

Разнообразие и значение литобионтных сообществ на памятнике наскального искусства “Томская писаница”

Д. Ю. ВЛАСОВ^{1, 2}, М. С. ЗЕЛЕНСКАЯ¹, К. В. САЗАНОВА^{2, 3}, С. Б. ЩИГОРЕЦ⁴, А. Р. ИЗАТУЛИНА¹,
О. А. РОДИНА^{1, 5}, И. С. СТЕПАНЧИКОВА^{1, 2}, А. Д. ВЛАСОВ³, Е. И. ПОЛЯНСКАЯ¹, Д. А. ДАВЫДОВ⁵,
Е. А. МИКЛАШЕВИЧ^{6, 7}, О. А. ПАВЛОВА⁸, О. В. ФРАНК-КАМЕНЕЦКАЯ¹

¹Санкт-Петербургский государственный университет
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9
E-mail: dmitry.vlasov@mail.ru

²Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2

³Санкт-Петербургский филиал Архива РАН
196084, ул. Киевская, 5, корп. 9, стр. 1

⁴Санкт-Петербургский реставрационно-строительный институт
190020, Санкт-Петербург, ул. Лифляндская, 4

⁵Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина
Кольского научного центра РАН
184209, Апатиты, мкр. Академгородок, 18А

⁶Институт археологии РАН
117292, Москва, ул. Дм. Ульянова, 19

⁷Кузбасский музей-заповедник “Томская Писаница”
650000, Кемерово, ул. Томская, 5а

⁸ООО “Бигль”
192289, Санкт-Петербург, ул. Бухарестская, 152, корп. 1, стр. 77

Статья поступила 21.10.2022

После доработки 01.11.2022

Принята к печати 03.11.2022

АННОТАЦИЯ

С использованием комплекса биологических и минералогических методов изучены процессы биологических повреждений горной породы уникального памятника наскального искусства Западной Сибири “Томская писаница”. Видовой состав литобионтного сообщества (бактерий, грибов и лишайников) выявлен

с использованием комплекса культуральных, морфологических и молекулярно-генетических методов. Показано, что разрушение памятника является следствием взаимосвязанных физических, химических и биологических процессов, сопровождающихся изменением свойств горной породы и ее биологической колонизацией. Структура микробных сообществ зависит от локальных условий и сукцессионных процессов. Развитие биопленок с доминированием цианобактерий приурочено к зонам повышенного увлажнения и образования карбонатных корок. Обсуждены вопросы адаптации выявленных микроорганизмов к существованию на Томской писанице, а также их роль в процессах оксалатной и карбонатной биоминерализации. Полученные результаты указывают на опасность ухудшения состояния уникального памятника “Томская писаница” и свидетельствуют о необходимости поиска новых эффективных способов его защиты с учетом накопленных научных данных.

Ключевые слова: петроглифы, горная порода, биообрастания, литобионтное сообщество, биоповреждения, биоминерализация.

ВВЕДЕНИЕ

На территории Сибири сосредоточено множество памятников наскального искусства. Их изучение и сохранение можно рассматривать как крайне важную задачу научного сообщества. Одним из таких памятников является “Томская писаница”, расположенная в Яшкинском районе Кемеровской области на берегу реки Томи. Здесь на нескольких скальных плоскостях находятся сотни древних изображений, возраст которых насчитывает не менее четырех тысячелетий. Именно с этого памятника 300 лет назад началось научное изучение наскального искусства в нашей стране. “Томская писаница” стала первым в России музеефицированным памятником этого типа, являясь центром историко-культурного и природного музея-заповедника “Томская писаница”. За десятилетия археологических исследований накоплено немало научных данных об особенностях и значении этого выдающегося памятника, о технике исполнения, стиле, иконографии, культурно-хронологической атрибуции и семантике изображений [Окладников, Мартынов, 1972; Ковтун, 2021; и др.]. В последние годы интенсифицировались междисциплинарные исследования, связанные с изучением состояния сохранности и факторов деструкции скалы с изображениями. Специалистами разных направлений признается сложность и несомненная актуальность задачи сохранения этого уникального археологического памятника Притомья. Решение данной задачи требует комплексного научного подхода, учитывающего особенности расположения объекта, экологическую обстановку, основные деструктивные факторы, угрожающие памятнику.

Примечательной особенностью Томской писаницы является сама скала (рис. 1, а–г), где

сконцентрирована центральная группа плоскостей с петроглифами, известная как “Святылище”. Изображения выполнены на крупных вертикальных поверхностях, располагающихся на разной высоте, а подножие представляет собой массивную каменную ступень, на которой может одновременно находиться множество “зрителей”. Скала подвергается процессам выветривания; особенно сильно сказывается разрушительное воздействие талодождевых вод, стекающих со склона над скалой; нижний ярус плоскостей и подножие периодически затапливаются паводковыми водами. Локальное разрушение памятника связано с особенностями расположения скалы и свойствами породы, воздействием влаги, перепадами температуры, антропогенным влиянием, а также процессами биообрастания скальных поверхностей [Ребрикова, 2004; Миклашевич, 2011; Миклашевич, Бове, 2011; Лобзова и др., 2014; Щигорец, Власов, 2021]. Эти факторы взаимосвязаны, а биообрастания памятника служат своего рода индикатором происходящих изменений.

Несмотря на понимание важности сохранения петроглифов, исследований в области биообрастаний (биоповреждений) памятников наскального искусства крайне недостаточно, в отличие от работ по биоповреждениям исторических зданий и памятников в антропогенной среде. Отдельные исследования проводились в последние годы на нескольких известных археологических памятниках мира [Nir et al., 2022; Rabbachin et al., 2022], в том числе на памятниках наскального искусства в России [Сонина, Фадеева, 2007; Миклашевич, Мухарева, 2011; Русакова, 2018; Сазанова и др., 2022]. Авторами этих работ показано, что горные породы с петроглифами могут быть заселены микроскопическими грибами,

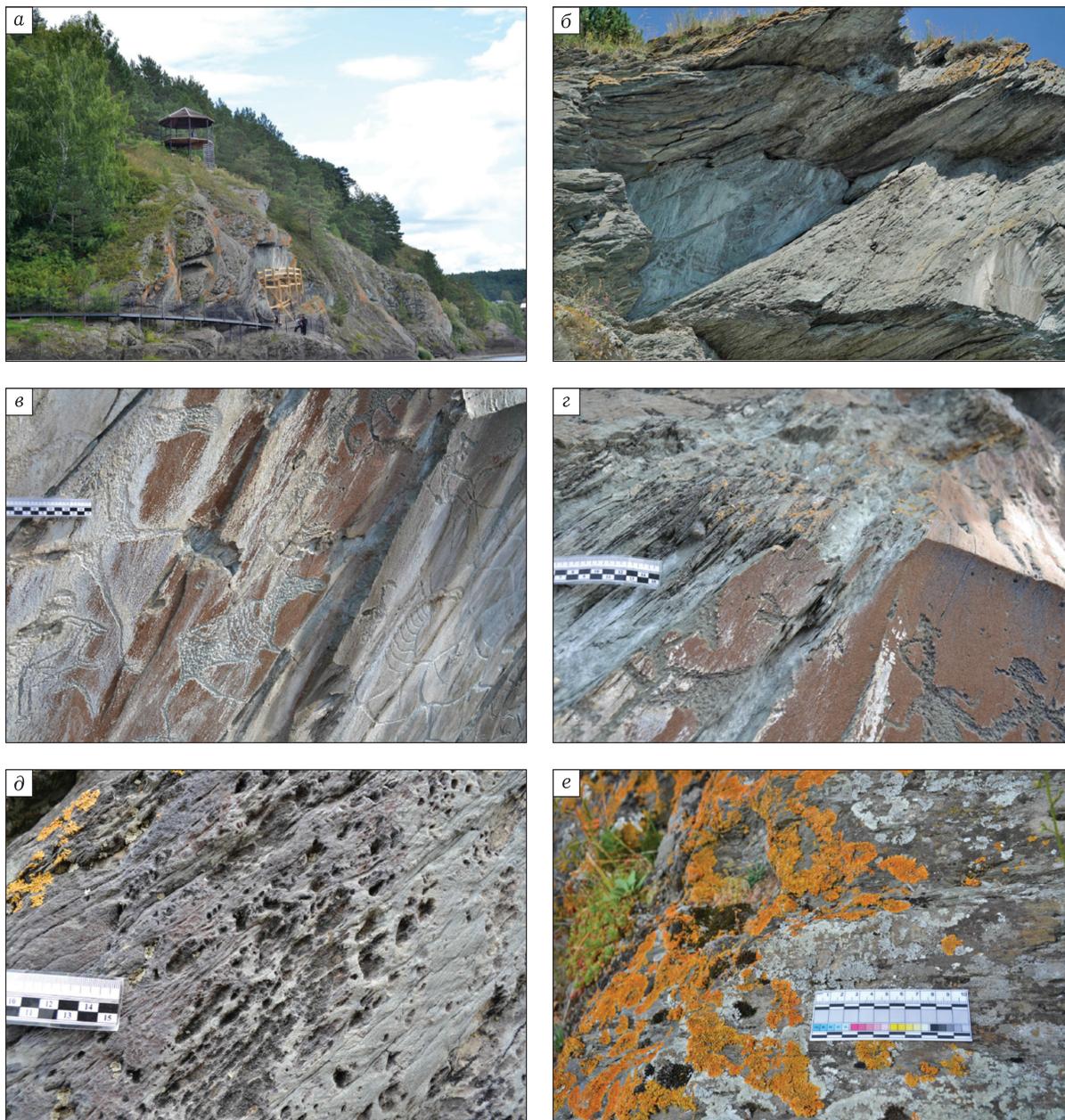


Рис. 1. Археологический памятник “Томская писаница”: а – общий вид скалы с древними петроглифами в летний период обследования в 2021 г.; б – структура скалы с плоскостями, на которые нанесены рисунки; в, з – наскальные изображения на плоскостях, подвергающихся выветриванию; д – биопиттинг на поверхности горной породы; е – биообрастание поверхности горной породы вблизи петроглифов

бактериями, археями, водорослями, лишайниками, семенными растениями.

Покрывая поверхность камня, биологические объекты в большинстве случаев вызывают его повреждение или разрушение. Это происходит благодаря выделению агрессивных метаболитов, приводящих к растворению, выщелачиванию породы и вторичной кристаллизации на ее поверхности (биомине-

рализации), а также внедрению организмов в структурные пространства и механическим разрушением поверхностного слоя субстрата [Gaylarde, Little, 2022]. Особое внимание уделяется литобионтным микробным сообществам, исследования которых проводятся в последние годы с использованием молекулярно-генетических методов [Esposito et al., 2019; Nir et al., 2022; Rabbachin et al., 2022]. Эти исследования

направлены на выявление полного спектра микроорганизмов, населяющих поверхность памятников, анализ их физиолого-биохимических свойств и особенностей взаимодействия с каменистым субстратом.

Археологические памятники на открытом воздухе в первую очередь заселяются лишайниками, микроскопическими водорослями и цианобактериями [Tratebas, 2004]. Первичная биологическая колонизация горной породы с петроглифами во многом зависит от расположения памятника, его увлажнения и освещенности. Однако в формирующихся литобионтных сообществах грибам и органотрофным бактериям также отводится заметная роль. Нередко микроорганизмы входят в состав корковидных наслоений и даже пустынного лака [Сазанова и др., 2022; Rabbachin et al., 2022]. Попытки удаления биологических наслоений с использованием механических и химических методов дают только временный эффект. Восстановление литобионтных сообществ происходит достаточно быстро и во многом зависит от условий окружающей среды, что было показано для памятников из камня в различных экологических условиях [РусакOVA, 2018; Бобир и др., 2019].

Важно отметить, что петроглифы представляют собой вид наскальных изображений, созданных изменением фактуры поверхности камня или углублением в нее. Для этого используются такие технические приемы, как выбивка, гравировка и шлифовка, а также их модификации и комбинации. Само нанесение изображения такими способами на камень уже предполагает локальное повреждение поверхности породы и создает особый микро рельеф, что в значительной степени определяет последующие процессы биологической колонизации наскальных рисунков. Отмечается, что первичное заселение породы микробными биопленками зачастую определяется именно микро рельефом поверхности камня [The effect..., 2019].

Настоящее исследование нацелено на выявление биоразнообразия и функциональной активности литобионтных сообществ, а также их возможной роли в процессах трансформации горной породы с петроглифами на Томской писанице. Данная цель связана с решением проблемы сохранности уникального археологического памятника путем комплексно-

го исследования с привлечением методов, используемых, в первую очередь, биологами (микологами, микробиологами, лишайниками, альгологами, биохимиками), а также минера-логами, археологами и реставраторами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор проб

Наблюдения за процессами биообращения Томской писаницы и отбор проб для исследования проводились в период с 2014 по 2021 г. Материал для исследований отбирали со скальных поверхностей (плоскостей) с древними рисунками, а также на участках скалы (модельных), примыкающих к местам нахождения петроглифов (см. рис. 1). Модельные участки были выбраны с учетом их сходства по признаку биологической колонизации с плоскостями, на которых находятся рисунки. Места отбора проб были определены с учетом нарушений целостности породы (фрагментация, отслаивание и осыпание каменного материала) и характерных признаков биологической колонизации каменистого субстрата (рис. 1, *д*, *е*). Для комплексного исследования отобраны фрагменты поврежденной породы с биологическими обрастаниями. Образцы биопленок и корковидных карбонатных наслоений для выявления цианобактерий складывали в стерильные контейнеры (объем до 120 мл). Кроме того, были взяты талломы лишайников и карбонатные натёки (корочки светлого цвета без признаков биообращаний) с поверхности скалы. Часть проб с поверхности каменистого субстрата получена неповреждающими методами (отпечаток на питательную среду или мазок с последующим посевом на питательную среду).

Всего за период с 2014 по 2022 г. изучено более 100 биологических проб с Томской писаницы.

Методы исследования горной породы

Шлифы образцов подстилающей горной породы изучали под петрографическими микроскопами Полам Р-113 и LEICA DM 4500. Для определения качественного фазового состава образцов использовали порошок дифрактометр Bruker "D2 Phaser" с медным анодом. Рентгенограммы получены при комнатной температуре в интервале $2\theta = 5-70$ °С. Фазо-

вый анализ проведен с помощью базы данных ICDD PDF-2 (release 2016).

Методы исследования биоразнообразия и метаболизма литобионтных организмов

Идентификация грибов. Традиционные микологические методы были применены для обнаружения и идентификации микроскопических грибов в биопленках и в разрушающейся горной породе. Для первичного выделения, поддержания в культуре и идентификации микромицетов использовали питательную среду Чапека – Докса, на поверхность которой помещали мелкие фрагменты измельченного каменистого субстрата с признаками биоповреждений, а также смывы с поверхности породы. Проводили подсчет выросших колоний и их идентификацию по совокупности морфологических признаков с использованием общепринятых методов.

Идентификация бактерий. Определение цианобактерий проводилось по морфологическим признакам с помощью световой микроскопии (микроскоп Leica DM 1000) после их культивирования в разных средах: в дистиллированной воде в течение месяца, в питательных средах Z8 и BG-11. Верификация названий видов осуществлялась в соответствии с современной номенклатурой с использованием электронных баз данных “L.” (<https://isling.org>) и “AlgaeBase” (<http://www.algaebase.org/>). Идентификация некоторых цианобактерий, выделенных в чистую культуру, проводилась по нуклеотидной последовательности гена *16S* рРНК. ДНК выделяли с помощью набора реактивов DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Germany) согласно инструкции производителя. Амплификацию и секвенирование участка гена *16S* рРНК проводили с помощью праймеров 1 (5'-CTC TGT GTG CCT AGG TAT CC-3') [Wilmotte et al., 1993] и 2 (5'-GGG GGA TTT TCC GCA ATG GG-3') [Nübel et al., 1997].

Для идентификации органотрофных бактерий ДНК из полученных чистых культур (на среде ГМФ – гидролизат мяса ферментативный) выделяли по классическому протоколу ЦТАБ-методом [Doyle, Doyle, 1987]. Для идентификации использовали праймеры к участку V4 гена *16S* рРНК [Caporaso et al., 2011]:

16S-F GTGCCAGCMGCCGCGGTAA
16S-R GGACTACHVGGGTWTCTAAT

Идентификация лишайников проводилась с использованием общепринятых анатомо-морфологических методов, для выявления таксономически значимых лишайниковых веществ проведены стандартные цветные реакции (“spot-test”) [Флора..., 2014].

Метагеномный анализ. Навеску каждого образца тщательно механически измельчали. ДНК выделяли по классическому протоколу ЦТАБ-методом [Doyle, Doyle, 1987]. При анализе бактериального микробиома по последовательности гена *16S* рРНК использовали праймеры из руководства:

https://support.illumina.com/documents/documentation/chemistry_documentation/16s/16s-metagenomic-library-prep-guide15044223-b.pdf

Для выявления состава цианобактерий использовали праймеры, рекомендованные в работе [Nübel et al., 1997].

Для выявления разнообразия грибов использовали ITS-праймеры из руководства <https://www.illumina.com/content/dam/illumina-marketing/documents/products/appnotes/its-metagenomics-app-note-1270-2018-001-web.pdf>

Секвенирование проводили на приборе MiSeq с использованием набора MiSeq Reagent Kit v3 (600-cycle) в парноконцевом режиме 2·300 циклов. Анализ полученных данных проводили с использованием пакета программ QIIME2.

Сканирующая электронная микроскопия (СЭМ-анализ). Сканирующую электронную микроскопию использовали для выявления особенностей распределения и взаимодействия микроорганизмов в поверхностном слое каменного материала, выяснения путей их проникновения в глубь горной породы и обнаружения вторичных минеральных образований в биопленках. Образцы поврежденной породы ((0,5–1,0) × (0,5–1,0) см) предварительно исследовали под бинокулярной лупой. Критерием отбора для SEM-анализа служило наличие структур микроорганизмов на поверхности, а также локализация микроорганизмов в микроразнообразных участках, трещинах, полостях породы. Исследования выполнены с использованием настольного растрового сканирующего электронного микроскопа ТМ 3000 (Hitachi, Япония), оснащенного приставкой энергодисперсионного микроанализа Oxford.

Метаболомный анализ. С целью установления биохимического состава литобионтных сообществ проведен метаболомный анализ образцов биообрастаний, а также разрушенного каменистого субстрата. Экстракцию выполняли холодным метанолом (15 мл, -25°C). Далее экстракты выпаривали при 40°C , растворяли в пиридине и получали ТМС-производные с помощью N, O-бис(триметилсиллил)-F-ацетамида. Анализ проводили методом газовой хромато-масс-спектрометрии (ГХ-МС) на приборе “Маэстро” (Интерлаб, Россия) с масс-селективным детектором Agilent MSD5975, колонка HP-5MS, $30\text{ м} \times 0,25\text{ мм}$. Хроматографирование проводили при линейном программировании температуры от 70 до 320°C ($6^{\circ}\text{C}/\text{мин}$). Обработку и интерпретацию масс-спектрометрической информации проводили с использованием программы AMDIS [<http://www.amdis.net/index.html>],

стандартной библиотеки NIST2005 и библиотеки стандартов соединений БИН РАН. Количественная интерпретация хроматограмм проводилась методом внутренней стандартизации по тридекану с помощью программы UniChrom [<http://www.unichrom.com/unichrome.shtml>].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика горной породы на скале с петроглифами

Результаты исследования подстилающей горной породы (оптическая микроскопия, рентгенофазовый анализ) в местах взятия образцов биообрастаний показали, что она представлена песчаниками с маломощными ($3\text{--}5\text{ мм}$) прослоями аргиллитов (рис. 2, а) и алевролитов (рис. 2, б), а также их переходных разновидностей (алевропесчаников

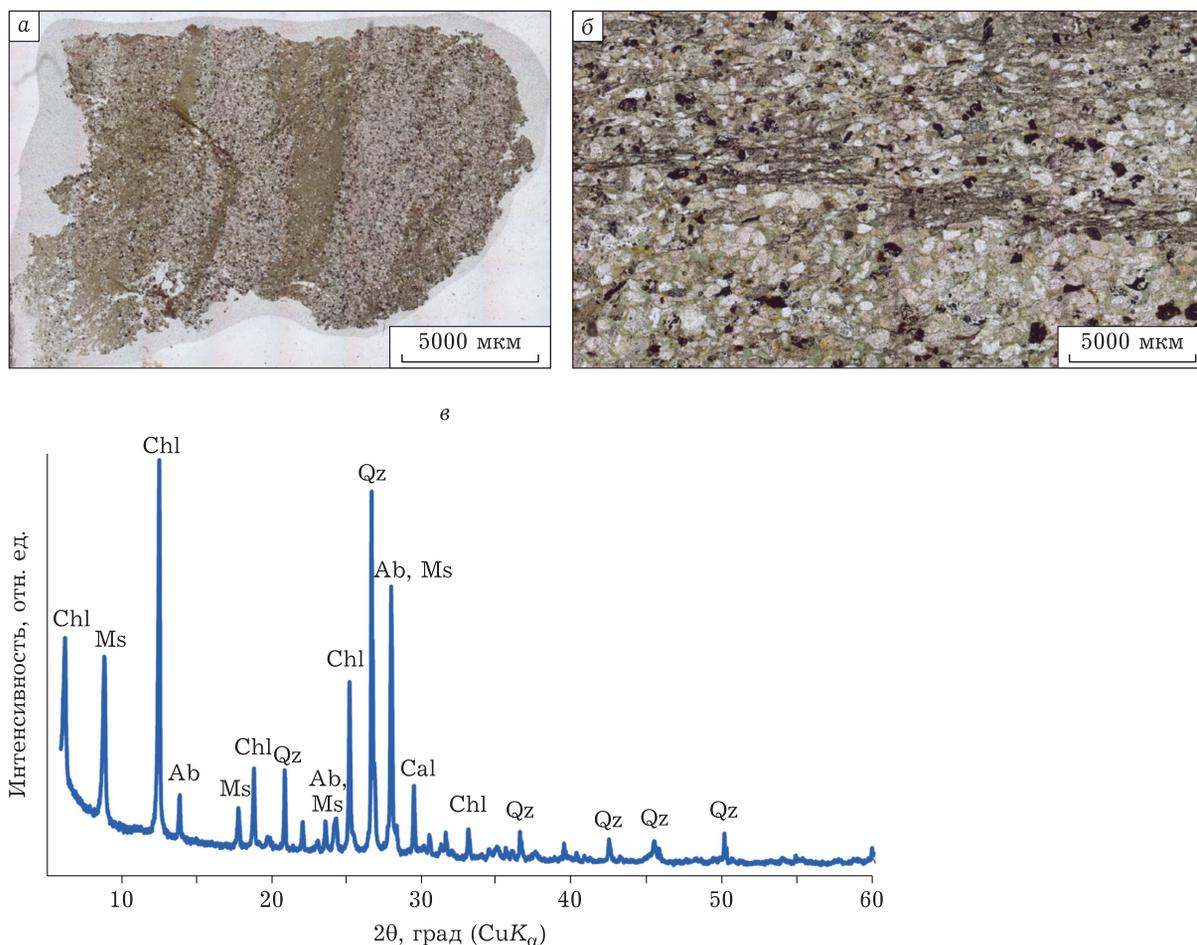


Рис. 2. Общая характеристика горной породы памятника наскального искусства “Томская писаница”: а, б – переслаивание песчаников с аргиллитами и алевролитами соответственно; в – рентгенограмма фрагмента породы. Chl – хлорит-серпентин, Qz – кварц, Ms – мусковит, Ab – альбит, Cal – кальцит

и др.), часто не выдержанных по простиранию. Размер обломочных зерен варьирует от 0,05 до 0,4 мм, изредка до 0,6 мм. Основные минералы породы: кварц, полевые шпаты, кальцит, хлорит, слюды, гидрослюда, рудные минералы и др. (рис. 2, в). Кварц присутствует в виде угловатых, иногда клиновидных и серповидных зерен; полевые шпаты – в виде таблитчатых хорошо ограниченных кристаллов; карбонаты и рудный ми-

нерал – в виде отдельных зерен и сростков кристаллов.

Порода содержит также мелкие (мощностью в несколько миллиметров) линзовидные включения карбонатов (рис. 3, а, б). Система многочисленных разветвленных трещин разбивает эти (преимущественно кальцитовые) включения на блоки величиной не более 5 мм (рис. 3, в), формируя брекчиевоподобную текстуру. Вторичные минералы (железистые слю-

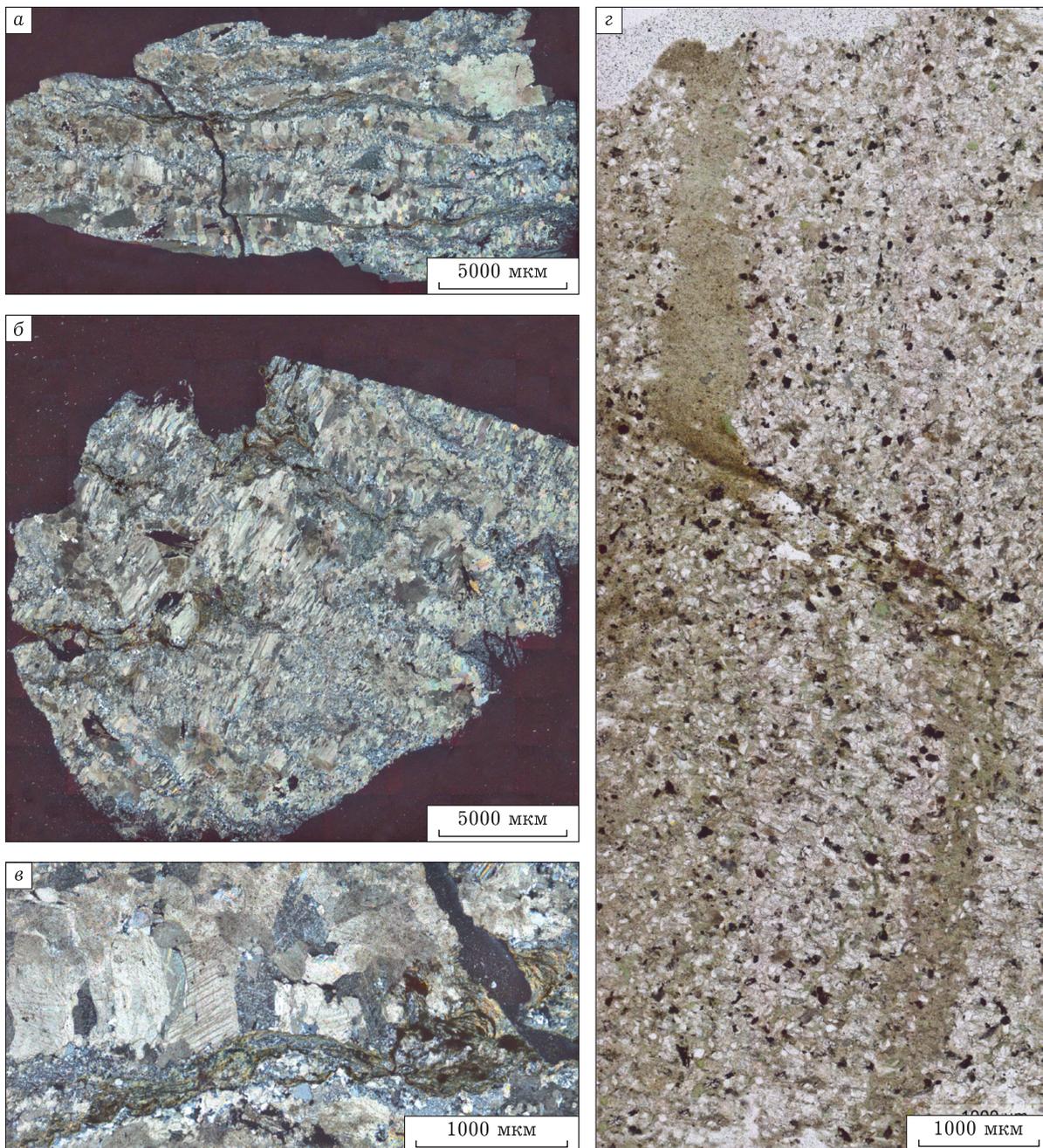


Рис. 3. Кальцитовая брекчия: а, б – общий вид в двух сечениях; в – блоки, образованные трещинами; г – разрыв и смещение по трещине прослоя аргиллита (пример нарушения сплошности породы)

ды, хлорит, доломит) развиваются по зернам основных минералов, замещая их частично или целиком, что указывает на проявление низкотемпературных метаморфических процессов. Слюдисто-хлоритовый мелкочешуйчатый агрегат часто развивается по трещинам и выполняет роль цементирующей массы. Значительная трещиноватость, нарушения сплошности породы (рис. 3, з) подтверждают, что она сформировалась в условиях тектонических подвижек, возможно, на контакте хрупких карбонатных и более твердых силикатных пород.

Таким образом, достаточно прочные слои породы, на которые нанесены основные петроглифы, перемежаются с мягкими слоями, подвергающимися наибольшему разрушению. Такая неоднородность породы способствует ее биологической колонизации и развитию литобионтного сообщества.

Характеристика литобионтного сообщества и минерализация биопленок

Проведенные исследования показали, что биообрастание скалы с петроглифами наблюдается главным образом по трещинам, углублениям, местам движения влаги, микрорельефу на поверхности камня. Здесь формируются микробные биопленки различного состава, а также обрастания, сформированные лишайниками, споровыми и семенными растениями.

Лишайники. Особого внимания заслуживают лишайники, которые способны поселяться на плоскостях с петроглифами, нередко покрывая значительную поверхность горной породы. Среди них выделяются представители родов *Rusavskia* и *Caloplaca*, имеющие оранжевую окраску и встречающиеся на разных участках скалы. В местах самих наскальных рисунков отмечены накипные лишайники с мелкими талломами (в том числе из родов *Acarospora*, *Candelariella*, *Circinaria* и др.). Они представляют определенную опасность для сохранности петроглифов, поскольку обладают способностью проникать в глубь породы, способствуют сглаживанию границ и утрате рельефа наскальных рисунков.

Сопоставление результатов обследований 2014, 2018 и 2021 гг. показывает, что проведение работ по текущему уходу на плоскостях с петроглифами приводит к постепенно-

му снижению обилия лишайников. При этом видовое разнообразие за прошедший период мало изменилось. На экспериментальных участках (на незначительном удалении от основной скалы с петроглифами) лишайники формируют сплошной покров, что характеризует их способность к интенсивной колонизации каменных поверхностей в климатических условиях Яшкинского района Кемеровской области. Приводим список часто встречающихся лишайников на скальных обнажениях, непосредственно примыкающих к плоскостям с петроглифами, а также на самих плоскостях с рисунками:

1. *Acarospora moenium* (Vain.) Räsänen
2. *Caloplaca* sp.
3. *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr.
4. *Candelariella vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg.
5. *Circinaria contorta* (Hoffm.) A. Nordin et al.
6. *Lecidella carpathica* Körb.
7. *Pertusaria* sp.
8. *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy
9. *Rusavskia elegans* (Link) S. Y. Kondr. & Kärnefelt
10. *Staurothele frustulenta* Vain.

В лишайниках *Pertusaria* sp. (рис. 4, а), *Protoparmeliopsis muralis* (рис. 4. в), *Circinaria contorta* методом РФА были идентифицированы оксалаты кальция (одноводный оксалат кальция – уэвеллит, двуводный оксалат кальция – уэдделлит), а также минералы подложки – кварц (в основном), полевой шпат, гидрослюда (глауконит), серпентин и др. Уэдделлит характеризуется дипирамидально-призматическими и дипирамидальными кристаллами размером от 3 до 10–15 мкм (рис. 4, б). Кристаллы имеют следы растворения и расщепления. Уэвеллит представлен пластинчатыми кристаллами и их сростками размерами от 2 до 5 мкм. Образование оксалатов носит массовый характер (рис. 4, з) и характеризует химическое взаимодействие лишайников и каменистого субстрата. Продукция органических кислот, особенно щавелевой кислоты, способствует эффективному растворению минералов и хелатированию катионов металлов, что приводит к трансформации поверхностного слоя каменистого субстрата [Chen et al., 2000]. Вместе с тем лишайники повреждают горную породу и механическим путем, что обусловлено проникновением гиф, микобионта в камени-

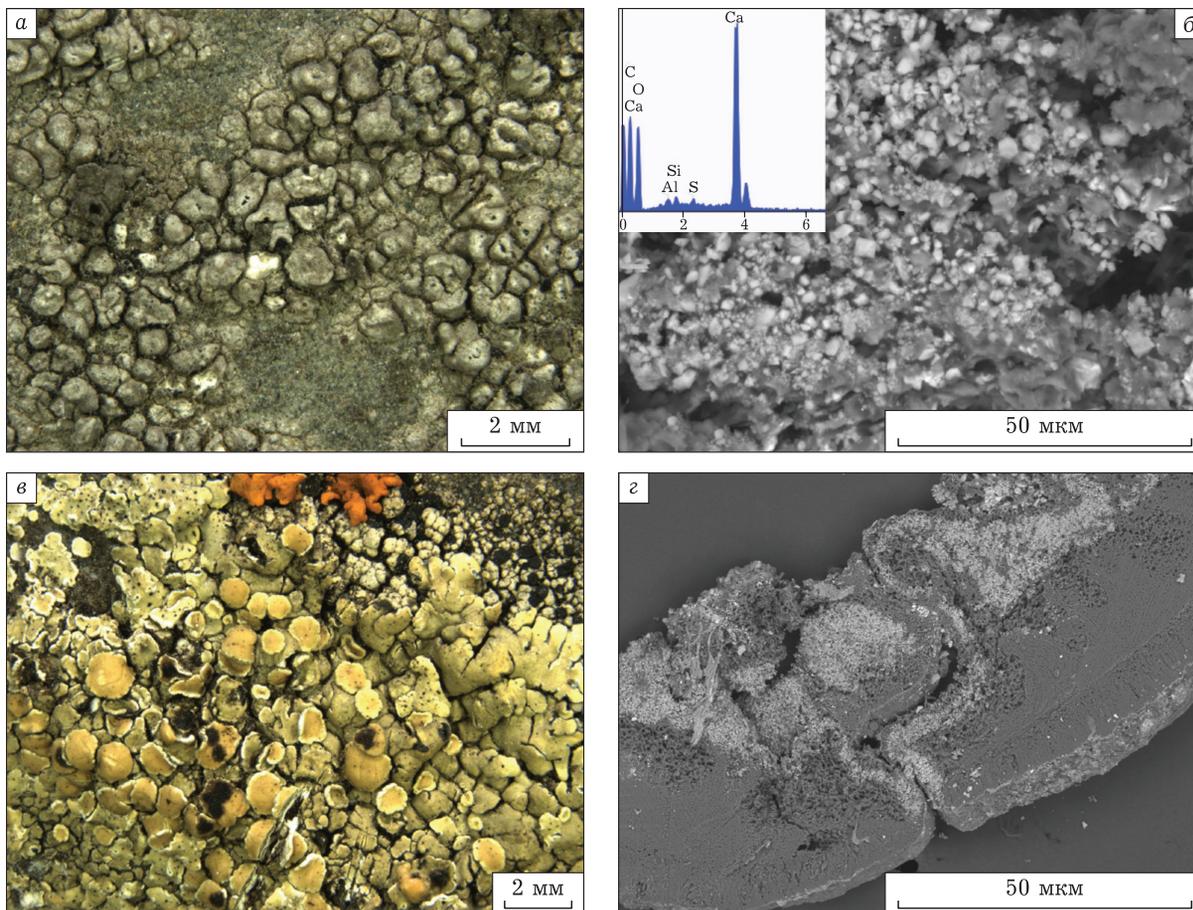


Рис. 4. Лишайники, содержащие оксалаты кальция, на памятнике наскального искусства “Томская писаница”: а – лишайник *Pertusaria* sp.; б – массовое образование кристаллов уэдделлита в лишайнике *Pertusaria* sp. (СЭМ-изображение), показан ЭДХ-спектр; в – лишайник *Protoparmeliospis muralis*; г – массовое образование оксалатов кальция (более светлые зоны) в лишайнике *Protoparmeliospis muralis* (СЭМ-изображение)

стый субстрат и возникающим в связи с этим “расклинивающим” эффектом.

Микромицеты. Заметное влияние на процессы биологического разрушения горной породы оказывают и микроскопические грибы (микромицеты), которые также были выявлены в образцах поврежденного камня и пробах биообрастаний. На поверхности породы заметны темноокрашенные микроколонии грибов, а также светлый поверхностный мицелий (рис. 5).

Из образцов биопленок и фрагментов осыпающегося песчаника выделен 21 вид микромицетов (табл. 1), а также неспороносящие светло- и темноокрашенные грибы, характеризующиеся высокой встречаемостью. Численность микромицетов в пробах колебалась от 750 до 5800 колониобразующих единиц (КОЕ) на 1 г породы. В пробах доминируют следующие виды грибов: *Alternaria alterna-*

ta, *Marquandomyces marquandii*, *Scytalidium lignicola*, которые известны как обитатели почв из различных органических субстратов.

Для уточнения состава грибов в обрастающих скальных поверхностях с рисунками, а также в разрушающемся песчанике проведен метагеномный анализ проб, отобранных в местах развития типичных поверхностных биопленок, а также в зоне глубокой деструкции (расслаивание и осыпание) каменного материала, где грибы развиваются преимущественно в структурных пространствах поврежденной породы.

Сходство сравниваемых местообитаний состоит в преобладании темноокрашенных грибов из класса Dothideomycetes, а высокая встречаемость в пробах грибов рода *Cladosporium* (доминант в сообществе грибов) подтверждается как культуральным методом,

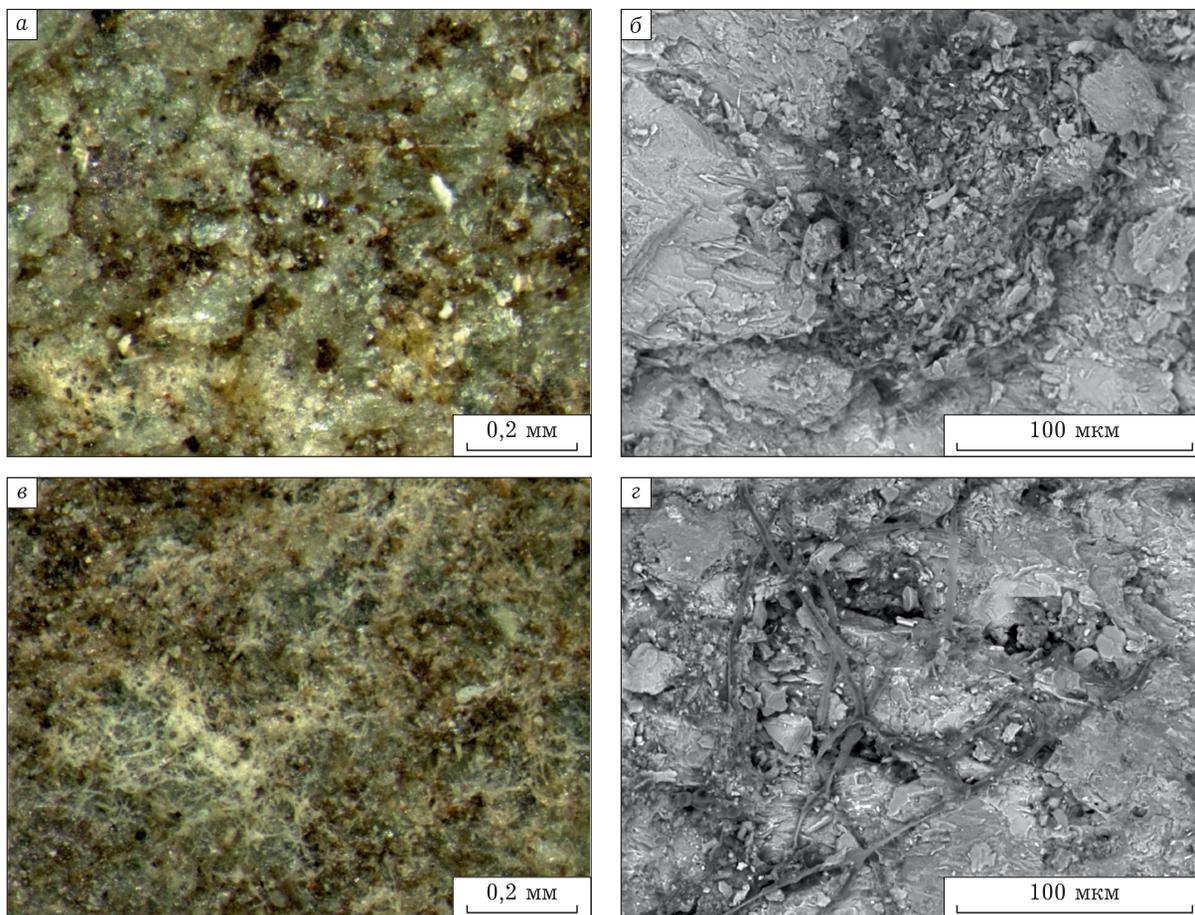


Рис. 5. Микромицеты на памятнике наскального искусства “Томская писаница”: а – микроколонии темноокрашенных грибов в углублениях поверхностного слоя; б – грибная микроколония в зоне повреждения поверхности (СЭМ-изображение); в – светлоокрашенные гифы грибов, формирующие поверхностный налет; г – рост гиф по микрорельефу поверхности (СЭМ-изображение)

так и метагеномным анализом. В то же время полученные результаты показали и заметные различия по составу микромицетов в биопленках и в разрушающейся породе. Так, в биопленках доля аскомицетов по результатам метагеномного исследования составила почти 75 %, тогда как в поврежденной породе – 52,5 %. При этом доля базидиомицетов была значительно выше в разрушающейся породе (41,4 % против 8,2 % в биопленке). Уже на уровне порядков проявляются более существенные различия в составе грибов сравниваемых местообитаний (рис. 6). Так, в биопленках доминируют представители порядка Pleosporales (особенно виды семейства Didymellaceae – 44 %), которые часто связаны с растениями, тогда как в разрушающейся породе преобладают представители порядка Carnodiales (19 %), которые наиболее часто упоминаются как грибы-экстремофилы, ха-

рактеризующиеся высокой меланизацией клеточных стенок и устойчивостью к внешним воздействиям. Именно среди представителей порядка Carnodiales наиболее часто упоминаются черные дрожжеподобные грибы, способные длительное время существовать в неблагоприятных условиях, в том числе колонизировать труднодоступные каменистые субстраты.

По мере снижения ранга таксона различия между пробами еще более возрастают. При этом в разрушающейся породе отмечается больше известных биодеструкторов, тогда как в биопленке преобладают типично почвенные виды. Заметные различия могут быть связаны с тем, что в биопленках на поверхности камня лучше задерживается влага и накапливается органическое вещество, что позволяет активно развиваться мицелиальным грибам, обычно обитающим в почве. В отли-

Видовой состав культивируемых микроскопических грибов, выделенных из мест биоповреждения горной породы памятника наскального искусства “Томская писаница”

Вид микромицетов	Частота встречаемости в пробах, %
1. <i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	71
2. <i>A. chartarum</i> Preuss	21
3. <i>Aspergillus flavus</i> Link	7
4. <i>A. ustus</i> (Bainier) Thom & Church	7
5. <i>Botrytis cinerea</i> Pers	7
6. <i>Chaetomium globosum</i> Kunze	7
7. <i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries	7
8. <i>C. herbarum</i> (Pers.) Link	7
9. <i>Coniosporium</i> sp.	7
10. <i>Curvularia</i> sp.	7
11. <i>Entomortierella lignicola</i> (G. W. Martin) Vandepol & Bonito	14
12. <i>Fusarium oxysporum</i> Schltdl.	21
13. <i>Marquandomyces marquandii</i> (Masse) Samson, Houbraken & Luangsa-ard	64
14. <i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	7
15. <i>Paecilomyces variotii</i> Bainier	7
16. <i>Phoma herbarum</i> Westend.	7
17. <i>Purpureocillium lilacinum</i> (Thom) Luangsa-ard, Houbraken, Hywel-Jones & Samson	36
18. <i>Rhizopus stolonifer</i> (Ehrenb.) Vuill.	7
19. <i>Scytalidium lignicola</i> Pesante	78
20. <i>Trichocladium griseum</i> (Traaen) X. Wei Wang & Houbraken	21
21. <i>Trichoderma koningii</i> Oudem.	28
22. Неспороносящий светлоокрашенный гриб	43
23. Неспороносящий темноокрашенный гриб	57

чие от биопленки, в разрушающейся породе имеется множество микрозон, что позволяет закрепляться и успешно развиваться в них микроколониальным дрожжеподобным грибам. Полученные данные свидетельствуют о том, что по мере биологической колонизации и разрушения породы с петроглифами могут происходить существенные изменения в составе сообществ грибов.

Бактерии. Нами в 2018 г. на горной породе памятника наскального искусства “Томская писаница” впервые выявлены места разрастания биопленок с доминированием цианобактерий (рис. 7, а). Их развитие приурочено к зонам повышенного увлажнения, а также местам образования карбонатных натеков (наслоений) на поверхности песчаника. Биопленки при размачивании проявляли активный рост, наблюдалось газообразование.

Всего по результатам исследований с использованием культивирования и метагеномного анализа в 2018 и 2021 гг. в местах карбонатных наслоений на поверхности горной породы вблизи петроглифов выявлены цианобактерии из 17 родов (табл. 2). Отметим, что

шесть таксонов выявлены только в метагеноме биопленок, что может быть связано с их неспособностью развиваться на используемых питательных средах. В то же время два таксона отмечены только в условиях накопительных культур. Их отсутствие в метагеноме указывает на необходимость выделения альгологически чистых культур (роды *Chroococcus* и *Gloeocapsopsis*) и уточняющей молекулярной идентификации полученных штаммов.

Среди выявленных цианобактерий доминируют *Microcoleus autumnalis* (Gomont) Strunneku, Komárek & J. R. Johansen (рис. 7, б) и *Phormidium kuetzingianum* (Kirchner ex Hansgirg) Anagnostidis & Komárek. Данные таксоны характеризуются нитчатой формой, обладают высокой скоростью роста, способностью к переотложению карбонатов (рис. 7, в–д) и формированию матов на скальной поверхности. Из представленного списка в процессах отложения карбонатов способны участвовать и другие виды цианобактерий, в том числе широко распространенные

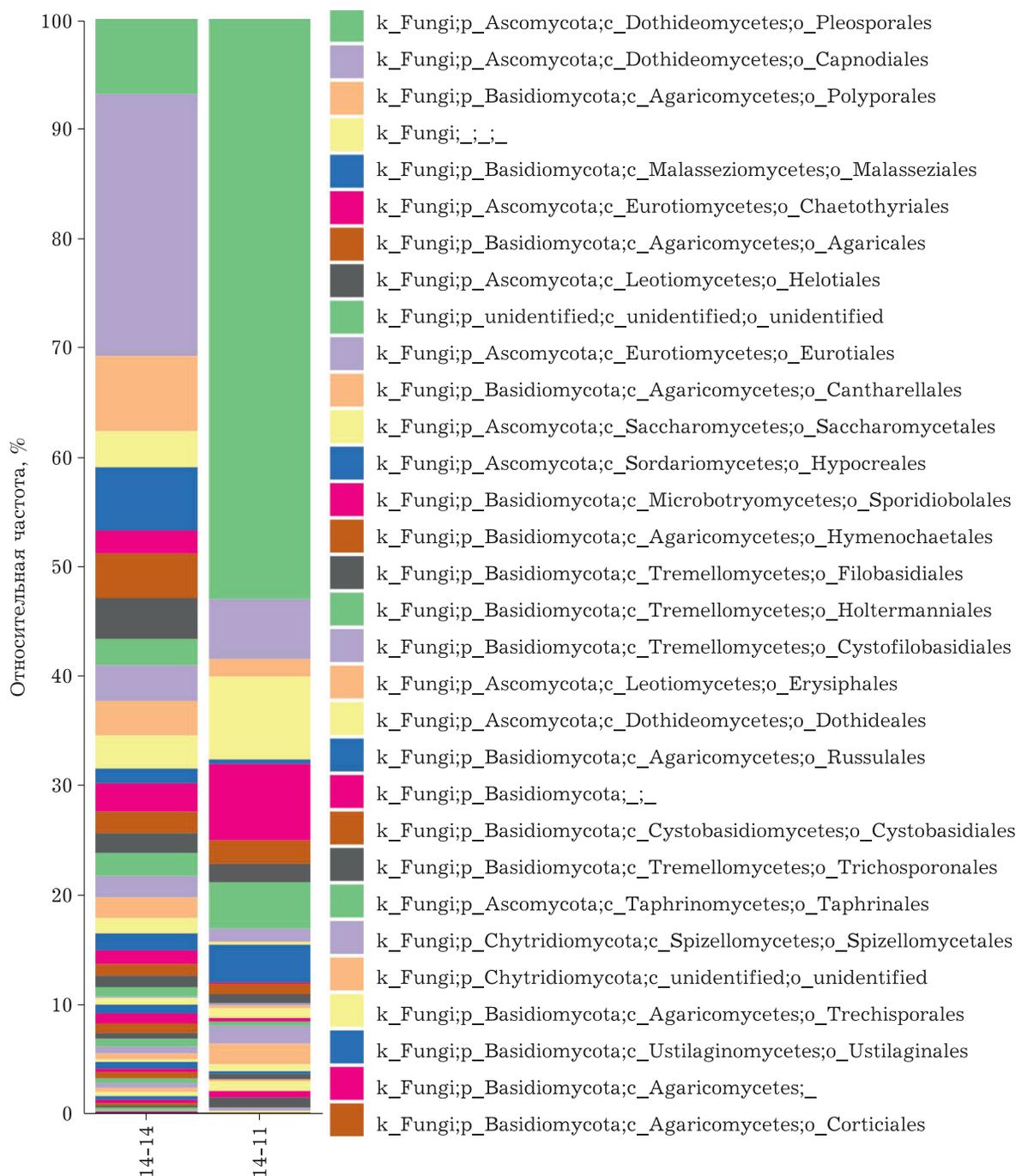


Рис. 6. Разнообразие грибов в разрушающейся горной породе памятника наскального искусства “Томская писаница” (№ 14-14) и биопленке на ее поверхности (№ 14-11) по данным метагеномного анализа (на уровне порядков)

представители родов *Gloeocapsa* и *Calothrix* [Kamennaya et al., 2012].

В накопительной культуре (100 мл дистиллированной воды) кальцифицированная биопленка с доминированием цианобактерий поддерживалась на протяжении двух лет и характеризовалась весьма устойчивым состоянием и сохра-

нением кальцификации (рис. 7, е). В ее состав, кроме цианобактерий, входили зеленые и диатомовые водоросли, а также органотрофные микроорганизмы. Благодаря наличию в биопленке частиц породы и переотложенного карбоната кальция, в накопительной культуре поддерживался состав необходимых элементов. Эдифи-

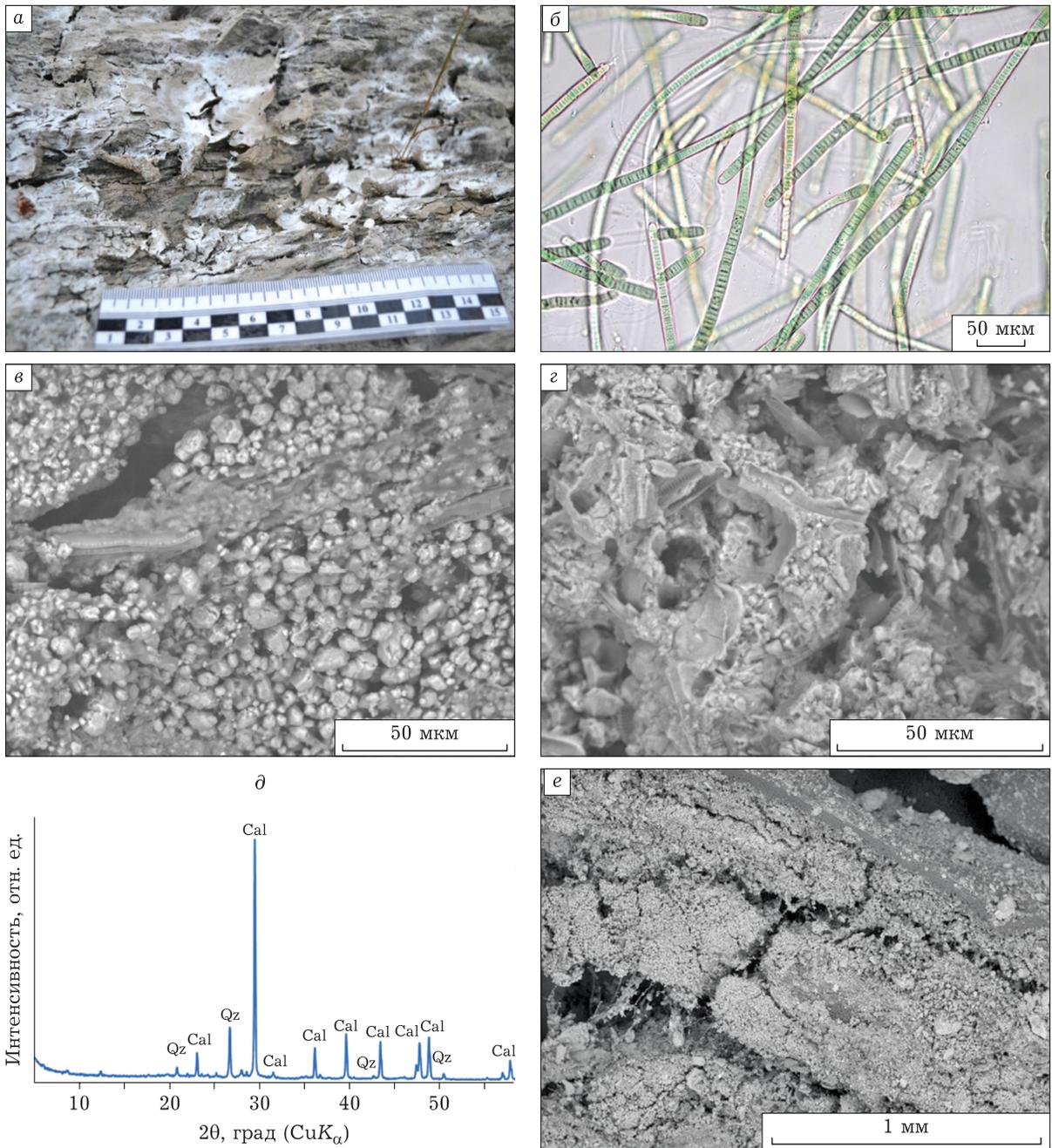


Рис. 7. Биопленки с доминированием цианобактерий на памятнике наскального искусства “Томская писаница”: а – внешний вид типовой биопленки с карбонатными наслоениями; б – доминирующий вид цианобактерий – *Microcoleus autumnalis*; в – кристаллы кальцита на поверхности биопленки; г – отложения кальцита по чехлам нитчатых цианобактерий; д – рентгенограмма минеральной компоненты биопленки (Cal – кальцит, Qz – кварц); е – кальцифицированная биопленка в накопительной культуре (два года культивирования)

катором данной биопленки можно считать вид *Microcoleus autumnalis*, образующий “клубок” из трихомов, снаружи которого находились обесцвеченные отмершие нити *M. autumnalis*, формирующие, вероятно, защитный слой для всего сообщества биопленки.

Результаты метагеномного анализа образцов биопленок и разрушающейся породы показали, что пробы биопленок (№ 1 и № 2) довольно сходны по составу бактерий (рис. 8). Наряду с доминирующими *Cyanobacteria* (40 % микробиома), значительную роль

Цианобактерии на памятнике наскального искусства “Томская писаница”

Род цианобактерий	Метод выявления цианобактерий	
	Метагеномный анализ	Культивирование
1. <i>Aliterella</i>	+	-
2. <i>Calothrix</i>	+	+
3. <i>Chalicogloea</i>	+	+
4. <i>Chamaesiphon</i>	+	+
5. <i>Chroococidiopsis</i>	+	-
6. <i>Chroococcus</i>	-	+
7. <i>Gleocapsa</i>	+	+
8. <i>Gloeocapsopsis</i>	-	+
9. <i>Leptolyngbya</i>	+	+
10. <i>Microcoleus</i>	+	+
11. <i>Nodosilinea</i>	+	-
12. <i>Nostoc</i>	+	+
13. <i>Phormidesmis</i>	+	+
14. <i>Phormidium</i>	+	+
15. <i>Pleurocapsa</i>	+	-
16. <i>Tychonema</i>	+	-
17. <i>Wilmottia</i>	+	+

П р и м е ч а н и е. (+) – выявлены данным методом; (-) – не выявлены данным методом.

в биопленках играют представители группы *Proteobacteria* (*Gammaproteobacteria* и *Alphaproteobacteria*, около 6 и 16 % соответственно, *Bacteroidia* (от 10 до 15 %).

В то же время в разрушающейся породе (№ 3) доля альфа- и гаммапротеобактерий существенно возрастает, тогда как доля цианобактерий снижается до 10 %. Интересно отметить, что в поврежденном материале отмечается заметное увеличение актинобактерий (15 %), которые в основном представлены родом *Streptomyces*, а также представителей группы *Bacilli* (12 %). Входящие в эти группы актиномицеты и бациллы встречаются на каменных памятниках в различных климатических условиях. Доля неидентифицированных бактерий в изученных пробах не превышала 8 %.

При посевах на питательную среду ГМФ установлено, что численность органотрофных бактерий не превышает 10^5 КОЕ на 1 г субстрата. При этом были выделены доминирующие морфотипы бактерий, которые идентифицированы по нуклеотидной последовательности гена *16S* рРНК. К числу доминирующих культивируемых бактерий можно отнести вид *Bacillus cereus*, имеющий повсеместное распространение и встречающийся в почве, на растительных и других субстратах, а также *Kocuria turfandensis* из семейства

Micrococcaceae (*Actinobacteria*). Виды рода *Kocuria* отмечались в экстремальных и техногенных местообитаниях, выделены из воздуха [Zhou et al., 2008].

В целом, полученные данные свидетельствуют о том, что по мере разрушения камня с петроглифами состав бактериального сообщества заметно меняется, как это происходит и в случае с грибами. При этом доля цианобактерий заметно снижается, а доля протеобактерий с различными типами метаболизма заметно возрастает.

Состав метаболитов литобионтного сообщества

Результаты ГХ–МС анализа (рис. 9, а, б) показали заметные различия в составе выявленных метаболитов в биопленках с доминированием цианобактерий и разрушающейся породе (в зоне расслаивания и глубокой деструкции). При этом отмечено присутствие во всех пробах дисахаров, полиолов и жирных кислот. В пробах биопленок присутствовали также терпеноиды (фитол и нефитадиен) и фенольные соединения (бензойная кислота и токоферол), которые отсутствовали в пробе разрушающейся породы. В отдельных образцах биопленок присутствовали стеринны – кампостерол и холестерол, а также алкалоид аминокбензоксазол.

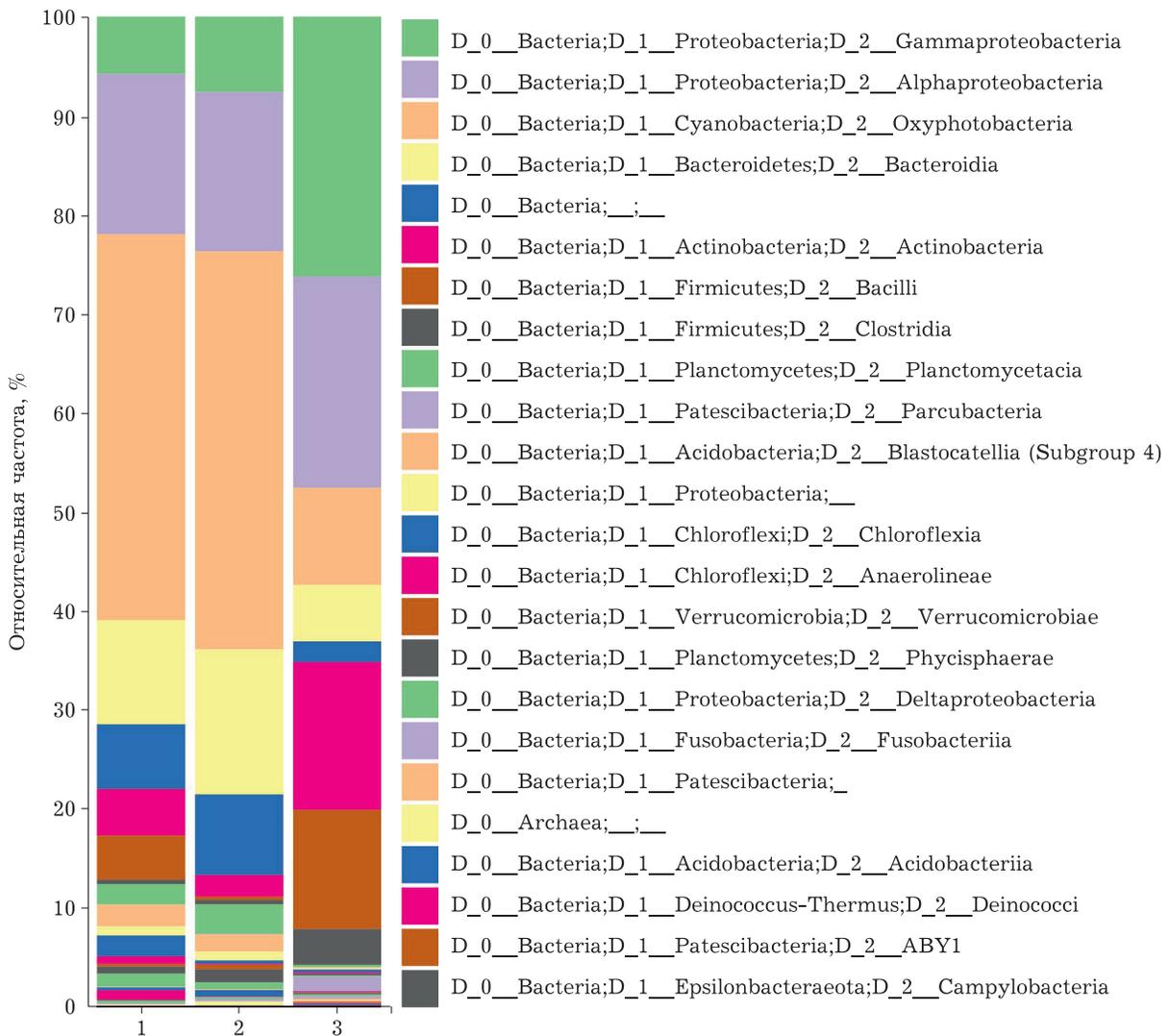


Рис. 8. Разнообразие бактерий в пробах биопленок (№ 1 и 2) и поврежденного каменного материала (№ 3) по данным метагеномного анализа

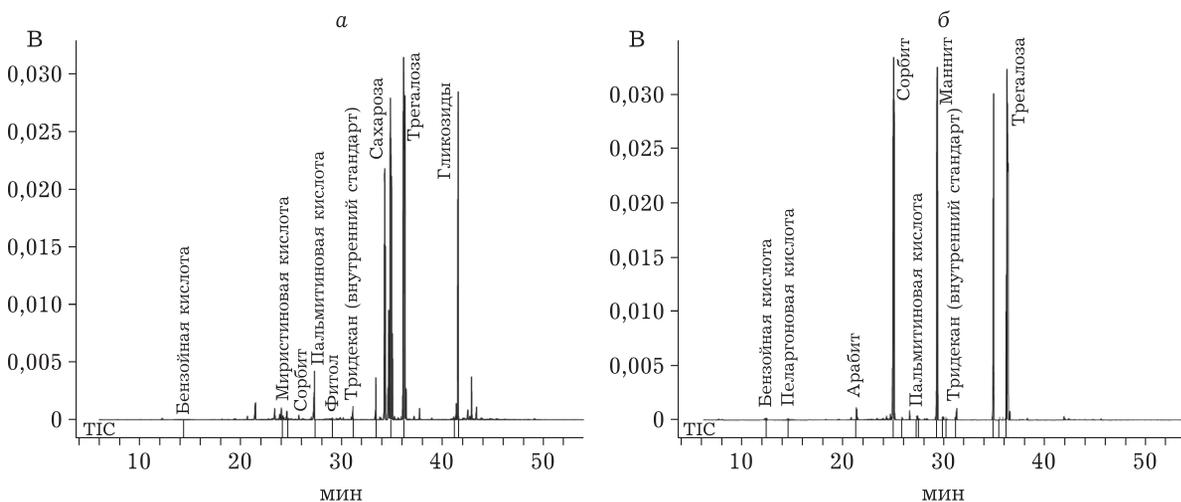


Рис. 9. Примеры хроматограмм экстрактов, полученных из биопленки с доминированием цианобактерий (а), и разрушающейся горной породы с признаками расслаивания и глубокой деструкции (б)

Во всех случаях доминировали дисахара: сахароза и трегалоза; при этом преобладала именно трегалоза. Трегалоза обычно содержится в клетках грибов. Наиболее высокие концентрации этого соединения отмечаются в покоящихся структурах, таких как споры и склероции. В дополнение к своей основной резервной функции (запас углеводов), трегалоза также защищает клетки грибов от неблагоприятных условий, таких как высокие и низкие температуры, высыхание [O'Connell et al., 2007]. Разнообразие полиолов в пробах образований и поврежденной породы включало маннит, арабит, сорбит, эритрит, глицерол, миоинозит. Наиболее распространенными полиолами были маннит и сорбит. Интересно отметить, что в разрушающейся породе содержание полиолов было выше, чем в биопленках, а преобладающими оказались маннит и сорбит. Полиолы играют важную роль в метаболизме грибов и растений. В дополнение к энергетическим функциям полиолы участвуют в защите организма от солевого и фотоокислительного стресса [Williamson et al., 2002].

Обнаруженные в пробах биопленок дитерпены (фитол и неофитадиен) известны как продукты метаболизма высших растений и водорослей. При этом неофитадиен способен оказывать ингибирующее действие на грибы и бактерии. Его присутствие в метаболомном профиле сообщества может влиять на характер биотических взаимодействий микроорганизмов [Gutbrod et al., 2019]. Наличие в метаболитном профиле жирных кислот (стеариновая, пальмитиновая, пеларгоновая, линолевая, линоленовая, миристиновая, нонадециловая, арахидовая) характерно для бионаслоений различного состава [Sazanova et al., 2021]. Жирные кислоты выполняют множество физиологических функций и являются компонентами мембран. Их содержание в пробах может быть связано с наличием как активно растущих организмов, так и покоящихся структур. Необходимо отметить, что в изученных пробах биоборазований и разрушающейся горной породы зафиксировано низкое содержание моносахаров, аминокислот, органических кислот – продуктов энергетического обмена, сахарокислот и гликозидов, что может быть связано с преобладанием в изученных пробах покоящихся структур микроорганизмов и достаточно низкой активностью метаболизма литобионтно-

го сообщества. Таким образом, метаболомные профили биопленок с доминированием цианобактерий и микробного сообщества в зоне глубокого разрушения породы образованы в первую очередь соединениями, выполняющими адаптивную функцию. В условиях перепада температур, переменного увлажнения и высокой инсоляции, характерных для района расположения Томской писаницы, эти соединения способствуют выживанию микроорганизмов и их развитию на каменистом субстрате.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что памятник наскального искусства “Томская писаница” подвергается процессам интенсивной биологической колонизации. Сохранность памятника во многом зависит от состояния и свойств горной породы, состава и степени развития на ней биоборазований, а также внешних условий. Сама порода (песчаники с прослоями алевролитов и аргиллитов), как выяснилось, является крайне неоднородной, трещиноватой, с линзовидными включениями карбонатов. Наиболее плотные участки, на которые нанесены петроглифы, чередуются с рыхлыми расслаивающимися участками, которые наиболее подвержены процессам выветривания и выщелачивания. Перечисленные свойства породы во многом определяют характер биологической колонизации скалы с петроглифами. Микроорганизмы используют структурные пространства поверхностного слоя камня (трещины, каверны, полости, углубления, минеральные наслоения) для закрепления и последующего развития. При этом микробные биопленки и лишайники нередко развиваются по микрорельефу самих наскальных рисунков, оказывая влияние на состояние петроглифов, а также их эстетическое восприятие.

Полученные данные свидетельствуют о высоком деструктивном потенциале биоборазований на памятнике “Томская писаница”. К числу потенциальных деструкторов, характеризующихся значительной долей участия в литобионтных сообществах, можно отнести микроскопические грибы, цианобактерии, протеобактерии, актинобактерии, а также лишайники (накипные и листоватые). Важно отметить, что выявленные литобионт-

ные организмы обладают достаточно высокой устойчивостью к внешним воздействиям, что проявляется на морфологическом и биохимическом уровнях. Например, по данным метагеномного анализа среди грибов заметную роль в литобионтном сообществе играют черные дрожжеподобные грибы (представители порядка *Carnodiales*), которые хорошо известны способностью формировать меланизированные микроколонии и длительное время существовать в условиях недостатка питания, повышенной инсоляции, перепадов температуры и влажности, а также солевого стресса [Sterfvinger, 2010]. Именно эти грибы доминировали на тех участках скалы, где порода расслаивается, образуется множество “микрозон”, благоприятных для заселения этими грибами. О значительном адаптационном потенциале литобионтного сообщества свидетельствуют и результаты метаболомного анализа. Состав микробных метаболитов образован в первую очередь соединениями, выполняющими адаптивную функцию. Прежде всего это относится к высокому содержанию трегалозы и полиолов, обеспечивающих защитные реакции организмов на различные стрессовые воздействия. В условиях переменного увлажнения, высокой инсоляции и перепадов температур, характерных для скальных обнажений, эти соединения способствуют поддержанию жизнеспособности литобионтных организмов.

Сравнение литобионтных сообществ в поверхностных биопленках и в разрушающейся горной породе на Томской писанице показало, что состав бактерий и грибов в них значительно различается. Это относится к доминирующим группам микроорганизмов, а также к структуре микробиома в целом, выявленной с использованием метагеномного анализа. Так, в развивающихся биопленках на влажных участках скалы явно преобладают цианобактерии, что вполне согласуется с известными представлениями о доминировании фототрофных организмов на стадии первичной колонизации горных пород [Gorbushina, 2007]. В разрушающейся породе уже преобладают органотрофные организмы: протеобактерии, актиномицеты, виды рода *Bacillus*, микроскопические грибы, которые хорошо известны своей деструктивной активностью. Эти данные позволяют предположить, что струк-

тура литобионтных сообществ на Томской писанице зависит от локальных условий, складывающихся на отдельных участках скалы с рисунками, а также может быть результатом сукцессионных процессов. На скальных поверхностях с петроглифами и прилегающих участках горной породы выявлено высокое разнообразие бактерий и грибов, которые формируют биопленки сложного состава, нередко покрывающие значительную поверхность породы с изображениями. В большинстве случаев в биопленках доминируют цианобактерии, вместе с которыми развиваются органотрофные бактерии и микроскопические грибы. Показано, что сочетание культуральных методов исследования, ПЦР-анализа и метагеномного исследования обеспечивает выявление наиболее полного спектра микроорганизмов, формирующих микробные биопленки на горной породе с петроглифами. Полученные нами данные по микробиому прокариот на Томской писанице хорошо согласуются с результатами, полученными недавно [Nir et al., 2022; Rabbachin et al., 2022] в ходе метагеномного исследования микробных сообществ в олиготрофных местообитаниях.

О роли биохимических процессов в деструкции памятника наскального искусства “Томская писаница” говорит то, что среди выявленных микроорганизмов оказалось немало видов, которые известны способностью участвовать в процессах биоминерализации. Например, среди грибов – это активные продуценты щавелевой кислоты виды рода *Aspergillus*, развитие которых приводит к активной оксалатной минерализации биопленок [Vlasov et al., 2020]. Среди органотрофных бактерий – виды рода *Bacillus*, способствующие обычно карбонатной биоминерализации, а в олиготрофных условиях – оксалатной. Образование оксалатов отличает многие лишайники, обитающие на каменных субстратах [Frank-Kamenetskaya et al., 2019; de los Ríos et al., 2021]. В наших исследованиях оксалаты кальция выявлены методом РФА в лишайниках *Pertusaria* sp., *Protopermeliospis muralis*, *Circinaria contorta*, что указывает на химическое взаимодействие лишайников и горной породы. При этом в талломах и плодовых телах лишайников обнаружен в большом количестве как одноводный оксалат кальция – уэвеллит, так и двуводный оксалат кальция – уэделлит.

Развитие биопленок с доминированием цианобактерий на Томской писанице происходило в местах хорошо заметных карбонатных отложений (кальцитовых корок). Здесь выявлены цианобактерии родов *Microcoleus*, *Phormidium*, *Gloeocapsa*, *Calothrix* и др., способные к кальцификации в различных экологических условиях [Kamennaya et al., 2012]. Способность к карбонатизации подтверждена и при культивировании биопленок с доминированием цианобактерий в накопительной культуре в течение двух лет. Взаимосвязь процессов формирования карбонатных корок с развитием микробных сообществ имеет место и на других археологических объектах Сибири, что было недавно показано при обследовании памятников наскального искусства Минусинской котловины [Сазанова и др., 2022].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что разрушение памятника наскального искусства “Томская писаница” можно рассматривать как следствие взаимосвязанных физических, химических и биологических процессов, сопровождающихся изменением свойств горной породы и ее биологической колонизацией. Существующий риск утраты уникальных наскальных рисунков свидетельствует о важности и необходимости мониторинга состояния памятника и поиска новых подходов к его сохранению с учетом накопленных научных данных.

Остановить процессы биообрастания скалы с петроглифами полностью практически невозможно, однако проведение работ по текущему уходу показывает возможности существенного снижения скорости деструктивных процессов и повышения сохранности памятника. Благодаря перекрытию путей движения влаги, попадавшей на плоскости с петроглифами, за последние годы удалось существенно снизить уровень увлажненности скальных поверхностей с петроглифами на Томской писанице и замедлить процессы биологической колонизации породы с петроглифами. Вместе с тем очевидна необходимость дальнейшего поиска эффективных способов защиты этого уникального памятника от разрушения.

Работа поддержана Российским научным фондом (проект РНФ № 19-17-00141 “Современное минералообразование при участии микроорганизмов”).

Исследования проведены с использованием оборудования ресурсных центров СПбГУ: “Рентгенодифракционные методы исследования”, “Микроскопия и микроанализ”.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобир С. Ю., Зеленская М. С., Гуленко В. М., Власов Д. Ю. Влияние защитных мероприятий на микробиоту мраморных памятников в городской среде (на примере музейных некрополей Санкт-Петербурга) // Экология урбанизированных территорий. 2019. № 4. С. 41–46.
- Ковтун И. В. Наскальное искусство Кузбасса. Изыскания. Исследователи. Идеи. Кемерово: Вектор-принт, 2021. 416 с.
- Лобзова Р. В., Кочанович А. В., Абрамов В. Ю. Петрографические и петрофизические особенности пород наскальных рисунков “писаниц” р. Томи // Вестн. Рос. ун-та дружбы народов. Серия: Инженерные исследования. 2014. № 3. С. 132–138.
- Миклашевич Е. А. Документирование поврежденных петроглифов Томской писаницы // Наскальное искусство в современном обществе (к 290-летию научного открытия Томской писаницы). Т. 1. (Тр. Сиб. Асс. исследователей первобытного искусства. Вып. VIII). Кемерово: Кузбассвузиздат, 2011. С. 128–138.
- Миклашевич Е. А., Бове Л. Л. Некоторые результаты перкуссионной дефектоскопии петроглифов Томской писаницы // Наскальное искусство в современном обществе (к 290-летию научного открытия Томской писаницы). Т. 1. (Тр. Сиб. Асс. исследователей первобытного искусства. Вып. VIII). Кемерово: Кузбассвузиздат, 2011. С. 138–140.
- Миклашевич Е. А., Мухарева А. Н. Новые петроглифы Калбак-Таша. К вопросу о расчистке наскальных рисунков от лишайников // Древнее искусство в зеркале археологии. К 70-летию Д. Г. Савинова (Тр. Сиб. Асс. исследователей первобытного искусства. Вып. VII). Кемерово: Кузбассвузиздат, 2011. С. 233–246.
- Окладников А. П., Мартынов А. И. Сокровища томских писаниц. М.: Искусство, 1972. 296 с.
- Реврикова Н. Л. Проблемы контроля биоповреждений петроглифов // Памятники наскального искусства Центральной Азии. Общественное участие, менеджмент, консервация, документация. Алматы, 2004. С. 123–127.
- Русакова И. Д. Новоромановская писаница: 10 лет после расчистки от лишайников // Уч. зап. музея-заповедника “Томская Писаница”. 2018. Вып. 8. С. 36–44.
- Сазанова К. В., Власов Д. Ю., Зеленская М. С., Панова Е. Г., Родина О. А., Миклашевич Е. А. Литобионтные сообщества на поверхности памятников наскального искусства Минусинской котловины (Южная Сибирь): условия формирования, биоминеральные взаимодействия // Сиб. экол. журн. 2022. Т. 29, № 3. С. 275–291.
- Сонина А. В., Фадеева М. А. Влияние факторов среды на состояние памятника культуры “Онежские петроглифы” (Южная Карелия) // Биокосные взаимодействия: жизнь и камень: III Междунар. симп. СПб., 2007. С. 174–177.
- Флора лишайников России. Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишай-

- ников / ред. М. П. Андреев, Д. Е. Гимельбрант. М.-СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 392 с.
- Щигорев С. Б., Власов Д. Ю. Оценка сохранности петроглифов Музея-заповедника "Томская писаница" // Древнее искусство в контексте культурно-исторических процессов Евразии: к 300-летию научного открытия Томской писаницы. Кемерово: Изд-во КРИПКиПРО, 2021. С. 110–115.
- Caporaso J. G., Lauber C. L., Walters W. A., Berg-Lyons D., Lozupone C. A., Turnbaugh P. J., Noah Fierer N., Knight R. Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2011. N 108. P. 4516–4522.
- Chen J., Blume H.-P., Beyer L. Weathering of rocks induced by lichen colonization – a review // *Catena*. 2000. Vol. 39. P. 121–146.
- de los Ríos A., Cámara B., García del Cura M. A., Rico V. J., Galván V., Ascaso C. Deteriorating effects of lichen and microbial colonization of carbonate building rocks in the Romanesque churches of Segovia (Spain) // *Deград*. 2021. N 2. P. 31–45.
- Doyle J. J., Doyle J. L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // *Phytochem. Bull*. 1987. Vol. 19, N 1. P. 11–15.
- Esposito A., Borruso L., Rattray J. E., Brusetti L., Ahmed E. Taxonomic and functional insights into rock varnish microbiome using shotgun metagenomics // *FEMS Microbiol. Ecol*. 2019. Vol. 95: fiz180. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz180>
- Frank-Kamenetskaya O. V., Ivanyuk G. Yu., Zelenskaya M. S., Izatulina A. R., Kalashnikov A. J., Vlasov D. Yu., Polyanskaya E. I. Calcium Oxalates in Lichens on Surface of Apatite-Nepheline Ore (Kola Peninsula, Russia) // *Minerals*. 2019. Vol. 9, N 11. P. 656. doi: 10.3390/min9110656
- Gaylarde C., Little B. Biodeterioration of stone and metal – Fundamental microbial cycling processes with spatial and temporal scale differences // *Sci. Total Environment*. 2022. Vol. 823 (1). doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.153193
- Gorbushina A. Life on the rocks – minireview // *Environ. Microbiol*. 2007. N 9. P. 1613–1631.
- Gutbrod K., Romer J., Dörmann P. Phytol metabolism in plants // *Prog Lipid Res*. 2019. N 74. P. 1–17.
- Kamennaya N. A., Ajo-Franklin C. M., Northen T., Jansson C. Cyanobacteria as Biocatalysts for Carbonate Mineralization // *Minerals*. 2012. Vol. 2, N 4. P. 338–364.
- Nir I., Barak H., Kramarsky-Winter E., Kushmaro A., de los Ríos A. Microscopic and biomolecular complementary approaches to characterize bioweathering processes at petroglyph sites from the Negev Desert, Israel // *Environ. Microbiol*. 2022. Vol. 24, N 2. P. 967–980.
- Nübel U., Garcia-Pichel F., Muyzer G. PCR primers to amplify 16S rRNA genes from cyanobacteria // *Appl. Environ. Microbiol*. 1997. Vol. 63, N 8. P. 3327–3332.
- Ocón A., Hampp R., Requena N. Trehalose turnover during abiotic stress in arbuscular mycorrhizal fungi // *New Phytologist*. 2007. Vol. 174, N 4. P. 879–891.
- Rabbachin L., Piñar G., Nir I., Kushmaro A., Pavan M. J., Eitenberger E., Waldherr M., Graf A., Sterflinger K. A Multi-Analytical Approach to Infer Mineral – Microbial Interactions Applied to Petroglyph sites in the Negev Desert of Israel // *Appl. Sci*. 2022. Vol. 12, N 14. 6936.
- Sazanova K. V., Zelenskaya M. S., Rodina O. A., Shavarda A. L., Vlasov D. Y. Metabolomic Profiling of Biolayers on the Surface of Marble in Nature and Urban Environment. Case Study of Karelia and St. Petersburg // *Minerals*. 2021. Vol. 11, N 10. 1033.
- Sterflinger K. Fungi: Their role in deterioration of cultural heritage // *Fungal Biol. Rev*. 2010. N 24. P. 47–55.
- The effect of the Environment of Saint Petersburg's Cultural Heritage. Results of Monitoring the Historical Necropolis Monuments / Eds.: Olga V. Frank-Kamenetskaya, Dmitry Yu. Vlasov, Vera V. Rytikova. Springer, 2019. 188 p.
- Tratebas A. M. Biodeterioration of Prehistoric Rock Art and Issues in Site Preservation // *Biodeterioration of Stone Surfaces* / Eds.: L. S. Clair, M. Seaward. Dordrecht: Springer, 2004. P. 195–228.
- Vlasov D. Yu., Frank-Kamenetskaya O. V., Zelenskaya M. S., Sazanova K. V., Rusakov A. V., Izatulina A. R. The use of *Aspergillus niger* in modeling of modern mineral formation in lithobiotic systems. // *Aspergillus niger: Pathogenicity, Cultivation and Uses*. New York: Nova Science Publishers, 2020. P. 1–123.
- Williamson J. D., Jennings D. B., Guo W.-W., Pharr D. M. Sugar Alcohols, Salt Stress, and Fungal Resistance: Polyols – Multifunctional Plant Protection // *J. Amer. Soc. Hort. Sci*. 2002. Vol. 127, N 4. P. 467–473.
- Wilmotte A., van der Auwera C., de Wachter R. Structure of the 16S ribosomal RNA of the thermophilic cyanobacteria *Chlorogloeopsis* HTF (*Mastigocladus laminosus* HTF) strain PCC7518 and phylogenetic analysis // *FEBS Lett*. 1993. Vol. 317. P. 96–100. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(93\)81499-P](https://doi.org/10.1016/0014-5793(93)81499-P)
- Zhou G., Luo X., Tang Y., Zhang L., Yang Q., Qiu Y., Fang C. *Kocuria flava* sp. nov. and *Kocuria turfanesis* sp. nov., airborne actinobacteria isolated from Xinjiang, China // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol*. 2008. Vol. 58, N 6. P. 1304–1307.

Diversity and Significance of Lithobiotic Communities at the Rock Art Site “Tomskaya Pisanitsa”

D. Yu. VLASOV^{1, 2}, M. S. ZELENSKAYA¹, K. V. SAZANOVA^{2, 3}, S. B. SHCHIGORETS⁴, A. R. IZATULINA¹,
O. A. RODINA^{1, 5}, I. S. STEPANCHIKOV^{1, 2}, A. D. VLASOV³, E. I. POLYANSKAYA¹, D. A. DAVYDOV⁵,
E. A. MIKLASHEVICH^{6, 7}, O. A. PAVLOVA⁸, O. V. FRANK-KAMENETSKAYA¹

¹*Saint Petersburg State University
199034, St. Petersburg, Universitetskaya nab., 7/9
E-mail: dmitry.vlasov@mail.ru*

²*Komarov Botanical Institute of RAS
197376, St. Petersburg, Professor Popov str., 2*

³*St. Petersburg Branch of the Archives of RAS
196084, Kyivskaya str., 5, 9, 1*

⁴*St. Petersburg Institute of Restoration and Construction
190020, St. Petersburg, Liflyandskaya str., 4*

⁵*Avronin Polar Alpine Botanical Garden-Institute of Kola Scientific Center of the RAS
184209, Apatity, md. Academgorodok, 18A*

⁶*Institute of Archeology of RAS
117292, Moscow, Dm. Ulyanov str., 19*

⁷*Kuzbass Museum-Reserve “Tomskaya Pisanitsa”
650000, Kemerovo, Tomskaya str., 5a*

⁸*Company “Beagle”
192289, St. Petersburg, Bukharetskaya str., 152, 1, 77*

The processes of biodeterioration of the unique monument of rock art in Western Siberia “Tomskaya Pisanitsa” were studied by complex of biological and mineralogical methods. The species composition of the lithobiotic community (bacteria, fungi, and lichens) was identified using a complex of cultural, morphological, and molecular genetic methods. It is shown that the destruction of the monument is a result of interrelated physical, chemical and biological processes, accompanied by a change in the properties of the rock and its biological colonization. The structure of microbial communities depends on local environment and successional processes. The development of biofilms with the dominance of cyanobacteria was observed on the rock zones of increased moisture and the formation of carbonate crusts. The problems of adaptation of the lithobiotic microorganisms to existence at the rock art monument “Tomskaya Pisanitsa” as well as their role in the processes of oxalate and carbonate biomineralization are discussed. The obtained results point to the danger of deterioration of the “Tomskaya Pisanitsa” and indicate the need to find new effective ways to protect this monument taking into account the accumulated scientific data.

Key words: petroglyphs, rock, biofouling, lithobiotic community, biodeterioration, biomineralization.