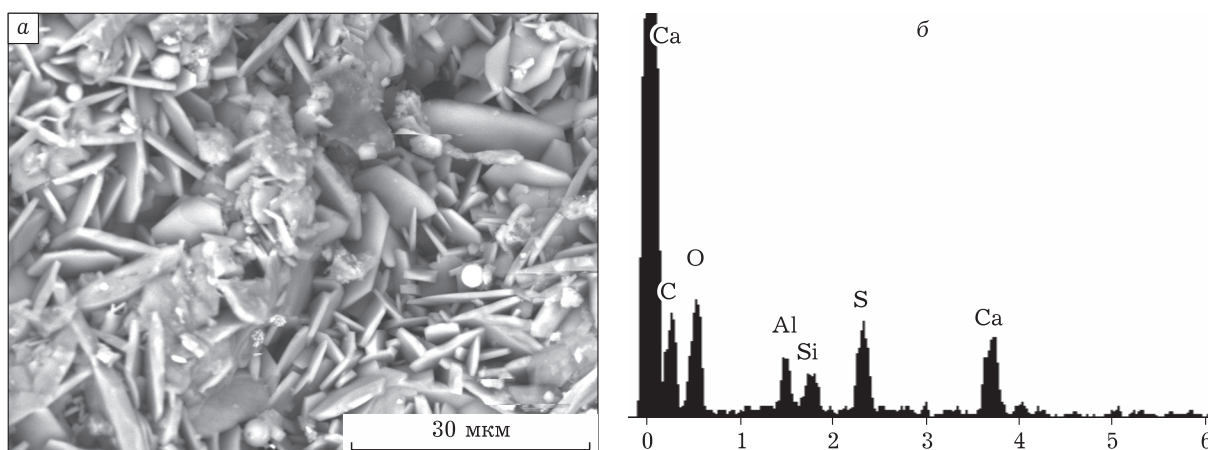


Рис. 8. Гипсовые корки на поверхности песка: а – структура гипсовой корки (СЭМ); б – ЭДХ-спектр гипсовой корки

Микромицеты в образцах типовых наслоений на поверхности песчаников с петроглифами

Вид грибов	Тип сообщества						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
KOE	2500–2700	2300–3200	4300–4800	3000–3500	2600–2800	3200–5600	100–300
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	+	++	+	–	++	++	–
<i>Alternaria chlamydospora</i> Mouch.	–	–	–	–	+	+	–
<i>Alternaria chartarum</i> Preuss	–	–	–	–	–	+	–
<i>Arthrinium phaeospermum</i> (Corda) M. B. Ellis	–	+	–	–	–	–	–
<i>Aspergillus niger</i> Tiegh.	–	–	–	–	++	–	–
<i>Chaetomium</i> sp.	–	–	+	–	+	+	–
<i>Cladosporium</i> <i>cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries	+	–	++	–	++	–	–
<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link	–	+	–	–	+	–	–
<i>Coniosporium</i> sp.	–	–	+	–	+	+	–
<i>Epicoccum nigrum</i> Link	–	–	–	–	+	–	–
<i>Fusarium chlamydosporum</i> Wollenw. & Reinking	–	–	–	+	–	+	–
<i>Fusarium oxysporum</i> Schltdl.	–	++	+	+	–	+	–
<i>Fusarium</i> sp.	–	–	+	+	+	+	–
<i>Metarhizium marquandii</i> (Masse) Kepler, S. A. Rehner & Humber	–	++	++	+	–	–	–
<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	–	–	+	–	–	++	–
<i>Mucor racemosus</i> Fresen.	–	–	++	–	–	+	–
<i>Mucor plumbeus</i> Bonord.	–	–	+	–	–	–	–
<i>Pythium</i> sp.	–	+	–	–	–	–	–
<i>Penicillium</i> sp.	–	–	–	–	+	+	–
<i>Penicillium dierckxii</i> Biourge	–	+	–	–	–	–	–
<i>Rhizopus stolonifer</i> (Ehrenb.) Vuill.	–	–	–	–	–	++	–
<i>Scytalidium lignicola</i> Pesante	–	–	+	+	–	–	–
<i>Trichocladium griseum</i> (Traaen) X. Wei Wang & Houbraken	–	–	–	–	–	+	–

Примечание. “–” – не обнаружено, “+” – редко встречающиеся, “++” – часто встречающиеся.

грибов было меньше, а численность КОЕ ниже.

Наименьшее видовое разнообразие и численность КОЕ грибов были отмечены в гипсовой корке и в биопленках I типа. В образ-

цах гипсовой корки микологический анализ показал развитие единичных колоний неспороносящих темно- и светлоокрашенных грибов. В темноокрашенных биопленках выявлены единичные колонии *Alternaria alternata*

(Fr.) Keissl., *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) G. A. de Vries. В образцах пустынного лака число КОЕ было также довольно низким, но видовой состав грибов более разнообразен и включал главным образом темноокрашенные виды.

Состав цианобактерий

Исследование видового состава цианобактерий в I типе бионаслоений показало, что данные сообщества образованы *Gloeocapsopsis magma* (Brébisson) Komárek & Anagnostidis ex Komárek (рис. 9), т. е. являются моновидовыми по составу цианобактерий.

В сообществах II и III типов присутствовали космополитные виды, не формирующие обильные слизистые наслоения: *Gloeocapsa* sp., *Gloeocapsopsis* sp., *Leptolyngbya* cf. *angustissima* (West & G. S. West) Anagnostidis & Komárek, *Leptolyngbya foveolarum* (Gomont) Anagnostidis & Komárek. Среди цианобактерий первичной почвы (III тип) также были выявлены виды *Gloeocapsopsis chroococcoides* (Nováček) Komárek и *Synechocystis minuscula* Woronichin.

В почве под сосудистыми растениями состав цианобактерий значительно отличался от вышеописанных сообществ и включал виды: *Schizothrix* sp., *Phormidium breve* (Kützing ex Gomont) Anagnostidis & Komárek, *Oscillatoria limosa* var. *tenuis* Seckt, *Phormidium boryanum* (Bory ex Gomont) Anagnostidis & Komárek, *Oscillatoria tenuis* C. Agardh ex Gomont, *Phormidium corium* Gomont ex Gomont.

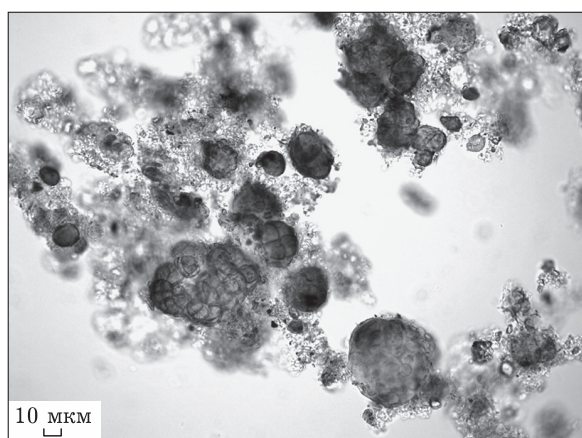


Рис. 9. Колонии *Gloeocapsopsis magma*, образующие темноокрашенную биопленку I типа (световая микроскопия)

Интересно отметить, что в данных пробах выявлены только нитчатые формы, формирующие слизистые колонии в виде тяжей и пленок.

Видовой состав цианобактерий в кальцитовых корках был представлен видами: *Aphanocapsa* sp., *Leptolyngbya foveolarum*, *Synechocystis minuscula*, *Synechococcus elongatus* (Nägeli) Nägel, *Chroococcus* cf. *minor* (Kützing) Nägel, *Gloeocapsa atrata* Kützing. В образцах пустынного лака и гипсовых корок цианобактерий не было выявлено.

Биохимический анализ

Данные ГХ-МС анализа показали высокое содержание в пробах I типа моно- и дисахаров, полиолов (глицерол, арабитол, рибитол, глюцитол) и жирных кислот (лауриновой, пальметиновой, паларгоновой, каприновой, линолевой, линоленовой). Доминирующие группы соединений также включали стеринны и сахарокислоты. Биохимический состав проб с преобладанием листоватых лишайников (II тип) значительно более разнообразен, чем в сообществах накипных лишайников. Доминирующими соединениями являлись полиолы, фенольные соединения, жирные кислоты, дисахара, стеринны, терпеноиды.

В пробах первичной почвы с фрагментами лишайников и мхов присутствовали полиолы, фенольные соединения, дисахара, терпеноиды, гликозиды. Практически не обнаружено стериннов, а содержание жирных кислот было ниже, чем в образцах I и II типов. В образцах же первичной почвы под сосудистыми растениями, напротив, жирные кислоты содержались в большом количестве, а количество терпеноидов и фенольных соединений было меньше.

Образцы пустынного лака содержали минимальное количество низкомолекулярных органических веществ. В метаболическом профиле преобладала трегалоза. Кальцитовые корки были, как правило, богаты по содержанию низкомолекулярной органики. Доминирующие группы соединений включали сахара, полиолы, жирные кислоты, фенольные соединения и терпеноиды. Большое количество сахаров отчасти может быть связано с наличием автотрофных организмов, в данном случае цианобактерий. В образцах гипсовой корки, так же как и в пробах пустынного лака,

количество низкомолекулярных органических веществ было очень низким (минимальное содержание сахаров, стерина и жирных кислот).

На рис. 10 представлены типовые хроматограммы для каждой группы исследованных образцов. Мы не приводим количественные расчеты содержания малых органических молекул в пробах ввиду того, что образцы являются несопоставимыми по массе. В случае корок большая часть образца представляла собой минеральную фракцию, а в случае сообществ лишайников это были в основном сами организмы, поэтому ожидаемо, что количество метаболитов в расчете на единицу массы несопоставимо.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные показывают, что на поверхности песчаника на территории Минусинской котловины можно наблюдать большое разнообразие биоминеральных наслоений и литобионтных сообществ. Результаты проведенного исследования позволили выявить семь типов наслоений: I – биопленки с доминированием цианобактерий, II – биообрастания с доминированием лишайников, III и IV – различные этапы процесса первичного почвообразования, а V–VII – минеральные корки, в большей или меньшей степени населенные микроорганизмами.

Сообщества I типа наслоений являются практически моновидовыми, они сформированы в основном цианобактериями *Gloeocapsopsis magma* и содержат значительно меньше грибов, чем сообщества с доминированием лишайников и первичные почвы. Этот тип наслоений можно рассматривать как первичную биологическую колонизацию плоскостей с петроглифами.

Сообщества с доминированием лишайников (II тип) часто соседствуют с наслоениями, характерными для начальных этапов формирования первичной почвы (III тип) и, по-видимому, могут представлять собой последовательные этапы процесса почвообразования.

В сообществе лишайников обнаружены оксалаты кальция. Щавелевую кислоту выделяют в процессе метаболизма многие грибы, лишайники, а также ряд бактерий. При взаимодействии щавелевой кислоты с двухвалентными катионами образуются малорастворимые

оксалаты, что ведет к образованию оксалатной патины [Sturm et al., 2015; Sazanova et al., 2016, 2020; Vlasov et al., 2020]. Таким образом, помимо механического воздействия на субстрат, выделение щавелевой кислоты является дополнительным фактором трансформации субстрата под действием организмов.

За счет удерживания влаги талломами лишайников и наличия достаточного количества органических веществ достигаются условия, благоприятные для развития микробного сообщества. Этот тип сообщества может представлять опасность для наскальных рисунков за счет деятельности не только самих лишайников, но и микроскопических грибов, хоть и менее многочисленных, чем в первичной почве, но достаточно активно развивающихся в сообществах данного типа. Большая часть выявленных микромицетов встречалась на поверхности памятников из камня в разных частях мира [Diakumaku et al., 1995; de Leo, Urzi, 2015; Farooq et al., 2015; Сазанова и др., 2020] и относится к известным деструкторам каменных материалов [Gorbushina, 2007]. Значительную часть видового списка составили темноокрашенные микромицеты (около 80 %). Темноокрашенные грибы способны переносить различные стрессовые воздействия, в том числе характерные для данных условий: резкие колебания температуры, недостаток влаги и избыточное солнечное излучение [Diakumaku et al., 1995; Sterflinger, 2010; Favero-Longo et al., 2011; de Leo, Urzi, 2015].

В ряде исследований предполагается, что литобионтные организмы могут не только разрушать, но также стабилизировать песчаники от разрушения за счет образования плотной сети клеток и внеклеточных полимеров, которые “цементируют” минеральные частицы, что уменьшает выветривание [Hoppert et al., 2004; Pinna, 2014]. Очевидно, вклад микроорганизмов в изменение структуры поверхности горной породы может быть различным и зависеть от физиологических свойств конкретных видов, а также от микроусловий на поверхности памятника. Для своевременной оценки риска повреждения памятников и принятия соответствующих мер для их сохранения и защиты необходимо проводить регулярные мониторинговые исследования и иметь подробную информацию о биоразнообразии и физиологических особенностях микроорганизмов

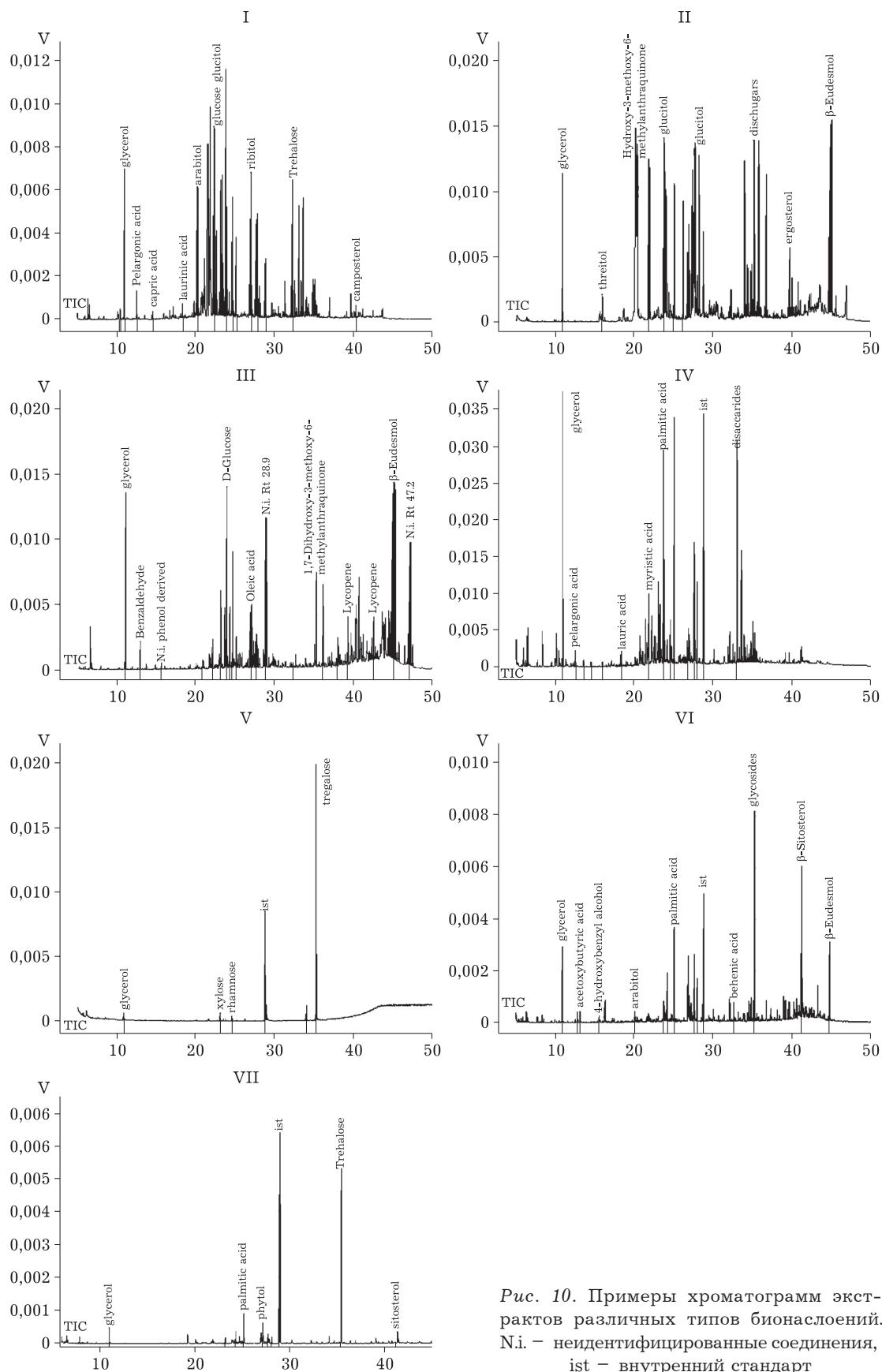


Рис. 10. Примеры хроматограмм экстрактов различных типов бионаслоений. N.i. – неидентифицированные соединения, ist – внутренний стандарт

на памятниках и прилегающих к ним поверхностях.

Пробы первичной почвы (III тип) отличались значительно большим видовым разнообразием и численностью микроскопических грибов, чем сообщества I и II типов. При этом наряду с темноокрашенными грибами большее разнообразие приобретают типичные почвенные виды. Состав микобиоты почвы под сосудистыми растениями (IV тип) был менее разнообразен, чем в типах II и III, главным образом за счет меньшей численности темноокрашенных микромицетов. При этом доля типичных почвенных грибов возрастала.

Структурное разнообразие малых органических молекул было наибольшим именно в сообществах II и III типов, что вполне соотносится с богатым видовым составом организмов в этих бионаслоениях. В значительной степени эти отличия касались фенольных соединений. Некоторые из обнаруженных соединений, 1-гидрокси-3-метокси-6-метил-антрохинон [Manojlovic et al., 2010] и β -эудесмол [Nam et al., 2017], обладают биологической активностью и являются биотехнологически значимыми.

Три типа наслоений (V–VII) представляли собой минеральные корки, в большей или меньшей степени населенные микроорганизмами. По данным литературы образованию на поверхности породы корок, отличающихся от подстилающей породы по своим физическим свойствам и химическому составу, может способствовать физиологическая активность микроорганизмов, которая приводит к вымыванию элементов из породы, изменению их подвижности, биодоступности и аккумуляции в бионаслоениях [Resende et al., 1996; Warscheid, Braams, 2000; Sterflinger, 2010; Gadd et al., 2014]. Микроорганизмы могут принимать активное участие в образовании вторичного кальцита [Muynck et al., 2010; Anbu et al., 2016; Cao et al., 2016], а также в процессах формирования обогащенной гипсом патины [van Driessche et al., 2019]. Распространенным образованием, встречающимся на поверхности камня, является пустынный лак, который представляет собой тонкую пленку черного цвета с высоким содержанием марганца [Perry et al., 2005; Dorn, 2009]. Потенциально в корке пустынного лака может присутствовать множество микроорганизмов [Dickerson, 2011]. Было высказано

предположение, что бактерии, окисляющие марганец, могут его концентрировать и способствовать образованию этой корки [Taylor-George et al., 1983].

Выполненный анализ образцов пустынного лака, отобранных на территории Минусинской котловины, показал, что поверхность пустынного лака довольно богата по числу видов микромицетов (12 видов) и количеству КОЕ. В основном это темноокрашенные грибы. Тем не менее ни световая микроскопия, ни СЭМ-исследование не выявили активного развития мицелия на поверхности пустынного лака. Скорее всего, значительная часть выявленных микромицетов существует в виде покоящихся структур, а рост мицелия происходит очень локально и медленно. Согласно данным ГХ-МС, образцы пустынного лака содержат главным образом трегалозу, а также небольшое количество моносахаров и полиолов. Трегалоза важна для выживания и прорастания конидий грибов. Кроме того, в дополнение к своей энергетической функции, трегалоза играет важную роль в адаптациях грибов к стрессу. Предполагается, что метаболизм трегалозы имеет решающее значение для выживания некоторых грибов при высоких температурах окружающей среды [Perfect et al., 2017]. Полученные данные показывают, что несмотря на экстремальные условия обитания, связанные с интенсивным солнечным воздействием, выраженным недостатком влаги и специфическим химическим составом субстрата, многие виды микромицетов все же сохраняют жизнеспособность и могут развиваться на поверхности пустынного лака.

Сообщества микромицетов, формирующиеся на поверхности пустынного лака, хотя и характеризуются довольно значительным видовым разнообразием, являются слаборазвитыми и могут представлять опасность для памятников только в случае изменения микроусловий (например, повышенной увлажненности). Тем не менее виды микроорганизмов в этих сообществах адаптированы к переживанию неблагоприятных условий окружающей среды, что необходимо учитывать при разработке мероприятий по защите памятника.

Светлоокрашенные пористые корки образованы преимущественно кальцитом, хотя в некоторых случаях содержат значительное количество кварца, полевых шпатов и слюды.

Кальцитсодержащие корки оказались богаты органическими веществами (в основном сахарами, полиолами, жирными кислотами и стеринами). В них выявлены цианобактерии и микроскопические грибы. По сравнению с первичной почвой и сообществами лишайников кальцитовые корки на песчанике заселены в основном коккоидными формами цианобактерий, что говорит о том, что цианобактерии здесь, вероятно, встречаются в эндолитных местообитаниях [Pentecost, Whitton, 2000]. Отличительной особенностью выявленных микроорганизмов является устойчивость к недостатку влаги. Они легко переносят сухие периоды и быстро активизируются при наличии влаги [Potts, 1999; Azua-Bustos et al., 2014]. Очевидно, кальцитсодержащие корки являются подходящей средой для развития микроорганизмов. В некоторых местах формируются углубления, в которых локализуются микроассоциации (“биокластеры”) организмов. Корки данного типа встречаются повсеместно в Минусинской котловине и, по-видимому, способствуют заселению песчаника микроорганизмами.

Корки, образованные гипсом, имеют, как правило, серую или оливковую окраску. В отличие от кальцитсодержащих корок, на их поверхности практически не формируются биопленки микроорганизмов. Микологический анализ выявил лишь единичные колонии грибов. Данные ГХ-МС показали крайне низкое содержание малых органических молекул в образцах гипсовых корок, что подтверждает минимальное содержание микроорганизмов в наслоениях данного типа. Как и на поверхности пустынного лака, в составе метаболомного профиля в образцах гипсовых корок преобладала трегалоза. Сульфатизация природного камня является одной из наиболее страшных “болезней” для каменных памятников в различных экологических условиях [Sánchez et al., 2009]. Хотя гипсовые корки мало заселены микроорганизмами, сам по себе их рост приводит к серьезному повреждению поверхностного слоя камня и может быть одним из основных процессов, приводящих к утрате наскального изображения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Древние наскальные изображения на поверхности песчаника на территории Минусин-

ской котловины подвержены биологической колонизации, а также покрыты биоминеральными наслоениями различных типов, в большей или меньшей степени населенными микроорганизмами. Роль этих наслоений в разрушении и сохранении памятников различна. Наибольшую угрозу для сохранности наскальных изображений представляют собой наслоения, образованные гипсом. Бионаслоения с доминированием лишайников могут оказывать как механическое, так и химическое воздействие на субстрат и способствовать изменению его поверхности. Кальцитсодержащие корки могут представлять опасность для наскальных изображений, способствуя их заселению микроорганизмами. Полученные результаты целесообразно учитывать при разработке мероприятий по сохранению наскальной живописи уникальных памятников Минусинской котловины.

Исследование биогенного минералообразования выполнено при поддержке гранта РНФ 21-74-00031. Метаболомный профайлинг бионаслоений выполнен при поддержке гранта Президента РФ для молодых ученых МК-799.2021.1.4. Исследование метаболомного профиля сообществ микроорганизмов проводилось с использованием протоколов, разработанных в рамках плановой темы БИН РАН № АААА-А18-118032390136-5.

ЛИТЕРАТУРА

- Миклашевич Е. А. Отчет о разведках памятников наскального искусства в Усть-Абаканском и Боградском районах Республики Хакасия и в Минусинском и Краснотурганском районах Красноярского края в 2002 г. / Архив ИА РАН. Р-1 № 51270. 83 л.
- Миклашевич Е. А. Памятники Минусинской котловины (Республика Хакасия, Красноярский край) // Памятники наскального искусства Центральной Азии. Общественное участие, менеджмент, консервация, документация. Алматы, 2004. С. 14–28.
- Сазанова К. В., Зеленская М. С., Бобир С. Ю., Власов Д. Ю. Микромицеты в биопленках на каменных памятниках Санкт-Петербурга // Микология и фитопатология. 2020. Т. 54, № 5. С. 329–339.
- Шер Я. А. Петроглифы Средней и Центральной Азии. М., 1980. 328 с.
- Anbu P., Kang C.-H., Shin Y.-J., So J.-S. Formations of calcium carbonate minerals by bacteria and its multiple applications // SpringerPlus. 2016. Vol. 5, N 250. doi: 10.1186/s40064-016-1869-2
- Azua-Bustos A., Zúñiga J., Arenas-Fajardo C. Gloeocapsopsis AAB 1, an extremely desiccation-tolerant cyanobacterium isolated from the Atacama Desert // Extremophiles. 2014. Vol. 18. P. 61–74. doi: 10.1007/s00792-013-0592-y

- Cao C., Jiang J., Sun H., Huang Y., Tao F., Lian B. Carbonate Mineral Formation under the Influence of Limestone-Colonizing Actinobacteria: Morphology and Polymorphism // *Front Microbiology*. 2016. Vol. 7, N 366. doi: 10.3389/fmicb.2016.00366
- Cappitelli F., Cattò C., Villa F. The Control of Cultural Heritage Microbial Deterioration // *Microorganisms*. 2020. Vol. 8. 1542. doi:10.3390/microorganisms8101542 www.mdpi.com/journal/microorganisms
- Chiari G., Cossio R. Ethyl silicate treatment's control by image treatment procedure // *The silicates in Conservative treatments. Tests, improvements and evaluations of consolidating performance*. At: Turin (Italy) Villa Gualino, 2002. P. 147–156.
- Dandridge D. E. Lichens: the challenge for rock art conservation. A Dissertation... doctor of philosophy. 2006. 148 p.
- Darvill T., Fernandes A. Open-Air Rock-Art Preservation and Conservation. A Current State of Affairs 4/16/2014
- De Hoog G. S., Guarro J. Atlas of clinical fungi. Baarn: CBS, 1995. P. 1–720.
- De Hoog G. S., Hermanides-Nijhof E. J. Survey of the black yeasts and allied fungi // *Studies in Mycology*. 1977. Vol. 15. P. 178–223.
- De Leo F., Urzi C. Microfungi from deteriorated materials of cultural heritage // *Fungi from Different Substrates* / Eds.: J. K. Misra, J. P. Tewari, S. K. Deshmukh, Csaba Vágvolgyi, 2015. P. 144–158.
- Diakumaku E., Gorbushina A. A., Krumbein W. E., Panina L., Soukharjevski S. Black fungi in marble and limestones – an aesthetical, chemical and physical problem for the conservation of monuments // *Sci. Tot. Environ*. 1995. Vol. 167. Iss. 1–3. P. 295–304. [https://doi.org/10.1016/0048-9697\(95\)04590-W](https://doi.org/10.1016/0048-9697(95)04590-W)
- Dickerson R. Desert varnish–nature's smallest sedimentary formation // *Geol. Today*. 2011. Vol. 27, N 6. doi: 10.1111/j.1365-2451.2011.00813.x. *Proc. SPIE*. 2005. Vol. 5906. P. 276–287.
- Dorn R. I. The Rock Varnish Revolution: New Insights from Microlaminations and the Contributions of Tanzhuo Liu // *Geography Compass*. 2009. Vol. 3, N 5. P. 1804–1823. <https://doi.org/10.1111/j.1749-8198.2009.00264.x>
- Ellis M. B. Dematiaceae Hyphomycetes. Kew, Surrey, UK: Commonwealth Mycological Institute, 1971. P. 1–608.
- Ellis M. B. More Dematiaceae Hyphomycetes. Kew, Surrey, UK: Commonwealth Mycological Institute, 1976. P. 1–507.
- Farooq M., Hassan M., Gul F. Mycobial Deterioration of Stone Monuments of Dharmarajika, Taxila // *J. Microbiol. Exp*. 2015. Vol. 2, N 1. P. 29–33. doi: 10.15406/jmen.2015.02.00036
- Favero-Longo S. E., Gazzano C., Girlanda M., Castelli D., Tretiach M., Baiocchi C., Piervittori R. Physical and chemical deterioration of silicate and carbonate rocks by meristematic microcolonial fungi and endolithic lichens (Chaetothyriomycetidae) // *Geomicrobiol. J*. 2011. Vol. 28. P. 732–744. <https://doi.org/10.1080/01490451.2010.517696>
- Francfort H.-P., Sacchi D., Sher J., Soleilhavoup F., Vidal P. Art rupestre du bassin de Minusinsk: nouvelles recherches franco-russes // *Arts Asiatiques*. 1993. T. XLVIII. P. 5–52.
- Gadd G. M., Bahri-Esfahani J., Li Q., Rhee Y. J., Wei Z., Fomina M., Liang X. Oxalate production by fungi: significance in geomycology, biodeterioration and bioremediation // *Fungal Biol. Rev*. 2014. Vol. 28. Iss. 2–3. P. 36–55. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2014.05.001>
- Gorbushina A. A. Life on the rocks // *Environ Microbiol*. 2007. Vol. 9. P. 1613–1631.
- Giesen M. J., Ung A., Warke P. A., Christgen B., Mazel A. D., Graha D. W. Condition assessment and preservation of open-air rock art panels during environmental change // *J. Cult. Heritage*. 2014. Vol. 15. P. 49–56.
- Gu J., Mitchell R. Biodeterioration // *The Prokaryotes* / Eds: E. Rosenberg, E. F. DeLong, S. Lory, E. Stackebrandt, F. Thompson. Berlin, Heidelberg: Springer, 2013. P. 309–341.
- Hoppert M., Flies C., Pohl W., Günzl B., Schneider J. Colonization strategies of lithobiontic microorganisms on carbonate rocks // *Environ. Geol*. 2004. Vol. 46, N 3. P. 421–428. doi:10.1007/s00254-004-1043-y
- Komárek J., Anagnostidis K., Cyanoprokaryota. 1. Teil. Part: Chroococcales. Berlin: Spektrum, 1998. P. 1–548.
- Komárek J., Anagnostidis K., Cyanoprokaryota. 2. Teil. Part: Oscillatoriales. Berlin: Spektrum, 2005. P. 1–759.
- Kurakov A. V., Somova N. G., Ivanovskii R. N. Micromycetes populating limestone and red brick surfaces of the No-vodevichii convent masonry // *Microbiology*. 1999. Vol. 68, N 2. P. 232–241.
- Li J., Deng M., Gao L., Yen S., Katayama Y., Gu J. The active microbes and biochemical processes contributing to deterioration of Angkor sandstone monuments under the tropical climate in Cambodia – A review // *J. Cult. Heritage*. 2021. Vol. 47. P. 218–226. doi:10.1016/j.culher.2020.10.010
- Liu X., Meng H., Wang Y., Katayama Y., Gu J.-D. Water is a critical factor in evaluating and assessing microbial colonization and destruction of Angkor sandstone monuments // *Int. Biodeterioration & Biodegradation*. 2018. Vol. 133. P. 9–16. doi:10.1016/j.ibiod.2018.05.011
- Manojlovic N. T., Vasiljevic P. J., Gritsanapan W., Supabphol R., Manojlovic I. Phytochemical and antioxidant studies of *Laurera benguelensis* growing in Thailand // *Biol. Research*. 2010. Vol. 43, N 2. P. 169–176. <http://dx.doi.org/10.4067/S0716-97602010000200004>
- Miklashevich E. Rock art sites in the Minusinsk basin // *Rock Art in Central Asia. A thematic Study*. Paris: ICO-MOS, 2011. P. 121–136, 195–200.
- Miller A. Z., Sanmartín P., Pereira-Pardo L., Dionísio A., Saiz-Jimenez C., Macedo M. F., Prieto B. Bioreceptivity of building stones: A review // *Sci. Total Environ*. 2012. Vol. 426. P. 1–12. doi: 10.1016/j.scitotenv.2012.03.026
- Muynck W. D., Belie N. D., Verstraete W. Microbial carbonate precipitation in construction materials: A review // *Ecol. Eng*. 2010. Vol. 36. P. 118–136. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2009.02.006>
- Nam S.-Y., Kim H.-Y., Kim H.-M., Jeong H.-J. Beta-eudesmol reduces stem cell factor-induced mast cell migration // *Int. Immunopharmacol*. 2017. Vol. 48. P. 1–7. doi: 10.1016/j.intimp.2017.04.017
- Pentecost A., Whitton B. Cyanobacteria and limestones. In: *The Ecology of Cyanobacteria. Their Diversity in Time and Space*. 2000. P. 257–279.
- Perfect J. R., Tenor J. L., Miao Y., Brennan R. G. Trehalose pathway as an antifungal target // *Virulence*. 2017. Vol. 8, N 2. P. 143–149. doi:10.1080/21505594.2016.1195529

- Perry R. S., Kolb V. M., Lynne B. Y., Sephton M., McLoughlin N., Engel M. H., Olendzenski L., Brasier M., Staley J. T. How desert varnish forms? // *Proc. of SPIE – The Int. Soc. for Optical Eng.* 2005. Vol. 5906. P. 276–287. doi:10.1117/12.626547
- Pinna D. Biofilms and lichens on stone monuments: do they damage or protect? // *Front Microbiol.* 2014. Vol. 5, N 133. doi: 10.3389/fmicb.2014.00133
- Potts M. Mechanisms of desiccation tolerance in cyanobacteria // *Eur. J. Phycol.* 1999. Vol. 34, N 4. P. 319–3328. doi: 10.1080/09670269910001736382
- Resende M. A., Resende G. C., Viana E. M., Becker T. W., Warscheid T. Acid production of fungi isolated from stones of historical monuments in the state of minas gerais, Brazil // *Int. Biodeterioration and Biodegradation.* 1996. Iss. 1-2. P. 125. https://doi.org/10.1016/0964-8305(96)84357-5
- Sánchez J. S., Alves C. A. S., Romani J. R. V., Mosquera D. F. Origin of Gypsum-rich Coatings on Historic Buildings // *Water, Air, and Soil Pollution.* 2009. Vol. 204. P. 53–68. doi: 10.1007/s11270-009-0025-9
- Sazanova K. V., Frank-Kamenetskaya O. V., Vlasov D. Y., Zelenskaya M. S., Rusakov A. V., Vlasov A. D., Petrova M. A. Carbonate and Oxalate Crystallization by Interaction of Calcite Marble with *Bacillus subtilis* and *Bacillus subtilis*-*Aspergillus niger* Association // *Crystals.* 2020. Vol. 10, N 9. P. 1–16.
- Sazanova K. V., Vlasov D. Y., Osmolovskaya N. G., Schiparev S. M., Rusakov A. V. Significance and Regulation of Acids Production by Rock-Inhabited Fungi // *Lecture Notes in Earth System Sci.* 2016. N 9783319249858. P. 379–392. doi:10.1007/978-3-319-24987-2_29
- Sterflinger K. Fungi: their role in deterioration of cultural heritage // *Fungal Biol. Rev.* 2010. Vol. 24. Iss. 1-2. P. 47–55. https://doi.org/10.1016/j.fbr.2010.03.003
- Sturm E. V., Frank-Kamenetskaya O., Vlasov D., Zelenskaya M., Sazanova K., Rusakov A., Kniep R. Crystallization of calcium oxalate hydrates by interaction of calcite marble with fungus *Aspergillus niger* // *Am. Mineral.* 2015. Vol. 100. Iss. 11-12. P. 2559–2565. https://doi.org/10.2138/am-2015-5104
- Taylor-George S., Palmer F., Staley J. T., Borns D. J., Curtiss B., Adams J. B. Fungi and bacteria involved in desert varnish formation // *Microbial. Ecol.* 1983. Vol. 9, N 3. P. 227–245. doi: 10.1007/BF02097739
- Van Driessche A. E. S., Stawski T. M., Kellermeier M., Calcium sulfate precipitation pathways in natural and engineered environments // *Chem. Geol.* 2019. Vol. 530, N 119274. https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2019.119274
- Vlasov D. Yu., Frank-Kamenetskaya O. V., Zelenskaya M. S., Sazanova K. V., Rusakov A. D., Izatulina A. R. // *Aspergillus niger*. Pathogenicity, cultivation and uses / Ed. E. Baughan. N. Y., 2020. P. 1–123.
- Warscheid T., Braams J. Biodeterioration of stone: a review // *Int. Biodeterioration and Biodegradation.* 2000. Vol. 46. Iss. 4. P. 343–368. https://doi.org/10.1016/S0964-8305(00)00109-8

Lithobiotic communities on the surface of rock art monuments of the Minusinsk kotlovina (South Siberia): formation conditions, biomineral interactions

K. V. SAZANOVA^{1, 2}, D. Yu. VLASOV^{1, 3}, M. S. ZELENSKAYA³, E. G. PANOVA³, O. A. RODINA^{3, 4},
E. A. MIKLASHEVICH^{5, 6}

¹*Botanical Institute named after V. L. Komarov RAS
197376, St. Petersburg, Prof. Popov str., 2
E-mail: Ksazanova@binran.ru*

²*St. Petersburg Branch of the Archive of the Russian Academy of Sciences
199034, St. Petersburg, Universitetskaya emb., 1*

³*Saint Petersburg State University
199034, St. Petersburg, Universitetskaya emb., 7/9*

⁴*Polar-Alpine Botanical Garden-Institute named after ON. Avrorina of the Kola Scientific Center
of the Russian Academy of Sciences
184209, Apatity, md. Akademgorodok, 18A*

⁵*Institute of Archeology, Russian Academy of Science
117292, Moscow, st. Dm. Ulyanov, 19*

⁶*Kuzbass Museum-Reserve "Tomskaya Pisanitsa"
650000, Kemerovo, Tomskaya str., 5a*

Various types of biomineral layers have been identified and characterized at the rock art sites of the Minusinsk Basin. On the surface of sandstone, on which images were applied in ancient times, cyanobacterial biofilms, biofouling dominated by lichens, mosses, primary soils develop, and are also formed by mineral crusts, to a greater or lesser extent inhabited by microorganisms. Cyanobacterial biofilms formed by *Gloeocapsopsis magma* are the dominant form of biolayers on open rock surfaces exposed to intense insolation. The most intense development of microorganisms was noted on light-colored calcite-containing crusts with a porous surface. Gypsum crusts are poor in organic matter content and are practically not colonized by microorganisms. By itself, the growth of gypsum crusts leads to serious damage to the surface layer of the stone and can be one of the main processes leading to the loss of the rock art.

Key words: Biolayers, petroglyphs, biodeterioration, micromycetes, biomineral crusts, rock art, Minusinsk Basin.