



**FACULTAD DE CIENCIAS EXPERIMENTALES**

**GRADO EN BIOTECNOLOGÍA**

**ESTUDIO DEL BIODETERIORO DE CUEVAS Y  
ABRIGOS PROVOCADO POR EL CRECIMIENTO  
DE LAS MICROALGAS**

Memoria de Trabajo Fin de Grado

Septiembre 2021

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA APLICADA

ÁREA DE BOTÁNICA

**Autor: Andrea Belda Abad**

Modalidad: Revisión bibliográfica

Tutora: Antonia Dolores Asencio Martínez

## ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN .....	4
1.1. ABRIGOS Y CUEVAS .....	4
1.2. TIPOS DE MICROALGAS .....	4
1.2.1. ALGAS PROCARIOTAS. CIANOFÍCEAS O CIANOBACTERIAS .....	4
1.2.2. ALGAS EUCARIOTAS. CLOROFÍCEAS Y BACILLARIOFÍCEAS .....	5
1.3. TERMINOLOGÍA .....	6
1.3.1. “LAMPEFLORA” .....	7
2. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS.....	8
2.1. ANTECEDENTES HISTÓRICOS .....	8
2.2. OBJETIVOS .....	8
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	11
5.1. DATOS AMBIENTALES .....	11
5.2. FLORA ALGAL.....	16
5.3. IMPACTO ANTROPOGÉNICO .....	22
5.4. MÉTODOS PARA LA ELIMINACIÓN DE LA FLORA ALGAL DE LAS ZONAS CON ILUMINACIÓN ARTIFICIAL .....	23
5.4.1. FÍSICOS .....	23
5.4.2. QUÍMICOS .....	23
6. CONCLUSIONES Y PROYECCIÓN FUTURA.....	24
7. BIBLIOGRAFÍA .....	26

## **RESUMEN**

Las microalgas son los principales microorganismos que habitan en las paredes y techos de cuevas y abrigos, ambientes que se consideran extremos, en cuanto a intensidad lumínica, humedad y temperatura. Las más comunes son las cianobacterias dado que han experimentado varias adaptaciones ambientales y morfológicas, seguidas de las algas verdes y las diatomeas.

El crecimiento de estos organismos provoca el biodeterioro y el daño estético de estas cavidades, las cuales se han visto más afectadas debido a la presencia de luz artificial y de visitas turísticas que han hecho proliferar más rápidamente a la flora algal acelerando dicho deterioro, lo cual implica la necesidad de buscar soluciones para conservar las cuevas y abrigos debido a su interés natural y cultural.

**Palabras clave:** cueva, abrigo, biodeterioro, algas, cianobacterias

## **ABSTRACT**

Microalgae are the main microorganisms that inhabit the walls and ceilings of caves and abrigos, environments that are considered extreme, in terms of light intensity, humidity and temperature. The most common are cyanobacteria because they have undergone several environmental and morphological adaptations, followed by green algae and diatoms.

The growth of these organisms causes biodeterioration and aesthetic damage to these cavities, which have been more affected due to the presence of artificial light and tourist visits that have made the algal flora proliferate faster, accelerating said deterioration, which It implies the need to find solutions to conserve caves and shelters due to their natural and cultural interest.

**Key words:** cave, abrigo, biodeterioration, alage, cyanobacterias

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1. ABRIGOS Y CUEVAS

Las algas se distribuyen en diversos ambientes acuáticos y terrestres, entre los que destacamos las cuevas y los abrigos. Ambos términos se refieren a cavidades y su diferencia radica en la profundidad, de forma que cuando ésta es escasa se emplea la palabra abrigo.

Las condiciones microclimáticas, principalmente la temperatura y la humedad relativa, varían en función de la localización y configuración de estas cavidades. En las cuevas se pueden distinguir dos ambientes: el interior de las cuevas donde la humedad relativa y la temperatura presentan valores constantes a lo largo del año, y la entrada, en la cual las condiciones varían estacionalmente, del mismo modo que sucede con la radiación fotosintética activa (P.A.R). En los abrigos, la fluctuación de la humedad, de la temperatura y de la intensidad luminosa no es notable entre la parte más interna y la externa debido a la poca profundidad que caracterizan a estas cavidades.

La supervivencia de las algas en estos ambientes, donde es escasa la disponibilidad de agua y de nutrientes, ha sido posible gracias a las adaptaciones morfológicas y fisiológicas que éstas han sufrido (Hoffmann, 1989). Un ejemplo es la presencia de vainas en las células de las cianobacterias que se consideran un reservorio de agua para mantener la actividad metabólica en condiciones de sequía, además de que protegen contra la desecación e insolación cuando son pigmentadas (Asencio, 2010).

Las cuevas y abrigos tienen un lugar especial en la historia de la humanidad puesto que presentan un gran interés natural y cultural. Por este motivo, muchas de estas cavidades están incluidas en la Lista del Patrimonio Mundial de la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO). En las últimas décadas, muchas cuevas y abrigos han experimentado intensificación de las visitas turísticas (Mulec y Kosi, 2009), lo que está provocando un deterioro de sus paredes, perjudicando tanto la belleza estética como cualquier resto pictórico de alto valor cultural que se puede encontrar en estas.

## 1.2. TIPOS DE MICROALGAS

### 1.2.1. ALGAS PROCARIOTAS. CIANOFÍCEAS O CIANOBACTERIAS

Las cianofíceas son organismos que se caracterizan por presentar propiedades de bacterias y de algas. Las principales características bacterianas que poseen son, la ausencia de orgánulos rodeados de membrana y la conservación de la estructura de la pared celular, mientras que de las algas mantienen la presencia de clorofila "a", la estructura de los tilacoides y la actuación como productores primarios en la naturaleza.

Las cianobacterias son un grupo morfológicamente diverso de procariotas que colonizan y habitan con éxito casi todo tipo de hábitats terrestres y acuáticos, incluidos microhábitats extremos como cuevas, rocas, paredes externas de monumentos y edificios. Estos microorganismos que habitan en cuevas de piedra caliza han tenido que sufrir una serie de adaptaciones para sobrevivir a las condiciones más o menos extremas de sus hábitats. Además, desempeñan un papel importante en varios aspectos del medio, como colonizadores, fijadores de nitrógeno o agentes de deterioro (Czerwik-Marcinkowska J. 2015). En relación con la fijación de nitrógeno, algunas especies filamentosas han sido capaces de desarrollar heterocistos, células especializadas en dicho proceso, lo que les ha permitido ocupar lugares muy pobres en nutrientes (Asencio, 2010).

La taxonomía de las cianofíceas supone una de las mayores polémicas debido a que algunos autores consideran que debería aplicarse el Código Internacional de Nomenclatura de Bacterias y, sin embargo, otros piensan que se debería seguir el Código Internacional de Nomenclatura Botánico basado en la morfología y la citología.

Después de años de discusión, se ha concluido que para una mejor comprensión de las cianofíceas y el correcto desarrollo de un sistema clasificatorio se necesita combinar el estudio de la morfología, la fisiología, la ecología, la estructura y la bioquímica (Komárek, 2006). Por lo tanto, el término cianobacterias que se usaba de manera indistinta con el de cianofíceas, ahora ya es aceptado como correcto (Ramanan y col. 2016).

#### 1.2.2. ALGAS EUCARIOTAS. CLOROFÍCEAS Y BACILLARIOFÍCEAS

Entre las microalgas eucariotas, los grupos más importantes son clorofíceas y bacillariofíceas, ambos se encuentran en medios acuáticos y terrestres, teniendo poco conocimiento de éstos últimos dado que sus estudios realizados y publicados son mucho menores que los encontrados sobre los grupos que viven en ambientes acuáticos como ríos, lagos y océanos (Falasco, 2014).

Las clorofíceas, también denominadas algas verdes, comprenden uno de los mayores grupos de algas, por su gran número de especies y la variedad de formas. Su distribución es muy amplia, dado que pueden encontrarse tanto en hábitats acuáticos como en la superficie de rocas, suelos húmedos y troncos, pero para desarrollarse necesitan la presencia de luz y humedad (Salamanca, 2005). Además, incluyen una gran variedad de niveles de organización, puesto que se encuentran tanto células libres flageladas o no, como colonias con una multitud de formas (Romero, 2010).

Todas las diatomeas o bacillariofíceas son unicelulares y desempeñan un papel importante en el ciclo global del carbono y el silicio. Se cree que surgieron de un evento endosimbiótico secundario entre dos eucariotas, un alga roja y un heterótrofo flagelado. Por lo tanto, las células de diatomeas tienen una diversidad de características que las hacen diferentes de las estructuras celulares clásicas de

plantas superiores (Lopez y col. 2005). Las diatomeas se encuentran prácticamente en cualquier tipo de ambiente, desde aguas saladas hasta en zonas donde predominan las altas temperaturas. Además, destacan por presentar una gran capacidad de interacción con otros organismos como con las cianobacterias.

Las células de las diatomeas suelen presentar un color marrón o amarillento debido a que sus plastos presentan clorofila "a" y "c", carotenos y xantofilas, en cambio, los plastos de las clorofíceas les dan un color verdoso a sus células al presentar clorofilas "a" y "b", carotenos y xantofilas (Romero, 2010).

### 1.3. TERMINOLOGÍA

Las diferentes actuaciones de las algas sobre los sustratos se empezaron a definir a finales del siglo XIX, realizando una distinción entre los microorganismos que habitan en la superficie de la tierra, epilíticos, de los que se desarrollan en las fisuras de las rocas, endolíticos. Más tarde, se diferenciaron dos tipos de microorganismos endolíticos: los que penetran en las rocas carbonatadas por disolución y los que se adhieren a la superficie de fisuras.

Ercegovic (1925) discernió entre epilíticos que colonizan las superficies rocosas, casmolíticos que colonizan las fisuras de las rocas y contribuyen a su ensanchamiento, y endolíticos que se disuelven en piedra caliza.

En el estudio llevado a cabo por Golubic y col. (1975) se empleó la terminología que considera la ubicación y la relación entre los microorganismos, de forma que casmolíticas hacia referencia a los microorganismos que adhieren a la superficie de las fisuras y cavidades dentro de la roca, y endolíticas a los que penetran activamente en sustratos calcáreos.

Para definir a los organismos que habitan en las rocas, Golubic y col. (1981) utilizan el término litobiontes, el cual lo subdividen en:

- Epilíticos, colonizan las superficies externas de las rocas.
- Endolíticos, colonizan el interior de las rocas.
  - Casmoendolíticas, se desarrollan en fisuras, grietas y poros de la roca.
  - Criptoendolíticas, colonizan cavidades estructurales en el interior de rocas porosas.
  - Euendolíticas, penetran activamente en el interior de la roca formando túneles que se ajustan a las formas de sus cuerpos.

Naraliia Khomutovska y col. (2021) tratan el hábitat litobiótico diferenciando seis tipos: epilíticos, casmoendolíticos, criptoendolíticos y euendolíticos, que mantienen una definición similar a la de Golubic y col. (1981), e hipoendolíticos e hipolíticos, nuevos términos que se definen respectivamente

como organismos que colonizan la matriz rocosa en la parte inferior de la roca, y como organismos que ocupan el lado central de la roca.

En esta memoria se seguirá la terminología de Golubic y col (1981), no acogiéndose a la de Naraliia Khomutovska y col. (2021) debido a que su estudio es tan reciente que su terminología establecida no se presenta en ninguno de los estudios analizados.

#### 1.3.1. "LAMPEFLORA"

El término "lampeflora" fue utilizado por primera vez por Dobàt (1963) para describir la proliferación de organismos fotosintéticos cerca de fuentes de luz artificial. Más tarde, este concepto se empleó para referirse a la comunidad de organismos autótrofos que colonizan las paredes iluminadas de las cuevas (Jones, 1965; Hoffmann, 1989; Bertolani y Cigna, 1994; Hoffmann y Darienko, 2005; Bruno y col. 2009; Lamprinou y col. 2011), incluyendo microorganismos fototróficos (cianobacterias y algas), musgos, líquenes e incluso plantas de orden superior (Mulec y Kubešova, 2010). Además, en estudios como los de Saiz-Jimenez (2012b) y Popović y col. (2017), se ha observado la coexistencia de lampeflora con bacterias y hongos.

Esta comunidad de microorganismos puede provocar efectos estéticos negativos en las cuevas y abrigos y causar su biodeterioro, dado que forman biopelículas de color verde, marrón o negra en las superficies de las rocas (Nikolič y col. 2021).

## 2. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

### 2.1. ANTECEDENTES HISTÓRICOS

A finales del siglo XVIII, se iniciaron las investigaciones sobre la flora de cuevas, restringiéndose a organismos heterótrofos. A principios del siglo XX aparecieron las primeras referencias sobre la presencia de algas en cuevas.

Actualmente, se conocen datos sobre la flora algal de cuevas de países de todo el mundo. En algunos casos, las investigaciones se centran en determinadas especies que se desarrollan en ambientes cavernícolas como *Asterocapsa divina* (Aboal y col. 2003), *Chroococcidiopsis kashaii* (Friedmann, 1962), *Cyanidium chilense* (Ciniglia y col. 2017, 2019), *Geitleria calcarea* (Couté 1982, 1989; Davis y Rands 1981; Friedmann 1979), *Geitleria floridana* (Friedmann 1979), *Hapalosiphon intricatus* (Davis y Rands 1982; Moore y col 1984), *Scytonema julianum* (Aboal y col. 1994; Aboal y Asencio 2011).

Debido a la peculiaridad de estos hábitats, el registro de especies raras o nuevas es relativamente común como *Chalicogloea cavernicola* (Roldán y col. 2013), *Herpyzonema pulverulentum* (Hernández-Mariné y Canals 1994b), *Loriella* sp. (Hernández-Mariné y col. 1999), *Toxopsis calypsus* (Lamprinou V. y col. 2012b), *Symphyonema cavernicolum* (Asencio y col. 1996), *Loriellopsis cavernicola* y *Iphinoe speleobios* (Lamprinou y col. 2011).

### 2.2. OBJETIVOS

Los objetivos principales de este Trabajo de Fin de Grado son:

1. Conocer las condiciones medioambientales presentes en los diferentes entornos, como paso previo para la comprensión del comportamiento de las especies que se desarrollan.
2. Analizar las posibles adaptaciones que han sufrido las especies para poder desarrollarse en ambientes tan extremos.
3. Estudiar el comportamiento de la flora algal en aquellas cuevas y abrigos adaptados a visitas turísticas.
4. Realizar una diagnosis de la participación de las microalgas en el biodeterioro de las cuevas y abrigos para poder proponer medidas de control.



#### 4. MATERIALES Y MÉTODOS

Se ha llevado a cabo una revisión bibliográfica basada en la búsqueda de información para realizar un estudio sobre los problemas que ocasiona la flora algal en cuevas y abrigos de todo el mundo. Esta revisión se ha realizado mediante una búsqueda múltiple utilizando los siguientes métodos:

- Base de datos del grupo de investigación: se han seleccionado 11 artículos relacionados con el tema a tratar.
- Base de datos de internet:
  - PubMed. Se han utilizado las siguientes ecuaciones de búsqueda:
    - (Algae [Title/Abstract]) AND (cave [Title/Abstract]) se obtuvieron 23 resultados.
    - ((Algae [Title/Abstract]) AND (cave [Title/Abstract])) AND (spain [Title/Abstract]) se obtuvieron 2 resultados.
    - (Cyanobacteria) AND (cave) se obtuvieron 40 resultados.
    - (Chlorophyceae) AND (cave) se obtuvo 1 resultado.
    - (Bacillariophyceae) AND (cave) se obtuvo 1 resultado.
  - Google Académico-Google Scholar. Se han empleado las palabras claves “cave” y “algae” y se han obtenido 39100 resultados, por tanto, para facilitar la búsqueda se ha añadido como filtro adicional la presencia de las palabras claves solo en el título, obteniéndose así un total de 45 resultados. Por otro lado, a partir de la búsqueda inicial, se ha utilizado el filtro de años de 2019 a 2021 y se ha seleccionado que sean ordenador por fecha para obtener artículos más recientes. Para obtener información sobre las cianobacterias se han utilizado las palabras clave “cyanobacteria” y “cave” y se ha añadido el mismo filtro que en la anterior búsqueda, obteniéndose así 17 artículos.



Figura 1. Diagrama de flujo de la búsqueda realizada en bases de datos de internet.

De los 129 artículos encontrados a través de las bases de datos de internet, 38 han sido excluidos por no encontrar una relación directa con el estudio concreto que está llevando a cabo en esta memoria.

- Páginas web de interés:
  - Algaebase. Es una base de datos mundial que contiene información sobre la taxonomía, la nomenclatura y la distribución de los grupos de algas, incluyendo los organismos terrestres, los marinos, los de agua dulce y un grupo de plantas marinas con flores (<https://www.algaebase.org/>).

Además, se han consultado los libros siguientes:

- *“Atlas de microorganismos planctónicos en los humedales de Andalucía”* (2010) de María Dolores Burgos Romero.
- *“El abrigo de Ciervos Negros (Moratalla, Murcia)”* (2010) de Miguel Ángel Mateo Saura y Esteban Sicilia Martínez.
- *“Ecology of Cyanobacteria II. Their Diversity in Space and Time”* (2012) de Brian A. Whitton.
- *“Catálogo de microalgas y cianobacterias de agua dulce del Ecuador”* (2016) de María Cristina Guamán Burneo y Nory Paola González Romero.

## 5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Para la realización de este trabajo, se han seleccionado varios estudios de cuevas y abrigos de diferentes países de Europa, que son España (1) (2) (3) (4), Italia (5) (6), Eslovenia (7), República Checa (8), Polonia (9), Hungría (10), Serbia (11), Grecia (12) (13) (14) y Rusia (15). Además, se han incluido estudios de otras partes del mundo, de India (17), Estados Unidos (16) y Chile (17) (Figura 2).

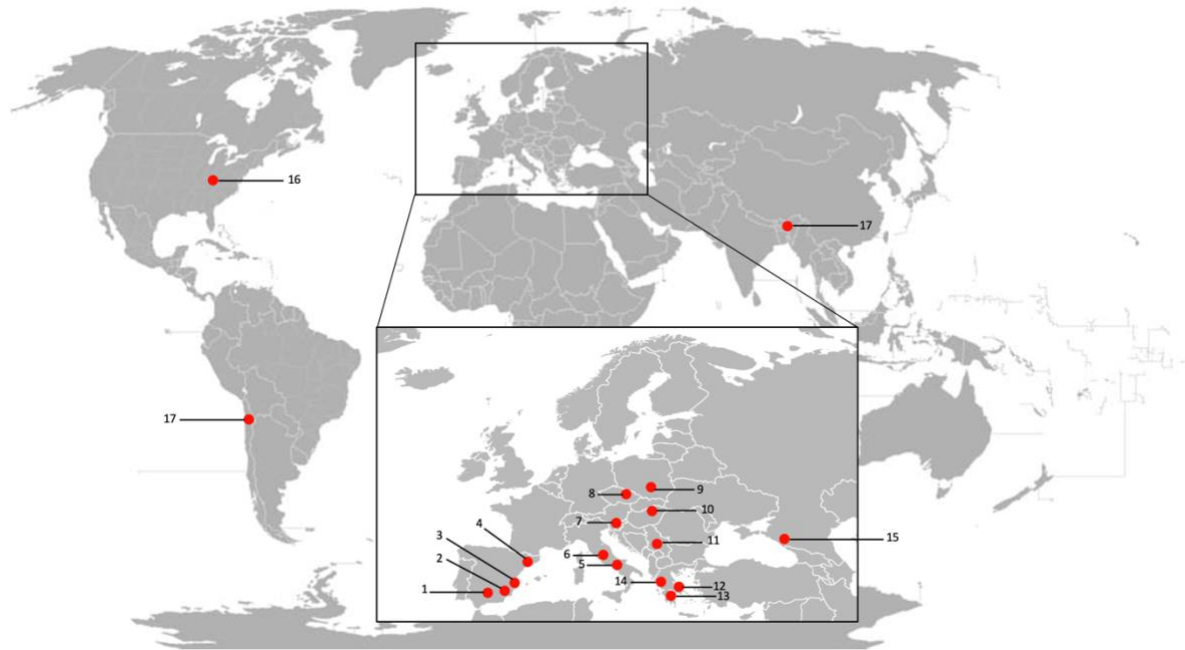


Figura 2. Mapa del mundo que indica las cuevas revisadas y su ubicación. (1) Cueva de los murciélagos; (2) Sima de La Serreta, Abrigos de Andragulla, La Sima del Vapor, Cueva del Peliciego, Las Enredaderas, Abrigo del Pozo, Cañiaca del Calar, Abrigo del Buen Aire, Abrigo de Los Grajos, Cueva de los Pucheros; (3) Cova de L'Aigua, Cova Gelada; (4) L'Avenc de Papallona, Avenc del Corral Nou, Avenc del Puigmoltó, Cueva de Salpestre; (5) Fornelle cave; (6) Holy Saviour's cave; (7) Račiške ponikve cave, Postojnska cave, Kostanjeviška cave, Pekel pri Zalogu, Pivka cave, Škocjansje cave, Zupanova cave; (8) Mladeč, Javoičko, Zbrašov; (9) Sągspowska cave, Labajowa cave, Nietoperzowa cave, Nad Marką Boską cave, Zarska cave, Krakowska cave, Mamutowa cave, Dzika cave, Twardowskiego cave, Jasna cave, Głęboka cave, Na Tomaszówkach cave, Za Kratą cave, Na Lopiankach cave, Szachownica cave, Biala cave, Zbójecka cave, Schronisko Male cave, Pustelnia cave, Kozarnia cave, Lokietka cave, Sypialnia cave, Ciemna cave, Złodziejska cave, Wielka Dolna cave, Ostrężnicka cave; (10) Ice-Cave in Zemplén Mountains, Baradla Cave at Aggtelek II, Mátyás Mount Cave, Beremendi-ördöglyuk, Nagy Vizes-barlang, Kis Vizes-barlang; (11) Bozana cave, Ribnička Cave, Hadzi Prodanova Cave, The Rćanska Cave, The Degurić cave, Vernjikica cave, Petnica cave (12) Leontari Cave; (13) Kastria, Selinitsa, Franchthi; (14) Perama cave; (15) Akhshtyrskaya Excursion Cave; (16) Mammoth Cave; (17) Arwah cave, Mawsmai cave, Mawjymbuin cave, Krem Dam cave, Krem Puri cave, Krem Traw cave.

### 5.1. DATOS AMBIENTALES

En general, el interior de las cuevas se caracteriza por presentar un ambiente estable en cuanto a temperatura ( $T^a$ ) y humedad relativa (HR) durante todo el año, sin embargo, a la entrada de las cuevas y en los abrigos las condiciones ambientales varían de manera similar a las del exterior (Asencio y col. 1996).

La intensidad de la luz es el factor principal que determina si las comunidades microbianas que habitan en las paredes de las cuevas o abrigos serán autótrofas (cianobacterias y algas) o heterótrofas (bacterias y hongos) (Albertano 2012). Este factor varía desde la entrada al fondo de las cuevas debido a la profundidad de estas, en cambio, no sucede lo mismo en los abrigos dado la poca profundidad que presentan.

Las comunidades fotosintéticas suelen encontrarse en la superficie de las entradas, pero hoy en día gran parte de ellas se encuentra en el interior de cuevas turísticas, donde la luz artificial permite su crecimiento (Roldán y col. 2004), e incluso se ha descubierto que las cuevas con escasa luz natural también son capaces de albergar microorganismos fotosintéticos (Roldán & Hernández-Mariné, 2009).

Las cuevas apenas tienen recursos autóctonos para que la flora algal prolifere, por ello se consideran ambientes extremos con baja disponibilidad de nutrientes, aunque reciben recursos alóctonos que son transportados por el agua, el viento, la gravedad o los animales. No obstante, muchos grupos de organismos han sido capaces de crecer y proliferar en tales condiciones (Czerwik-Marcinkowska J., 2013). La fuente primaria de energía es generalmente materia orgánica en descomposición que deriva de las plantas y del guano, y su biodisponibilidad depende de sus propiedades químicas y de los factores ambientales, como la temperatura y la luz (Smith E. M. y R., 2005).

Gran parte de los microorganismos que han colonizado estos entornos se distribuyen en la capa superficial de los minerales que componen las rocas, es decir, son epilíticos, pero algunos han sido capaces de desarrollarse debajo de esta capa (Albertano 2012), pudiendo provocar el desprendimiento de pequeños fragmentos de roca en las cuevas y abrigos. El desarrollo de las comunidades algales sobre la superficie de la roca forma diferentes tipos de estructuras que se pueden apreciar macroscópicamente por su coloración que varía del gris al negro, pasando por el pardo, el verde y el azul (Asencio, 2010).

En este trabajo se han recopilado los datos ambientales ( $T^a$ , HR, P.A.R) de las diferentes cuevas y abrigos que se facilitan en los diferentes artículos seleccionados para la realización de este trabajo (Tabla 1), y también la composición mineralógica (gráfico 1), otro de los factores importantes a la hora de considerar el biodeterioro de las cuevas y abrigos provocado por la flora algal, ya que el tipo de sustrato determina la composición, distribución y estructura de especies de las comunidades de algas (Uher B. 2010). En un 55% de los estudios analizados no aparecen los datos de la composición mineralógica, mientras que del 45% de cuevas y abrigos si se han obtenido y se observa que la mayoría de las cuevas son de piedra caliza, es decir, están compuestas principalmente de carbonato de calcio.

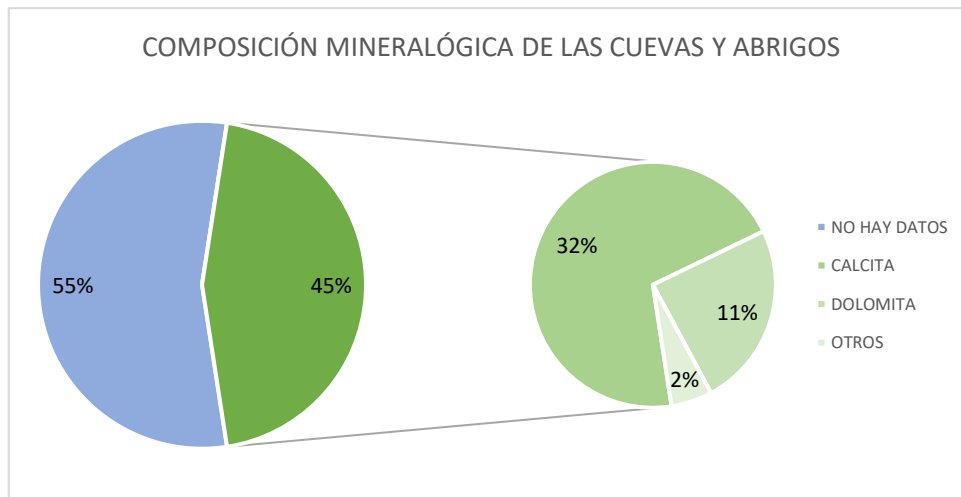


Gráfico 1. Representación sectorial del análisis mineralógico de los diferentes estudios analizados.

Según los datos analizados, la mayoría de las cuevas, en su interior, presentan una humedad estable a lo largo del año debido a su profundidad y a la escasa exposición a factores ambientales externos. No obstante, nos encontramos con casos extremos como el de la Cueva de L'Aigua (España), al tratarse de una cueva poco profunda y muy amplia, donde la mínima es de 24,7% y la máxima de 81,5%, y el de Cueva Sima de La Serreta (España), al presentar dos aperturas que hacen que el interior este en contacto con el exterior, donde la mínima es de 16,5% y la máxima 81,8%. Además, en los abrigos estudiados observamos que sucede lo mismo dado que se encuentran expuestos al exterior (Tabla 1).

Podemos indicar también que la mayoría de las cuevas y abrigos alcanzan una humedad máxima elevada, llegando al 100% en algunos de los casos como son la Cueva Sima del Vapor (España), Mátyás Mount Cave (Hungría), Javoíčko (República Checa), Perama cave (Grecia), Akhshtyrskaya Excursion Cave (Rusia) y Mammoth Cave (EEUU), y que en pocas ocasiones disminuyen del 51%, salvo la Cueva de L'Aigua, la Cueva Sima de La Serreta, comentadas anteriormente, y los abrigos que al estar expuestos totalmente a la humedad ambiental externa, alcanzan mínimas del 2,4% debido a su ubicación (Tabla 1).

La temperatura, del mismo modo que la humedad, en el interior de las cuevas suele ser estable durante todo el año, sin embargo, en la Cueva de L'Aigua (España), en la Cueva Sima de La Serreta (España), en la Cueva Gelada (España), en Frantchi (Grecia), en Atacama Desert Coastal cave (Chile) y en Akhshtyrskaya Excursion Cave (Rusia) se observa una diferencia mayor de 10°C entre los valores máximos y mínimos recopilados. En el caso de la Cueva de L'Aigua (España) y de la Cueva Sima de La Serreta (España), esta variación es debida a que las características de las cuevas las hacen estar más en contacto con el ambiente exterior, ya comentado. Por el contrario, en todas las otras cuevas, la diferencia de temperatura se debe a que, al obtenerse valores de diferentes puntos siendo uno de ellos la entrada, los máximos y mínimos corresponden a los de la entrada, por lo que varían en función del ambiente exterior. En los abrigos estudiados, la variación entre los valores máximos y mínimos es

aún mayor alcanzando una diferencia de 38,3°C puesto que su temperatura a lo largo del año varía en función a la del ambiente (Tabla 1).

Sobre los niveles de radiación fotosintética activa (P.A.R), Mulec y Kosi (2008a) descubrieron que la composición de la comunidad algal varía notablemente según estos niveles, por lo que es importante analizarlos. En gran parte de las cuevas, existe una gran diferencia entre los máximos y mínimos debido a que los datos se han obtenido de diferentes puntos, desde la entrada hasta el fondo, por tanto, la máxima corresponde con valor de la entrada y la mínima con la del interior. Además, en prácticamente todas las cuevas, los valores máximos se sitúan por debajo de 160  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , no obstante, la cueva de L'Aigua alcanza los 1254,0  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , lo cual es debido a su morfología. En los abrigos, la intensidad lumínica depende en gran parte de la zona en la que éstos se sitúen y su orientación, puesto que en zonas de umbría la radiación solar es mucho menor que en zonas de solana. Por este motivo, se observa que en los abrigos de Andragulla (España), en el abrigo Las Enredaderas y en el abrigo del Pozo se alcanzan máximas de 1504  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , mientras que en el abrigo de los Grajos la máxima es de 6,55  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Tabla 1).

	CUEVA/ABRIGO	T (°C)		HR (%)		P.A.R ( $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	
		Máx.	Mín.	Máx.	Mín.	Máx.	Mín.
ESPAÑA	Abrigos de Andragulla	39,1	0,8	80,7	2,4	1504	2
	Abrigo Las Enredaderas	39,1	0,8	81,8	2,4	1504	0,1
	Abrigo del Pozo	39,1	0,8	81,8	2,4	1504	0,1
	Abrigo Cañaica del Calar	31,7	9,2	80,1	26,9	269,6	0,3
	Abrigo del Buen Aire	31,7	9,2	80,1	26,9	269,6	0,3
	Abrigo de los Grajos	28,7	10,4	88,5	21,4	6,55	0,052
	Abrigo de los Pucheros	-	-	-	-	-	-
	Cueva Sima de La Serreta	32	9	81,8	16,5	71	0,1
	Cueva Sima del Vapor	31,0	27,2	100	72	57,7	5,2
	Cueva de L'Aigua	29,4	15,0	81,5	24,7	1254,0	0,3
	Cueva de los murciélagos	14,4	8,2	93,8	54	18	0,05
	Cueva Gelada	18,0	5,4	95,0	55,0	0,06	0,0008
	Cuevas de Salpestre	16,7	14,3	96,9	90,5	-	-
	Cueva Avenc de Papellona	$\pm 18$	$\pm 10$	$\pm 60$	$\pm 23$	-	-
	Cueva Avenc del Corral Nou	$\pm 13$	$\pm 10$	$\pm 75$	$\pm 65$	-	-
	Cueva Avenc de Puigmoltó	$\pm 27$	$\pm 15$	$\pm 95$	$\pm 53$	-	-
Cueva del Peliciego	-	-	-	-	-	-	
POLONIA	Sąspowska cave	-	-	-	-	-	-
	Labajowa cave	-	-	-	-	-	-
	Nietoperzowa cave	-	-	-	-	-	-
	Nad Marką Boską cave	-	-	-	-	-	-
	Zarska cave	-	-	-	-	-	-
	Krakowska cave	-	-	-	-	-	-
	Mamutowa cave	-	-	-	-	-	-

	Dzika cave	-	-	-	-	-	-
	Twardowskiego cave	-	-	-	-	-	-
	Jasna cave	-	-	-	-	-	-
	Głęboka cave	-	-	-	-	-	-
	Na Tomaszówkach cave	-	-	-	-	-	-
	Za Kratą cave	-	-	-	-	-	-
	Na Lopiankach cave	-	-	-	-	-	-
	Szachownica cave	-	-	-	-	-	-
	Biała cave	-	-	-	-	-	-
	Zbójecka cave	-	-	-	-	-	-
	Schronisko Male cave	-	-	-	-	-	-
	Pustelnia cave	-	-	-	-	-	-
	Koziarnia cave	-	-	-	-	-	-
	Lokietka cave	-	-	-	-	-	-
	Sypialnia cave	-	-	-	-	-	-
	Ciemna cave	-	-	-	-	-	-
	Złodziejska cave	-	-	-	-	-	-
	Wielka Dolna cave	-	-	-	-	-	-
	Ostrężnicka cave	-	-	-	-	-	-
	ESLOVENIA	Račiške ponikve cave	-	-	-	-	1,94
Škocjansje cave		-	-	-	-	1,96	0,06
Postojnska cave		-	-	-	-	-	-
Kostanjeviška cave		-	-	-	-	-	-
Pekel pri Zalogu		-	-	-	-	-	-
Pivka cave		-	-	-	-	-	-
Zupanova cave		-	-	-	-	-	-
SERBIA	Bozana cave	20,6	20	82	72	11,75	2,83
	Degurić cave	22,4	17,1	82	53	17,94	1,54
	Vernjicka cave	22,4	17,1	82	53	17,94	1,54
	Ribnička Cave	±19	±17	±79	±63	±0,41	±0,92
	Hadzi Prodanova Cave	±25	±20	±73	±61	±100	±61
	Rćanska Cave	±21	±17	±87	±77	±11,5	±0,46
	Petnica cave	-	-	-	-	-	-
HUNGRIA	Mátyás Mount Cave	12,5	11	100	89	-	-
	Ice-Cave in Zemplén Mountains	7,5	-3	-	-	-	-
	Baradla Cave at Aggtelek II	-	-	-	-	-	-
	Beremendi-ördöglyuk	-	-	-	-	-	-
	Nagy Vizes-barlang	-	-	-	-	-	-
	Kis Vizes-barlang	-	-	-	-	-	-
ITALIA	Fornelle cave	28	25	75	68	15,64	1,54
	Holy Saviour's cave	-	-	-	-	-	-
GRECIA	Leontari Cave	17,48	11,03	91,49	76,71	0,642	0,00008
	Kastria arriba	16,21	6,6	92,35	81,63	6,2	0,4
	Selinitsa	20,66	16,05	86,31	64,26	12,08	2,77

	Franchti	26,18	12,53	94,1	51,69	8,14	0,129
	Perama cave	17	-	100	98	-	-
REPÚBLICA CHECA	Mladeč	19	10,5	92,6	84,9	-	-
	Javoříčko	15	8	100	75	-	-
	Zbrašov	23	14	-	-	-	-
RUSIA	Akhshtyrskaya Excursion Cave	20	8	100	65	-	-
EEUU	Mammoth Cave	19,5	9,5	100	-	-	-
CHILE	Atacama Desert Coastal Cave	25,5	19,1	89	59	158	1
INDIA	Arwah cave	-	-	-	-	-	-
	Mawsmal cave	-	-	-	-	-	-
	Mawjymbuin cave	-	-	-	-	-	-
	Krem Dam cave	-	-	-	-	-	-
	Krem Puri cave	-	-	-	-	-	-
	Krem Traw cave	-	-	-	-	-	-

Tabla 1. Detalle de los datos ambientales ( $T^a$  = temperatura, HR = humedad relativa, P.A.R = radiación fotosintética activa) de las diferentes cuevas y abrigos estudiados. El símbolo  $\pm$  hace referencia a que, al obtenerse los datos de gráficos, el valor no es exacto.

Las cianobacterias y las algas están significativamente influenciadas por las condiciones de temperatura, luz y humedad (Poulíčková y Hašler, 2007), pero también por muchos otros factores como son la entrada de nutrientes, el tipo y las propiedades fisicoquímicas del sustrato (pH, sustancia de la roca, porosidad), la morfología de la cueva (tamaño, ubicación, dimensión, orientación) y la disponibilidad de agua. Estos factores afectan principalmente a la composición de las comunidades microbianas (Czerwik-Marcinkowska, 2013; Lamprinou y col., 2012b). La importancia del sustrato se puede ver en el hecho de que su naturaleza calcárea y alcalina favorece la proliferación de cianobacterias donde la luz es adecuada (Popović y col., 2017).

## 5.2. FLORA ALGAL

Según Czerwik-Marcinkowska y Massalski (2018), las cuevas y abrigos representan centros de biodiversidad para diferentes tipos de microorganismos, especialmente para las cianobacterias, que pueden ser habitantes muy extendidos en las superficies rocosas de las cuevas (Albertano, 2012). Este estudio lo confirma dado que, de todos los trabajos analizados, el grupo algal dominante en términos de número de especies correspondió a las cianobacterias (Gráfico 2).



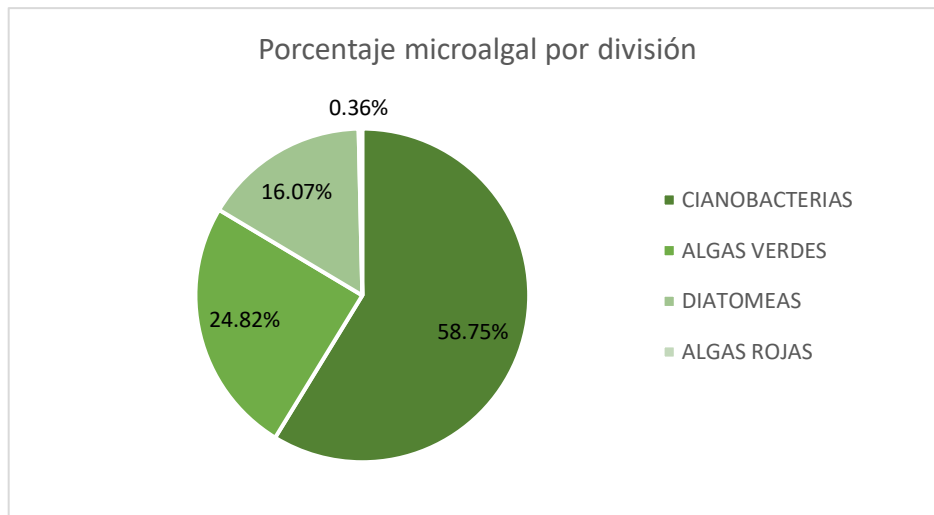


Gráfico 2. Representación sectorial de la flora algal de los abrigos y cuevas estudiados.

Por el contrario, la división rodofita es la que presenta una menor proporción de la flora algal total (Gráfico 2), puesto que solo se han encontrado dos géneros. La aparición de *Lemanea torulosa* se encontró en gran abundancia en un tronco viejo en Mammoth cave, lo que sorprendió a los investigadores dado que este género suele habitar en pequeños arroyos. Aunque *L.torulosa* pueda tolerar cierto grado de contaminación necesita una aireación adecuada para su crecimiento (Jones H. J., 1965). Por otro lado, en Atacama Desert Coastal cave se identificó el género *Cyanidium sp.* formando una biopelícula. Este hallazgo también fue inesperado puesto que la mayoría de las especies conocidas del orden de los Cyanidiales habitan en aguas termales ácidas (Azúa-Bustos, A. y col. 2009).

De acuerdo con Roldán y col. 2004, los órdenes de cianobacterias que más géneros abarcan son el orden de los Chroococcales y el de Nostocales, con diecisiete géneros distintos cada uno, seguidos de el orden de los Synechococcales con quince y el de los Oscillatoriales con doce (Gráfico 3).

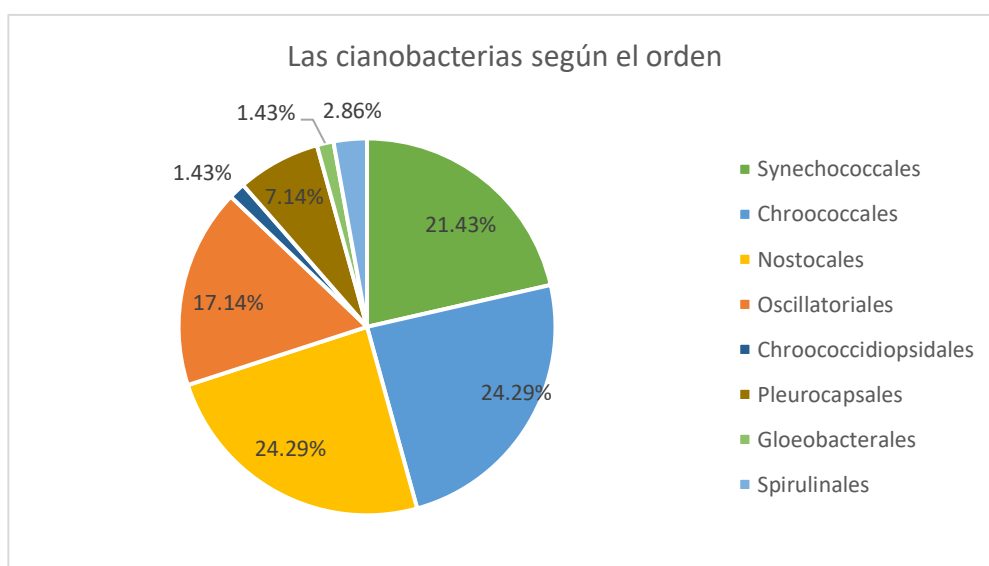


Gráfico 3. Representación sectorial de cianobacterias que se han encontrado en las diferentes cuevas y abrigos estudiados según el orden.

Los géneros más diversos de cianobacterias que se han encontrado en las diferentes cuevas y abrigos estudiados son *Phormidium* con treinta especies distintas, *Leptolyngbya* con veintinueve y *Gloeocapsa* con veinticinco. A estos les siguen *Chroococcus* con diecinueve, *Oscillatoria* con dieciséis, *Aphanothece* con catorce, *Schizothrix* y *Tolypothrix* con once cada uno, y *Nostoc* y *Scytonema* con diez cada uno. Mientras que los géneros más diversos de algas verdes y diatomeas son *Chlorella* y *Navicula* respectivamente (Tabla 2).

	GÉNEROS	nº de taxones		GÉNEROS	nº de taxones		GÉNEROS	nº de taxones
CIANOBACTERIAS	<i>Anabaena</i>	4	ALGAS VERDES/CLOROFÍCEAS	<i>Actinotaenium</i>	1	DIATOMEAS	<i>Achnanthes</i>	4
	<i>Aphanocapsa</i>	9		<i>Ankistrodesmus</i>	2		<i>Achnantheidium</i>	1
	<i>Aphanothece</i>	<b>14</b>		<i>Apatococcus</i>	1		<i>Adlafia</i>	1
	<i>Asterocapsa</i>	6		<i>Asterococcus</i>	1		<i>Aulacoseira</i>	1
	<i>Baradlaia</i>	1		<i>Auxenochlorella</i>	1		<i>Amphora</i>	3
	<i>Beggiatoa</i>	1		<i>Bracterococcus</i>	2		<i>Caloneis</i>	1
	<i>Borzia</i>	2		<i>Burkillia</i>	1		<i>Coconneis</i>	1
	<i>Calathrix</i>	4		<i>Chracium</i>	1		<i>Craticula</i>	1
	<i>Chalicogloea</i>	1		<i>Chlamydomonas</i>	3		<i>Cyclotella</i>	1
	<i>Chlorogloeopsis</i>	1		<i>Chorella</i>	<b>10</b>		<i>Cymbella</i>	6
	<i>Chlorogloea</i>	3		<i>Chlorococcum</i>	4		<i>Denticula</i>	1
	<i>Chondrocystis</i>	4		<i>Chlorhormidium</i>	2		<i>Diadesmis</i>	4
	<i>Chroococciopsis</i>	3		<i>Chloroidium</i>	1		<i>Diploneis</i>	2
	<i>Chroococcidium</i>	1		<i>Chlorosarcina</i>	1		<i>Encyonopsis</i>	1
	<i>Chroococcopsis</i>	1		<i>Chlorosarcinopsis</i>	3		<i>Eunotia</i>	2
	<i>Chroococcus</i>	<b>19</b>		<i>Choricystis</i>	2		<i>Fragilaria</i>	2
	<i>Coleodesmium</i>	1		<i>Closterium</i>	2		<i>Gomphonema</i>	8
	<i>Cyanobacterium</i>	1		<i>Coccobotrys</i>	1		<i>Grunowia</i>	1
	<i>Cyanosaccus</i>	3		<i>Coccomyxa</i>	3		<i>Gyrosigma</i>	1
	<i>Cyanosarcina</i>	4		<i>Coelastrella</i>	1		<i>Hantzschia</i>	2
	<i>Cyanothece</i>	1		<i>Coelastrum</i>	1		<i>Luticola</i>	4
	<i>Cyanostylon</i>	1		<i>Coleochlamys</i>	1		<i>Melosira</i>	3
	<i>Entophysalis</i>	1		<i>Cosmarium</i>	2		<i>Meridion</i>	1
	<i>Eucapsis</i>	4		<i>Ctenocladus</i>	1		<i>Navicula</i>	<b>11</b>
	<i>Geitleira</i>	1		<i>Cylindrocystis</i>	3		<i>Neidium</i>	2
	<i>Gloeobacter</i>	1		<i>Desmococcus</i>	1		<i>Nitzschia</i>	8
	<i>Gloeocapsa</i>	<b>25</b>		<i>Dictyosphaerium</i>	1		<i>Orthoseira</i>	1
	<i>Gloeocapsopsis</i>	6		<i>Didymogenes</i>	1		<i>Pinnularia</i>	7
	<i>Gloeocasa</i>	1		<i>Dilabifilum</i>	1		<i>Planthidium</i>	1
	<i>Gloeothece</i>	8		<i>Eremochloris</i>	1		<i>Simosenia</i>	1
<i>Gloeotricha</i>	1	<i>Euastrum</i>	1	<i>Stauroneis</i>	1			
<i>Gomontiella</i>	1	<i>Gloeococcus</i>	1	<i>Stephanodiscus</i>	1			
<i>Halospirulina</i>	1	<i>Gloeocystis</i>	4	<i>Suriella</i>	2			
<i>Hapalosiphon</i>	1	<i>Gloeotila</i>	1	<i>Synedra</i>	2			
<i>Hassalia</i>	1	<i>Golenkinia</i>	1	<i>Tryblionella</i>	1			

<i>Herpyzonema</i>	1	<i>Gongrosira</i>	1	<i>Cyanidium</i>	1
<i>Heteroleibleinia</i>	1	<i>Hormidiopsis</i>	1	<i>Lemanea</i>	1
<i>Homeothrix</i>	1	<i>Hormidium</i>	1		
<i>Hormothece</i>	1	<i>Haematococcus</i>	1		
<i>Hydrocoleum</i>	2	<i>Harpochytrium</i>	1		
<i>Iphione</i>	1	<i>Hyalotheca</i>	1		
<i>Jaaginema</i>	3	<i>Interfilum</i>	1		
<i>Leibleinia</i>	1	<i>Keriochlamys</i>	1		
<i>Leptolyngbya</i>	<b>29</b>	<i>Kirchneriella</i>	2		
<i>Loriella</i>	1	<i>Klebsormidium</i>	4		
<i>Lyngbya</i>	8	<i>Leptosira</i>	4		
<i>Microchaete</i>	1	<i>Marvania</i>	1		
<i>Microcoleus</i>	3	<i>Micractinium</i>	1		
<i>Microcystis</i>	3	<i>Microthamnion</i>	1		
<i>Myxosarcina</i>	1	<i>Muriella</i>	3		
<i>Nodosilinea</i>	3	<i>Myrmecia</i>	4		
<i>Nodularia</i>	2	<i>Neocystis</i>	1		
<i>Nostoc</i>	<b>10</b>	<i>Netrium</i>	1		
<i>Oculatella</i>	1	<i>Oocystis</i>	4		
<i>Oscillatoria</i>	<b>16</b>	<i>Penium</i>	1		
<i>Phormidiocheate</i>	1	<i>Pediastrum</i>	2		
<i>Phormidium</i>	<b>30</b>	<i>Planophila</i>	1		
<i>Planktolyngbya</i>	2	<i>Pleurotaenium</i>	1		
<i>Plectonema</i>	6	<i>Podohedra</i>	1		
<i>Pleurocapsa</i>	3	<i>Protococcus</i>	1		
<i>Porphyroisphon</i>	1	<i>Pseudochlorella</i>	1		
<i>Prochlorococcus</i>	1	<i>Pseudoclonium</i>	1		
<i>Pseudoanabaena</i>	4	<i>Rhizoclonium</i>	1		
<i>Pseudocapsa</i>	2	<i>Scenedesmus</i>	6		
<i>Pseudophormidium</i>	4	<i>Scotiella</i>	1		
<i>Rhabdoderma</i>	1	<i>Scotiellopsis</i>	2		
<i>Schizothrix</i>	<b>11</b>	<i>Staurastrum</i>	1		
<i>Scytonema</i>	<b>10</b>	<i>Stichococcus</i>	5		
<i>Scytonematopsis</i>	1	<i>Stigeoclonium</i>	1		
<i>Spirulina</i>	3	<i>Tetrachloris</i>	1		
<i>Stigonema</i>	1	<i>Tetracystis</i>	4		
<i>Synechocystis</i>	3	<i>Tetraspora</i>	1		
<i>Synechococcus</i>	3	<i>Thelesphaera</i>	1		
<i>Symphyonema</i>	1	<i>Trebouxia</i>	3		
<i>Symploca</i>	5	<i>Trentepohlia</i>	3		
<i>Tapinothrix</i>	1	<i>Trochiscia</i>	1		
<i>Tolypothrix</i>	<b>11</b>	<i>Ulothrix</i>	3		
<i>Toxopsis</i>	1				
<i>Wolskyella</i>	1				
<i>Xenococcus</i>	1				

T	80	334		77	142		37	92
---	----	-----	--	----	-----	--	----	----

Tabla 2. Recopilación y clasificación por división algal de todos los géneros identificados en los diferentes estudios analizados. También se muestra el número de taxones que se ha identificado de cada género.

Los taxones más abundantes de las cianobacterias son *Aphanocapsa muscicola*, *Aphanothece saxicola*, *Chroococcus turgidus*, *Gloeocapsa biformis*, *Gloeocapsa punctata*, *Leptolyngbya foveolarum*, *Nostoc commune*, *Pseudocapsa dubia* y *Scytonema julianum*. Por otro lado, los de las algas verdes son *Desmococcus olivaceum*, *Gloeocystis polydermatica*, *Klebsormidium flaccidum*, *Muriella decolor*, *Neocystis subglobosa*, *Stichococcus bacillaris* y *Trentepohila aurea*. En cuanto las diatomeas, las especies más frecuentes son *Diademsia contenta*, *Hantzschia amphioxys* y *Orthoseira roseana* (Tabla 3, [https://miumh-my.sharepoint.com/:x/g/person/andrea\\_belda\\_miumh\\_umh\\_es/EV1-ixCB6TtPsgDH3QXAEfoBMonTjt-QukMm1SyakEUF3Q?e=12Mjua](https://miumh-my.sharepoint.com/:x/g/person/andrea_belda_miumh_umh_es/EV1-ixCB6TtPsgDH3QXAEfoBMonTjt-QukMm1SyakEUF3Q?e=12Mjua)), coincidiendo con Falasco E. (2014).

Las cianobacterias, los organismos celulares más antiguos de la Tierra, son muy resistentes a las condiciones extremas de las cuevas, incluso a la oscuridad (Czerwik-Marcinkowska y Massalski, 2018). Barton y Jurado (2007) sugirieron que esta división es capaz de adaptarse al entorno de la cueva al interactuar con los minerales de las paredes y techos de las cuevas. A pesar de que las cianobacterias son pioneras en habitar estos ambientes, el rápido crecimiento de las algas verdes en las zonas que presentan mejores condiciones ambientales, hace que éstas sean capaces de competir con las cianobacterias por proliferar en dicho hábitat, invadiendo el mismo (Czerwik-Marcinkowska y col., 2015). Además, se ha visto que las cianobacterias pequeñas y las algas eucariotas pueden vivir sumergidas bajo pequeñas gotas de agua (Mulec y Kosi, 2008a).

Tanto las cianobacterias como las algas verdes prefieren las zonas húmedas durante su desarrollo, pero han mostrado una considerable resistencia a los ambientes secos (Mulec y Kosi 2008a, 2009). Estos ambientes extremos tienen un impacto significativo en los procesos de colonización, por lo que las algas y las cianobacterias que ocupan estos ambientes requieren adaptaciones específicas pudiendo impedirles vivir en otras condiciones (Czerwik-Marcinkowska y col, 2015).

Las diatomeas, como mencionan Poulíčková y Hašler (2007), se encuentran principalmente en las paredes de las rocas cerca de las entradas de las cuevas, o en áreas que rodean las luces eléctricas, donde las condiciones proporcionan a los organismos fotoautótrofos una fuente de energía suficiente. Por tanto, siempre que haya luz, ya sea natural o artificial, un número relativamente alto de especies de diatomeas podrá colonizarlo. Además, las diatomeas suelen crecer en zonas húmedas y caracterizadas por la presencia de musgos (Falasco y col., 2014). Coincidiendo con Falasco y col. (2014), *Hantzschia amphioxys* es una de las diatomeas típicas que se han encontrado en gran parte de las cuevas (Tabla 3).

A menudo las algas se encuentran formando biopelículas con otros microorganismos. La variedad de biopelículas en las cuevas puede ser bastante alta, dado que ayudan en la supervivencia y el crecimiento de los microorganismos y su protección. Por tanto, se sugiere que las unidades evolutivas primarias podrían no ser los organismos incorporados en las biopelículas, sino ser las propias biopelículas (Mulec y Kosi, 2009).

La estructura de la biopelícula está generalmente relacionada con la disponibilidad de luz, de forma que, en las entradas de las cuevas, en los abrigos y en las zonas con iluminación artificial, las biopelículas se caracterizan por presentar una serie de capas gruesas. Este espesor disminuye proporcionalmente con la disminución de la luz (Roldán y col., 2004; Roldán y Hernández-Mariné, 2009; Zammit y col., 2011).

Pouličková y col. (2007) sugirió que la mayoría de las paredes de la entrada de cuevas están cubiertas con una biopelícula de cianobacterias de color azul verdoso. Sin embargo, en este estudio se ha observado que las biopelículas encontradas en las entradas están compuestas, a parte de por cianobacterias, por diatomeas y clorofíceas, e incluso en algunas se pueden identificar helechos y briofitos, musgos, líquenes y hongos. Además, no solo se observan con una coloración azul-verdosa, también presentan color amarillo, marrón, rojo, negro y gris, entre otros, y combinación de estos.

Las algas fotosintéticas junto con las cianobacterias epilíticas juegan un papel importante en la generación de las biopelículas, pudiendo producir sustancias exopoliméricas (EPS) que permiten la adhesión a las rocas y el establecimiento de una comunidad microbiana (Falasco E. y col., 2014). Además de la colonización de los sustratos y la producción de pigmentos que son responsables de los efectos de color en las paredes rocosas de las cuevas y la erosión de los sustratos de piedra, también pueden servir como fuente de alimento para los animales. Por tanto, las cianobacterias que son microorganismos vulnerables al estrés ambiental, como la desecación, la temperatura y la radiación UV, han adoptado estrategias de supervivencia al producir pigmentos fotoprotectores y compuestos bioactivos (Czerwik-Marcinkowska J. & Massalski A., 2018).

En la mayoría de las cianobacterias que habitan en cuevas y abrigos se observa la presencia de una vaina extracelular mucilaginosa, la cual varía en cuanto al número de capas y consistencia, aunque, esta diversidad es más pronunciada en las cianobacterias endolíticas. Esta estructura se encuentra rodeando la pared celular (Romero, 2012), por lo que juega un papel crucial en la adhesión al sustrato, hasta tal punto que a veces es imposible diferenciar entre el material biológico y no biológico (Asencio y Aboal, 2001). También actúa como depósito de agua, lo que permite que las cianobacterias sobrevivan a períodos de sequía (Keshari N. & Ashikary S.P., 2013). Esto puede ser un factor importante en el proceso de deterioro de las cuevas y abrigos puesto que la absorción y liberación de agua por

parte de la vaina provoca que se den fuerzas de expansión y comprensión, las cuales podrían fragmentar el sustrato (Asencio y Aboal, 2010).

Por otro lado, como menciona Asencio y col. (2004) la pared celular, las envolturas celulares y tilacoides son rasgos que pueden jugar un papel en la adaptación a entornos casmoendolíticos.

### 5.3. IMPACTO ANTROPOGÉNICO

El crecimiento de organismos fotoautótrofos en las cuevas se encuentra limitado por la zona de entrada de luz (Johnson K., 1979). Sin embargo, el impacto del turismo en estos ambientes ha alterado el gradiente de luz natural al instalar iluminación artificial, lo que puede tener importantes repercusiones en la composición de la lampeflora dentro de las cuevas (Mazina S. E. y Maximov V. N., 2011), dado que pueden llegar a desplazar las poblaciones y comunidades originales (Falasco E. y col., 2014).

En la entrada de las cuevas, en los abrigos y en las superficies alrededor de la luz artificial instalada en las cuevas para beneficio de los visitantes, las cianobacterias compiten por la luz con algas y musgos (Czerwik-Marcinkowska J. y Massalski A., 2018). Esta iluminación artificial puede estimular las algas fotosintéticas y las cianobacterias, que son antiestéticas y dañan los espeleotemas y otras superficies de las cuevas (Albertano y col., 2003; Falasco, 2014; Halvena y col., 2021). Del mismo modo, la lampeflora causa graves daños a las pinturas rupestres (Falasco, 2014), dado que al



*Figura 3. Fotografía de la pintura “ídolo de la Serreta” cubierta por comunidades de algas epilíticas (Asencio y Aboal, 2010)*

crecer sobre la superficie de la roca puede llegar a cubrir total o parcialmente las representaciones pictóricas, como es el caso de la pintura llamada “Ídolo de la Serreta” (Figura 3) (Asencio y Aboal, 2001).

Además, la luz artificial puede afectar negativamente, provocando una importante disminución de la humedad relativa, lo que puede ser letal para los microorganismos que habitan en las cuevas (Saiz-Jimenez y col., 2012a). En Baradla cave (Hungría) se observó como al instalar luz artificial, las comunidades de algas fotosintéticas y cianobacterias se propagaron rápidamente, llegando a duplicarse en tan solo 7 años (Mulec y Kosi, 2009).

A pesar de que las cianobacterias son los fotótrofos que mayor capacidad de adaptación a ambientes extremos presentan, en hábitats con menos estrés ambiental, como son los puntos iluminados por lámparas, son fácilmente cubiertas por algas eucariotas de rápido crecimiento (Mulec y Kosi, 2009).

Los turistas que visitan las cuevas son responsables de la transferencia de esporas de cianobacterias (Ivarsson y col. 2013), provocando contaminación biológica no intencionada (Albertano, 2012). Como consecuencia, esta alteración del entorno natural también puede modificar las comunidades de microorganismos, puesto que la iluminación artificial influye en el contenido de agua del sustrato y del aire (Czerwik-Marcinkowska y Massalski, 2018). Además, la presencia de turistas provoca un aumento tanto de la temperatura como de la concentración de CO<sub>2</sub> dentro de la cueva, lo que intensifica la erosión de la pared (Mulec y Kosi, 2009).

#### 5.4. MÉTODOS PARA LA ELIMINACIÓN DE LA FLORA ALGAL DE LAS ZONAS CON ILUMINACIÓN ARTIFICIAL

Se han aplicado métodos físicos y químicos para eliminar la lampeflora.

##### 5.4.1. FÍSICOS

La eliminación física de la flora algal con agua y cepillos daña la frágil estructura de cristales de los espeleotemas, además de que puede dispersar la infestación más fácilmente por toda la cueva. La forma más sencilla de restringir su crecimiento es la iluminación de las cuevas por tiempo limitado, pudiéndose emplear un sistema de interruptor automático para apagar la iluminación cuando no se este visitando. Sin embargo, en otros estudios se ha estimado que las comunidades de algas no pueden desarrollarse en gran medida si la iluminación en la cueva no excede las 100 horas al año (Mulec y Kosi, 2009), lo que supone que tendrían que disminuir mucho el número de visitas turísticas.

El crecimiento y la propagación se limitan aún más si se evita la iluminación de superficies húmedas y si se aumenta la distancia de iluminación entre los espeleotemas y la fuente de luz en más de dos metros (Byoung-woo, 2002).

Roldán M. (2006) determinó, mediante un análisis cuantitativo de biopelículas, que la iluminación verde puede ser un posible tratamiento para prevenir el crecimiento de biopelículas fotosintéticas.

La irradiación con UV-C es un método adecuado para limitar la proliferación de algas porque puede dañar tanto su aparato fotosintético como su ADN, puesto que blanquean la biopelícula degradando la clorofila (Borderie y col. 2011, 2014). Además, este tratamiento se ha considerado completamente seguro para las representaciones pictóricas que pueden encontrarse en las cuevas o abrigos (). El problema de este tratamiento es que en sus estudios se observó la reaparición de las biopelículas (Borderie y col. 2014).

##### 5.4.2. QUÍMICOS

Las sustancias químicas adecuadas para controlar el crecimiento de las comunidades algales alrededor de la iluminación artificial deben tener efectos duraderos y ningún impacto negativo sobre las rocas

de las cuevas y abrigos (Mulec y Kosi, 2009). Los biocidas más eficaces y menos tóxicos que se han estudiado no eliminan algunas cianobacterias filamentosas como *Scytonema julianum*, dado que se puede encontrar atrapadas en poros o grietas de la roca pudiendo así sobrevivir al biocida y luego reproducirse (Iliopoulou-Georgoudaki, 1993). Este género se ha desarrollado en un 14% de cuevas o abrigos analizados en este estudio (Tabla 2), por tanto, si en esas cuevas y abrigos *S. julianum* presenta un crecimiento casmoendolítico, estos biocidas no son eficaces. Faimon y col. (2003) demostraron que el hipoclorito de sodio (NaOCl) tiene éxito contra la lampeflora, sin embargo, este produce liberación de gas cloro, disminución del pH y erosiona la calcita. También, analizaron que una disolución con un 15% de peróxido de hidrógeno (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) destruía la lampeflora sin causar grandes daños en el entorno, pero se necesitan aplicaciones regulares de esta disolución sino la lampeflora vuelve a desarrollarse.

## 6. CONCLUSIONES Y PROYECCIÓN FUTURA

Durante muchos años se han estado realizando estudios sobre la diversidad de las cianobacterias y de las algas fotosintéticas en las cuevas y abrigos, microorganismos que han tenido que adaptarse para poder sobrevivir en estos ambientes tan extremos, pero que sus mecanismos de adaptación aún no se conocen con precisión (Mulec y Kosi 2008a, 2009). Varios estudios han revelado la presencia de una vaina mucilaginosa en las células de las cianobacterias, lo que puede haber sido una de las principales estrategias de adaptación a estos entornos. Asimismo, la aparición de heterocistos en las cianobacterias puede ser otra adaptación. En cuanto a las algas verdes y a las diatomeas no se conocen mecanismos de adaptación dado que han sido menos estudiadas que las cianobacterias.

Las condiciones microclimáticas de temperatura, humedad y radiación fotosintética activa en el interior de las cuevas, donde predomina la oscuridad, se suelen mantener constantes a lo largo del año, sin embargo, en las entradas de éstas y en los abrigos varían en función de las del exterior. No obstante, hay excepciones debido a la morfología y orientación de estas cavidades. Tanto las condiciones microclimáticas como la composición mineralógica determinan en gran parte la composición, distribución y estructura de la flora algal en las cuevas y los abrigos (Uher B. 2010).

En los últimos años, las actividades antropogénicas han aumentado en las cuevas y abrigos (Rabelo y col., 2018), por lo tanto, estas cavidades han sido adaptadas para las visitas turísticas con la instalación de sistemas de iluminación. Esta luz artificial produce cambios de temperatura y humedad relativa en el entorno de la cueva, beneficiando así el crecimiento invasivo de las algas fotosintéticas y las cianobacterias, las cuales provocan el biodeterioro y daño estético de las cavidades, por lo que es importante prevenirlo o eliminar las comunidades. Para prevenir la proliferación de estos microorganismos se debería realizar un estudio profundo antes de instalar un sistema de iluminación, además de realizar un monitoreo periódico de los microorganismos presentes en todos los elementos



de la cueva, sin embargo, eliminar las comunidades no es tan sencillo dado que se han estudiado varios métodos y, por el momento, no existe una solución ideal, por lo que sigue siendo necesario identificar soluciones óptimas para terminar con estas comunidades sin destruir o causar daños en el entorno de las cuevas y abrigos.

Por otro lado, las visitas que se realizan a las cuevas y abrigos deben realizarse de manera que se minimicen los efectos sobre estos microorganismos, como es evitar el contacto de los espeleotemas por parte de los visitantes dado que esto provoca la introducción de nutrientes y microbios.

El entorno de la cueva y abrigos está en una batalla constante para eliminar las cianobacterias y las algas fototróficas sin dañar las formaciones subyacentes ni las pinturas rupestres.

## 7. BIBLIOGRAFÍA

- 1) Aboal, M., Asencio, A. D., & Lopez-Jimenez, E. (2003). Morphological, ultrastructural and ecological study of *Asterocapsa divina* Komárek (Chroococcaceae, Cyanobacteria) from a cave of Southeastern Spain. *Archiv für Hydrobiologie: Algological Studies*, 57-65.
- 2) Albertano, P., Moscone, D., Palleschi, G., Hermosin, B., Saiz-Jimenez, C., Sanchez-Moral, S., ... & Giuliani, R. (2003). Cyanobacteria attack rocks (CATS): control and preventive strategies to avoid damage caused by cyanobacteria and associated microorganisms in Roman hypogean monuments. *Molecular biology and cultural heritage*, 151-162
- 3) Albertano, P. (2012). Cyanobacterial biofilms in monuments and caves. In *Ecology of cyanobacteria II* (pp. 317-343). Springer, Dordrecht.
- 4) Asencio, A. D., Aboal, M., & Hoffmann, L. (1996). A new cave-inhabiting blue-green alga: *Symphyonema cavernicolum* sp. nova (Mastigocladaceae, Stigonematales). *Archiv für Hydrobiologie: Algological Studies*, 73-82.
- 5) Asencio, A. D., & Aboal, M. (1996). Cyanophytes from Andragulla abrigo (Murcia, SE Spain) and their environmental conditions. *Archiv für Hydrobiologie: Algological Studies*, 55-72.
- 6) Asencio, A.D., & Aboal, M., (2000a). Algae from La Serreta cave (Murcia, SE Spain) and their environmental conditions. *Archiv für Hydrobiologie: Algological Studies*, 59-78.
- 7) Asencio, A. D., & Aboal, M. (2000b). A contribution to knowledge of chasmoendolithic algae in cave-like environments. *Archiv für Hydrobiologie: Algological Studies*, 133-151.
- 8) Asencio, A. D., & Aboal, M. (2001). Biodeterioration of wall paintings in caves of Murcia (SE Spain) by epilithic and chasmoendolithic micro algae. *Archiv für Hydrobiologie: Algological Studies*, 131-142.
- 9) Asencio, A. D., & Aboal, M. (2004). Cell inclusions in the chasmoendolithic Cyanophytes from cave-like environments in Murcia (SE Spain). *Archiv für Hydrobiologie: Algological Studies*, 117-127.
- 10) Asencio, A. D. (2010). Participación de los microorganismos en la conservación de las pinturas rupestres del abrigo de Ciervos Negros. *El abrigo de ciervos negros (Moratalla, Murcia)*, 123-126.
- 11) Asencio, A. D., & Aboal, M. (2011). In situ acetylene reduction activity of *Scytonema julianum* in Vapor cave (Spain). *International Journal of Speleology*, 40(1), 3.
- 12) Azúa-Bustos, A., González-Silva, C., Mancilla, R. A., Salas, L., Palma, R. E., Wynne, J. J., ... & Vicuña, R. (2009). Ancient photosynthetic eukaryote biofilms in an Atacama Desert coastal cave. *Microbial ecology*, 58(3), 485-496.
- 13) Barton, H. A., & Jurado, V. (2007). What's up down there? Microbial diversity in caves.
- 14) Beltrán, J. A., & Asencio, A. D. (2009). Cyanophytes from the L'Aigua cave (Alicante, SE Spain) and their environmental conditions. *Algological Studies*, 21-34

- 15) Bertolani, M., & Cigna, A. A. (1994). Activity of the scientific commission of "Grotta Grande del Vento" (Genga, Ancona, Central Italy). *International Journal of Speleology*, 23(1), 8.
- 16) Borderie, F., Laurence, A. S., Naoufal, R., Faisl, B., Geneviève, O., Dominique, R., & Badr, A. S. (2011). UV-C irradiation as a tool to eradicate algae in caves. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 65(4), 579-584.
- 17) Borderie, F., Tête, N., Cailhol, D., Alaoui-Sehmer, L., Boust, F., Rieffel, D., ... & Alaoui-Sossé, B. (2014). Factors driving epilithic algal colonization in show caves and new insights into combating biofilm development with UV-C treatments. *Science of the Total Environment*, 484, 43-52.
- 18) Bourrelly, P., & Dupuy, P. (1973). Quelques stations françaises de *Geitleria calcarea*, Cyanophycée cavernicole. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 35(1), 136-140.
- 19) Bruno, L., Billi, D., Bellezza, S., & Albertano, P. (2009). Cytomorphological and genetic characterization of troglobitic *Leptolyngbya* strains isolated from Roman hypogea. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(3), 608-617.
- 20) Buczkó, K., & Rajczy, M. (1989). Contributions to the flora of the Hungarian caves. II. Flora of three caves near Beremend, Hungary. *Studia Botanica Hungarica*, 21, 13-25.
- 21) Byoung-woo, K. (2002). Ecological study for the control of green contamination in Korean show caves. In Proceedings of the 4th Samcheok International Cave Symposium, Samcheok City, South Korea, Kangwon Development Research Institute (pp. 74-76).
- 22) Ciniglia, C., Pinto, G., & Pollio, A. (2017). *Cyanidium* from caves: a reinstatement of *Cyanidium chilense* Schwabe (Cyanidiophytina, Rhodophyta). *Phytotaxa*, 295(1), 86-88.
- 23) Ciniglia, C., Cennamo, P., De Natale, A., De Stefano, M., Sirakov, M., Iovinella, M., ... & Pollio, A. (2019). *Cyanidium chilense* (Cyanidiophyceae, Rhodophyta) from tuff rocks of the archeological site of Cuma, Italy. *Phycological Research*, 67(4), 311-319.
- 24) Claus, G. (1964). Algae and their mode of life in the Baradla Cave at Aggtelek II. *International Journal of Speleology*, 1(1), 2.
- 25) Couté, A. (1982). Ultrastructure d'une cyanophycée aérienne calcifiée cavernicole: *Geitleria calcarea* Friedmann. *Hydrobiologia*, 97(3), 255-274.
- 26) Couté, A. (1989). *Geitleria calcarea* Friedmann (Cyanophyceae, Hormogonophycidae, Stigonematales, Stigonemataceae): un cas d'adaptation à un milieu extrême. *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques*, 136(1), 113-130.
- 27) Czerwik-Marcinkowska, J., & Mrozinska, T. (2009). Epilithic algae from caves of the Krakowsko-Czestochowska Upland [Southern Poland]. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 78(4), 301-309.
- 28) Czerwik-Marcinkowska, J., & Mrozińska, T. (2011). Algae and cyanobacteria in caves of the Polish Jura. *Polish Botanical Journal*, 56(2), 203-243.

- 29) Czerwik-Marcinkowska, J. (2013). Observations on aerophytic cyanobacteria and algae from ten caves in the Ojców National Park. *Acta Agrobotanica*, 66(1).
- 30) Czerwik-Marcinkowska, J., Wojciechowska, A., & Massalski, A. (2015). Biodiversity of limestone caves: aggregations of aerophytic algae and cyanobacteria in relation to site factors. *Polish Journal of Ecology*, 63(4), 481-499.
- 31) Czerwik-Marcinkowska, J., & Massalski, A. (2018). Diversity of cyanobacteria on limestone caves. *Cyanobacteria*, 137-164.
- 32) Davis, J. S., & Rands, D. G. (1981). The genus *Geitleria* (Cyanophyceae) in a Bahamian cave. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 43(1), 63-68
- 33) Davis, J. S., & Rands, D. G. (1982). Lime incrusting *Hapalosiphon intricatus* (Cyanophyceae) and phosphate availability in a Florida cave. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 44(2), 289-294.
- 34) De Luca, D., Caputo, P., Perfetto, T., & Cennamo, P. (2021). Characterisation of Environmental Biofilms Colonising Wall Paintings of the Fornelle Cave in the Archaeological Site of Cales. *International journal of environmental research and public health*, 18(15), 8048.
- 35) Dobát, K. (1963). Höhlenalgen" bedrohen die Eiszeitmalereien von Lascaux. *Die Höhle, Wien*, 14(2), 41-45.
- 36) Ercegović, A. (1925). La végétation lithophytes sur les calcaires et les dolomites en Croatie. *Acta Botanica Croatica*, 1(1), 64-114.
- 37) Faimon, J., Štelcl, J., Kubešová, S., & Zimák, J. (2003). Environmentally acceptable effect of hydrogen peroxide on cave "lamp-flora", calcite speleothems and limestones. *Environmental Pollution*, 122(3), 417-422.
- 38) Falasco, E., Ector, L., Isaia, M., Wetzel, C. E., Hoffmann, L., & Bona, F. (2014). Diatom flora in subterranean ecosystems: a review. *International Journal of Speleology*, 43(3), 1.
- 39) Friedmann, I. (1962). The ecology of the atmophytic nitrate-alga *Chroococcidiopsis Kashaii* Friedmann. *Archiv für Mikrobiologie*, 42(1), 42-45.
- 40) Friedmann, E. I. (1979). The genus *Geitleria* (Cyanophyceae or cyanobacteria): distribution of *G. calcarea* and *G. floridana* n. sp. *Plant Systematics and Evolution*, 131(3), 169-178.
- 41) Golubic, S., Perkins, R. D., & Lukas, K. J. (1975). Boring microorganisms and microborings in carbonate substrates. In *The study of trace fossils* (pp. 229-259). Springer, Berlin, Heidelberg
- 42) Golubic, S., Friedmann, E. I., & Schneider, J. (1981). The lithobiotic ecological niche, with special reference to microorganisms. *Journal of Sedimentary Research*, 51(2), 475-478.
- 43) Guamán, M., & González, N. (2016). Catálogo de microalgas y cianobacterias de agua dulce del Ecuador. *Corporación Para La Investigación Energética*, 143.
- 44) Hajdu, L. (1966). Algological studies in the cave of Matyas Mount, Budapest, Hungary. *International Journal of Speleology*, 2(1), 12.

- 45) Hajong, P., Sanglyne, M. W., Dirborne, C. M., Koch, U., & Ramanujam, P. Diversity and distribution of algae in cave ecosystems of Meghalaya: An overview.
- 46) Havlena, Z., Kieft, T. L., Veni, G., Horrocks, R. D., & Jones, D. S. (2021). Lighting effects on the development and diversity of photosynthetic biofilm communities in Carlsbad Cavern, New Mexico. *Applied and Environmental Microbiology*, 87(6), e02695-20.
- 47) Hoffmann, L. (1989). Algae of terrestrial habitats. *The botanical review*, 55(2), 77-105.
- 48) Hoffmann, L., & Darienko, T. (2005). Algal biodiversity on sandstone in Luxembourg. *The Botanical Review*, 55, 77-105.
- 49) Iliopoulou-Georgoudaki, J., Pantazidou, A., & Theoulakis, P. (1993). An assessment of cleaning photoautotrophic microflora: the case of Perama cave, Ioannina Greece. *Mémoires de Biospéologie*, 20, 117-120.
- 50) Ivarsson, L. N., Ivarsson, M., Lundberg, J., Sallstedt, T., & Rydin, C. (2013). Epilithic and aerophilic diatoms in the artificial environment of Kungsträdgården metro station, Stockholm, Sweden. *International Journal of Speleology*, 42(3), 289-297.
- 51) Johnson, K. (1979). Control of Lampenflora at Waitomo Caves, New Zealand. In *Cave Management in Australia III: Proceedings of the 3rd Australasian Cave Tourism and Management Conference, Mount Gambier* (pp. 105-122). Adelaide, Australia: South Australian National Parks and Australian Speleological Federation.
- 52) Jones, H. J. (1965). Algological investigations in Mammoth cave, Kentucky. *International Journal of Speleology*, 1(4), 6.
- 53) Keshari, N., & Adhikary, S. P. (2013). Characterization of cyanobacteria isolated from biofilms on stone monuments at Santiniketan, India. *Biofouling*, 29(5), 525-536.
- 54) Kol, E. (1964). The microvegetation of a small ice-cave in Hungary. *International Journal of Speleology*, 1(1), 3.
- 55) Komarek, J. (2006). Cyanobacterial taxonomy: current problems and prospects for the integration of traditional and molecular approaches. *Algae*, 21(4), 349-375.
- 56) Lamprinou, V., Pantazidou, A., Papadogiannaki, G., Radea, C., & Economou-Amilli, A. (2009). Cyanobacteria and associated invertebrates in Leontari Cave, Attica (Greece). *Fottea*, 9(1), 155-164.
- 57) Lamprinou, V., Hernández-Mariné, M., Canals, T., Kormas, K., Economou-Amilli, A., & Pantazidou, A. (2011). Morphology and molecular evaluation of *Iphinoe spelaeobios* gen. nov., sp. nov. and *Loriellopsis cavernicola* gen. nov., sp. nov., two stigonematalean cyanobacteria from Greek and Spanish caves. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 61(12), 2907-2915.

- 58) Lamprinou, V. (2012a). Distribution survey of Cyanobacteria in three Greek caves of Peloponnese. *International Journal of Speleology*, 41(2), 12.
- 59) Lamprinou, V., Skaraki, K., Kotoulas, G., Economou-Amilli, A., & Pantazidou, A. (2012b). *Toxopsis calypsus* gen. nov., sp. nov.(Cyanobacteria, Nostocales) from cave 'Franchi', Peloponnese, Greece: a morphological and molecular evaluation. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 62(Pt\_12), 2870-2877.
- 60) Lecampionsumard, T. (1979). Les cyanophycées endolithes marines. Systématique, ultrastructure, écologie et biodestruction. *Oceanologica Acta*, 2(2), 143-156.
- 61) Lopez, P. J., Descles, J., Allen, A. E., & Bowler, C. (2005). Prospects in diatom research. *Current opinion in Biotechnology*, 16(2), 180-186.
- 62) Martinez, A., & Asencio, A. D. (2010). Distribution of cyanobacteria at the gelada cave(spain) by physical parameters. *Journal of Cave and Karst Studies*, 72(1), 11-20.
- 63) Mazina, S. E., & Maximov, V. N. (2011). Photosynthetic organism communities of the Akhshtyrskaya excursion cave. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 66(1), 37-41.
- 64) Moore, R. E., Cheuk, C., & Patterson, G. M. (1984). Hapalindoles: new alkaloids from the blue-green alga *Hapalosiphon fontinalis*. *Journal of the American Chemical Society*, 106(21), 6456-6457.
- 65) Mulec, J., & Kosi, G. (2008a). Algae in the aerophytic habitat of Račiške ponikve cave (Slovenia). *Natura Sloveniae*, 10(1), 39-49.
- 66) Mulec, J., Kosi, G., & Vrhovšek, D. (2008b). Characterization of cave aerophytic algal communities and effects of irradiance levels on production of pigments. *Journal of Cave and Karst Studies*, 70(1), 3-12.
- 67) Mulec, J., & Kosi, G. (2009). Lampenflora algae and methods of growth control. *Journal of cave and karst studies*, 71(2), 109-115.
- 68) Mulec, J., & Kubešova, S. (2010). Diversity of bryophytes in show caves in Slovenia and relation to light intensities. *Acta Carsologica*, 39(3).
- 69) Nikolić, N., Subakov-Simić, G., Golić, I., & Popović, S. (2021). The effects of biocides on the growth of aerophytic green algae (*Chlorella* sp.) isolated from a cave environment. *Archives of Biological Sciences*, (00), 27-27
- 70) Palik, P. (1966). Algae from the cave of Mátyás mount, Budapest, Hungary. *International Journal of Speleology*, 2(1), 14
- 71) Popović, S., Subakov Simić, G., Stupar, M., Unković, N., Predojević, D., Jovanović, J., & Ljaljević Grbić, M. (2015). Cyanobacteria, algae and microfungi present in biofilm from Božana Cave (Serbia). *International Journal of Speleology*, 44(2), 4.

- 72) Popović, S., Simić, G., Stupar, M., Unković, N., Krunić, O., Savić, N., & Grbić, M. (2017). Cave biofilms: characterization of phototrophic cyanobacteria and algae and chemotrophic fungi from three caves in Serbia. *Journal of Cave and Karst Studies*, 79(1), 10-23.
- 73) Popović, S., Nikolić, N., Jovanović, J., Predojević, D., Trbojević, I., Manić, L., & Subakov-Simić, G. (2019). Cyanobacterial and algal abundance and biomass in cave biofilms and relation to environmental and biofilm parameters. *International Journal of Speleology*, 48(1), 49-61
- 74) Popović, S. S., Petrović, K. M., Trnavac-Bogdanović, D. S., Milošević, D. L., Graovac, A. D., Trbojević, I. S., & Subakov-Simić, G. V. (2021). Cyanobacteria and algae from biofilm at the entrance zone of Petnica Cave. *Zbornik Matice srpske za prirodne nauke*, (140), 71-84.
- 75) Pouličková, A., & Hašler, P. (2007). Aerophytic diatoms from caves in central Moravia (Czech Republic). *Preslia*, 79(2), 185-204
- 76) Rabelo, L. M., Souza-Silva, M., & Ferreira, R. L. (2018). Priority caves for biodiversity conservation in a key karst area of Brazil: comparing the applicability of cave conservation indices. *Biodiversity and conservation*, 27(9), 2097-2129.
- 77) Ramanan, R., Kim, B. H., Cho, D. H., Oh, H. M., & Kim, H. S. (2016). Algae–bacteria interactions: evolution, ecology and emerging applications. *Biotechnology advances*, 34(1), 14-29.
- 78) Roldán, M. C. (2004). Distribution of phototrophic biofilms in cavities (Garraf, Spain). *Nova Hedwigia*, 329-351.
- 79) Roldán, M., Clavero, E., Canals, A., Gomez-Bolea, A., Ariño, X. & Hernández-Mariné, M. (2004). Distribution of phototrophic biofilms in cavities (Garraf, Spain). *Nova Hedwigia* 78, 329–351.
- 80) Roldán, M., Oliva, F., González del Valle, M. A., Sáiz-Jiménez, C., & Hernández-Mariné, M. (2006). Does green light influence the fluorescence properties and structure of phototrophic biofilms?. *Applied and Environmental Microbiology*, 72(4), 3026-3031.
- 81) Roldán, M., & Hernández-Mariné, M. (2009). Exploring the secrets of the three-dimensional architecture of phototrophic biofilms in caves. *International Journal of Speleology*, 38(1).
- 82) Roldán, M., Ramírez, M., Del Campo, J., Hernández-Mariné, M., & Komárek, J. (2013). *Chalicogloea cavernicola* gen. nov., sp. nov. (Chroococcales, Cyanobacteria), from low-light aerophytic environments: combined molecular, phenotypic and ecological criteria. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 63, 2326-2333.
- 83) Romero, M. D. B. (2010). *Atlas de organismos planctónicos en los humedales de Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.
- 84) Saiz-Jimenez, C., Miller, A. Z., Martin-Sanchez, P. M., & Hernandez-Marine, M. (2012a). Uncovering the origin of the black stains in Lascaux Cave in France. *Environmental microbiology*, 14(12), 3220-3231.

- 85) Saiz-Jimenez, C. (2012b). Microbiological and environmental issues in show caves. *World Journal of microbiology and biotechnology*, 28(7), 2453-2464.
- 86) Salamanca, E. J. P. (2005). *Algas como indicadoras de contaminación*. Universidad del Valle.
- 87) Smith, E. M., & Benner, R. (2005). Photochemical transformations of riverine dissolved organic matter: effects on estuarine bacterial metabolism and nutrient demand. *Aquatic Microbial Ecology*, 40(1), 37-50.
- 88) Uher, B. (2010). Cyanobacterium *Petalonema alatum* Berk. ex Kirchn.-species variability and diversity. *Fottea*, 10, 83-92.
- 89) Urzì, C., De Leo, F., Bruno, L., & Albertano, P. (2010). Microbial diversity in Paleolithic caves: a study case on the phototrophic biofilms of the Cave of Bats (Zuheros, Spain). *Microbial ecology*, 60(1), 116-129.
- 90) Van Landingham, S. L. (1965). Diatoms from Mammoth Cave, Kentucky. *International Journal of Speleology*, 1(4), 7.
- 91) Whitton B. (2012). *Ecology of Cyanobacteria II: Their Diversity in Space and Time*. London: Springer; 2012.
- 92) Zammit, G., Billi, D., Shubert, E., Kastovsky, J., & Albertano, P. (2011). The biodiversity of subaerophytic phototrophic biofilms from Maltese hypogea.
- 93) Zucconi, L., Gagliardi, M., Isola, D., Onofri, S., Andaloro, M. C., Pelosi, C., ... & Selbmann, L. (2012). Biodeterioration agents dwelling in or on the wall paintings of the Holy Saviour's cave (Vallerano, Italy). *International Biodeterioration & Biodegradation*, 70, 40-46.