

## Vida microbiana en las cavernas: el fascinante mundo de la biodiversidad subterránea y su papel en los procesos de deterioro

*Microbial life in caves: the fascinating world of underground biodiversity and its role in the deterioration processes*

**VALME JURADO Y CESÁREO SÁIZ-JIMÉNEZ**

*Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología, Consejo Superior de Investigaciones Científicas (IRNAS-CSIC), Avda. Reina Mercedes, 10, 41012 Sevilla. E-mail: vjurado@irnase.csic.es, saiz@irnase.csic.es*

**Resumen** El centro y sur de Europa posee un importante número de cuevas. Muchas de éstas son visitables y constituyen una atracción turística, mientras que otras no admiten visitas, por motivos científicos o culturales, como la protección del patrimonio rupestre. Un aspecto, al que no se suele prestar mucha atención, es la presencia de microorganismos en las rocas de paredes, techos y espeleotemas de una cueva y la evaluación de los posibles efectos que su colonización pueda tener sobre su conservación. En este trabajo se revisan algunos estudios sobre los microorganismos presentes en cuevas y su papel en los procesos de deterioro.

**Palabras claves:** Cuevas, microorganismos, bacterias, hongos, algas, artrópodos, biodiversidad, conservación.

**Abstract** *Central and Southern Europe has an important number of caves. Some of them are show caves, attracting tourism, while others are closed to visitors due to geological and cultural heritage protection. Attention is rarely paid to the microorganisms colonizing wall and ceiling rocks and speleothems, or the assessment of the microbial attack on cave minerals and speleothems related to conservation issues. Here we review cave microorganisms and their role in geological processes.*

**Keywords:** Caves, microorganisms, bacteria, fungi, algae, arthropods, biodiversity, conservation.

### INTRODUCCIÓN

La Organización de las Naciones Unidas para la Educación, Ciencia y Cultura (UNESCO) recomienda la identificación, protección y preservación del patrimonio natural y cultural de valor excepcional para la humanidad. Para la UNESCO, el patrimonio natural incluye formaciones geológicas excepcionales con valor científico, de conservación o estético, como las cuevas, y el patrimonio cultural lo constituyen lugares con valor histórico, estético, arqueológico, científico, etnológico o antropológico, del que un ejemplo son las cuevas con arte rupestre.

Lugares de interés geológico, reconocidos como Patrimonio Mundial, son el Parque Nacional de las cuevas de Carlsbad y el Parque Nacional de la cueva del Mamut en Estados Unidos, las grutas del karst de Aggtelek (Hungría) y del karst de Eslovaquia. Los lugares Patrimonio de la Humanidad de interés cultural son la cueva de Altamira y el arte rupestre paleolítico del norte de España, los lugares prehis-

tóricos y cuevas con pinturas del Valle de Vézère (Francia), las grutas de Mogao (China), entre otras (<http://whc.unesco.org/en/list/>).

Algunas cuevas son objeto de especial protección por sus pinturas rupestres, particularmente las de la península Ibérica y Francia, países que contienen el 96 % del arte paleolítico europeo (Fortea Pérez, 2005). Otras cuevas se benefician de algún tipo de protección nacional o regional, como la cueva de Castañar de Ibor en la provincia de Cáceres (Jurado *et al.*, 2010). Ello hace que nuestro país sea un territorio privilegiado en cuanto a la abundancia y variedad de formas kársticas subterráneas con representaciones rupestres, lo que ha dado lugar a que el turismo de masas ejerza una fuerte presión sobre algunas cuevas, que se han constituido en importantes focos de atracción turística (Sáiz-Jiménez *et al.*, 2011).

El turismo es una de las mayores industrias del mundo que, sin embargo, puede producir importantes impactos ambientales ocasionados por la adaptación de cuevas a las visitas y por los propios

visitantes. Algunos ejemplos de impactos severos fueron la construcción de muros de hormigón, galerías de acceso y pasillos artificiales en la cueva de Altamira, en el momento del descubrimiento o posteriormente (Lasheras *et al.*, 2011). La presión del turismo, a menudo fomentada por las autoridades políticas como una forma de desarrollo de una región se traduce, algunas veces, en acciones que son contraproducentes para la conservación de las cuevas. Lamentablemente los intereses económicos prevalecen a menudo sobre la protección del patrimonio natural y el arte rupestre.

En la gestión de una cueva visitable, uno de los aspectos generalmente ignorado, o al que se presta escasa atención, es la colonización de las rocas y espeleotemas por microorganismos. Salvo algunos casos espectaculares, que trascienden a los medios de comunicación, como el brote de hongos producido en la cueva de Lascaux (Francia), en el año 2001 (Alabouvette y Sáiz-Jiménez, 2011), o la invasión de bacterias en la Sala de Polícromos de la cueva de Altamira (Sáiz-Jiménez *et al.*, 2011), la microbiología de otras cuevas españolas y europeas ha sido poco investigada, aunque en los últimos años se está produciendo un mayor interés en documentar estos aspectos. El conocimiento de la presencia de microorganismos en una cueva y las vías de dispersión de éstos son necesarios a la hora de establecer una política de conservación y de prevención de invasiones microbianas en las cuevas, particularmente si albergan arte rupestre.

En su estado natural, algunas cuevas son oligotróficas (es decir, pobres en nutrientes) y con muy poca o ninguna conexión con la atmósfera exterior. Una vez descubierta, los numerosos proyectos de acondicionamiento para facilitar las visitas, el impacto de actividades antropogénicas sobre ella (agricultura, ganadería), la urbanización (construcción de viviendas, tiendas, restaurantes, áreas de

estacionamiento) y la visita masiva transforman el ecosistema prístino en otro con abundancia de nutrientes disponibles.

Las cuevas originalmente carecen de luz, presentan una temperatura constante a lo largo del año y extensas áreas de formaciones minerales, lo que les confieren características particulares desde el punto de vista microbiológico. Los microorganismos ocupan todos los nichos de una cueva, estando distribuidos por el aire, agua, sedimentos, rocas y espeleotemas. En ocasiones, la colonización microbiana es visible a simple vista, como manchas coloreadas, redondas o irregulares producidas por el crecimiento de bacterias en forma de películas microbianas o *biofilms* (Fig. 1A). Otras veces adoptan formas caprichosas, con una morfología fractal (Fig. 1B). En los casos de hongos, éstos crecen sobre sustratos orgánicos introducidos en la cueva, adoptando un crecimiento típico en forma de largas hifas que se elevan sobre el sustrato (Fig. 1C), o formando un entramado de micelios, de variados colores. Asimismo, los hongos colonizan superficies metálicas, plásticos, maderas, papel, etc. introducidos en la cueva. Las cianobacterias y algas son favorecidas por las instalaciones de lámparas fijas para la iluminación, y tiñen de un color verde las paredes, techos y espeleotemas circundantes, debido a la producción de clorofila (Fig. 1D).

A finales del siglo XX los artículos publicados sobre la microbiología de cuevas se realizaban tomando muestras que se incubaban en el laboratorio a fin de aislar e identificar las bacterias presentes en las rocas y sedimentos (Groth *et al.*, 1999; Laiz *et al.*, 1999, 2000). A comienzos del siglo XXI aparecen los primeros artículos donde se aplican métodos moleculares para el estudio de las comunidades microbianas en cuevas (Schabereiter-Gurtner *et al.*, 2002a, b). Sin embargo, cada método tiene sus ventajas e inconvenientes.

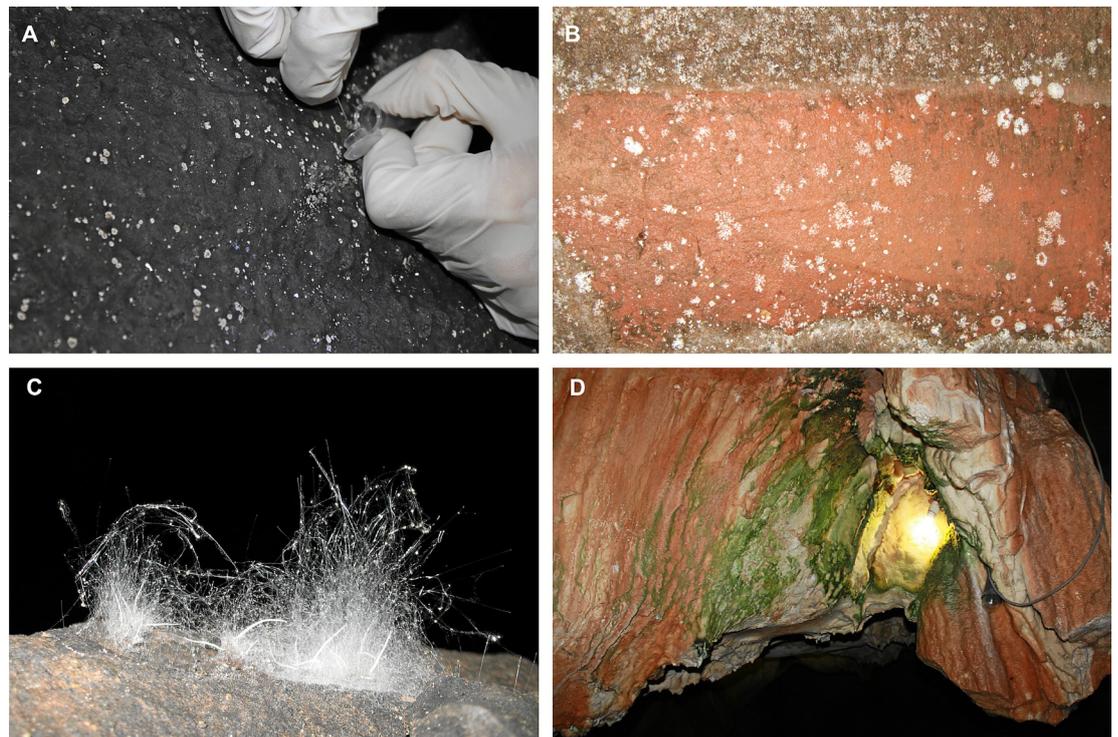


Fig. 1. A. *Biofilms* microbianos sobre espeleotema en la cueva de Ardales (Málaga); B. Crecimiento fractal de colonias microbianas en la Tomba della Pellegrina, Toscana (Italia); C. Hongos creciendo sobre excrementos de roedor en la cueva de Ardales; D. Crecimiento de cianobacterias y algas debido a la iluminación artificial en la cueva del Tesoro (Málaga).

El aislamiento y cultivo de bacterias permite reproducir en el laboratorio los efectos de la colonización microbiana sobre las rocas y minerales (Cañaveras *et al.*, 1999, 2001), así como identificar y describir un importante número de nuevas especies, lo que demuestra el desconocimiento de la diversidad microbiana en ambientes subterráneos (Jurado *et al.*, 2006, 2008a, 2009a). El aislamiento de una cepa bacteriana no significa que esta especie esté metabólicamente activa en una cueva, sino que podría haber llegado a ella transportada por el aire desde el exterior o encontrarse inactiva y atrapada en un *biofilm*. De hecho la gran mayoría de bacterias aisladas de cuevas forman esporas (especies de los géneros *Streptomyces*, *Micrococcus*, *Bacillus*, *Arthrobacter*) y éstas se dispersan en el aire.

Por su parte, la biología molecular permite la extracción del ADN de una muestra y determinar los microorganismos presentes, sean bacterias, hongos, algas, o protozoos. Estas técnicas han detectado la presencia de grupos de bacterias desconocidas en cavidades subterráneas. Los métodos habituales, sin embargo, no permiten distinguir el estado metabólico de la especie correspondiente. Puede tratarse de ADN antiguo, de células muertas, de una bacteria que creció en su día, pero que ya no está activa, de una spora transportada por el aire, de una contaminación, bien originada en la cueva o en el laboratorio, o de una especie que realmente estaba activa en la cueva. Por ello, el ADN sólo permite distinguir los microorganismos presentes (vivos o muertos) en el momento de la toma de muestras. Si se quiere conocer realmente el estado metabólico de un organismo y su actividad en la cueva, ha de estudiarse el ARN, que incluye protocolos de extracción y manipulación más complejos, por lo que esta técnica ha sido escasamente aplicada en el estudio de microorganismos metabólicamente activos en cuevas (Martín-Sánchez *et al.*, 2012b). La cantidad de ARN en una célula es proporcional a su actividad metabólica (Molin y Givskov, 1999), por lo que los análisis de ARN permiten discriminar los microorganismos que participan activamente en los procesos biogeoquímicos que ocurren en una cueva. Esto representa un gran avance en el campo de la conservación de las cuevas, ya que la identificación de especies que son metabólicamente activas permite a los investigadores relacionar estrategias de colonización con actividad metabólica y proponer medios de control específicos para los microorganismos activos. La reciente aplicación de estas metodologías ha proporcionado información muy interesante sobre los hongos que colonizaban la cueva de Lascaux y su evolución en el tiempo. De hecho, en los últimos años se ha observado una sucesión de *Ochroconis* spp., *Acremonium* spp. y levaduras negras en las manchas negras que afectan a las pinturas rupestres (Martín-Sánchez *et al.*, 2012b).

La utilización de técnicas moleculares, para la detección de microorganismos metabólicamente activos, están empezando a revelar la importancia de grupos de bacterias y hongos hasta entonces desconocidos en cuevas. Ello es de especial importancia, ya que, en cuevas, la utilización de biocidas o cualquier otro agente químico empleado en una limpieza y eliminación de microorganismos, debe

llevar aparejado un control y seguimiento de la efectividad del producto y de la completa eliminación del problema. Desgraciadamente la carencia de control en las labores de limpieza y restauración y de los productos utilizados ha dado lugar a problemas difíciles de solucionar *a posteriori*. Actualmente, en nuestro grupo se han desarrollado las técnicas necesarias para discriminar los hongos activos, que se han aplicado en cuevas españolas y francesas, donde se estudiaron las comunidades fúngicas antes, durante y después de la aplicación de biocidas (Jurado *et al.*, 2010; Martín-Sánchez *et al.*, 2012b).

En este trabajo se revisan los principales grupos de microorganismos presentes en cuevas, su papel en los procesos de deterioro y las pautas para la conservación de cuevas.

## BACTERIAS

La colonización de una cueva es un proceso natural. Las cuevas, aún sin descubrir ni expuestas a las visitas, ya se encuentran colonizadas por microorganismos. Durante milenios, estas cavidades subterráneas han mantenido un delicado equilibrio entre microorganismos y animales cavernícolas autóctonos, que se rompe tan pronto como las personas eliminan la barrera que aislaba la cueva del exterior y se producen las visitas. En ese momento, la cueva se ve sometida al impacto de las comunidades microbianas y animales del exterior, que alteran el ecosistema y ejercen una enorme presión sobre los habitantes originales, pudiendo llegar a desplazarlos. Una cueva, generalmente oligotrófica (con escasa materia orgánica disuelta en las aguas de goteo) se ve desbordada por la abundante materia orgánica procedente del exterior, donde los visitantes son un vector importante, que altera profundamente la cadena trófica.

Lavoie y Northup (2006) sugirieron que determinadas bacterias podían utilizarse como indicadores de las actividades humanas en las cuevas de los Estados Unidos. Éstas eran *Escherichia coli*, *Staphylococcus aureus* y *Bacillus* spp. Los resultados mostraron un aumento de los niveles de estas bacterias en las zonas más frecuentadas por las visitas. Éstas y otras bacterias, con un marcado perfil antropogénico, pueden encontrarse en cuevas españolas visitables (García-Antón *et al.*, 2014).

Las publicaciones sobre bacterias en cuevas españolas son relativamente escasas en comparación con otros ecosistemas terrestres y acuáticos. Sin embargo, en las dos últimas décadas se ha incrementado el estudio de la microbiología de cuevas, tanto españolas como europeas y norteamericanas. Algunos estudios han mostrado que las bacterias encontradas en cuevas españolas son mayoritariamente heterótrofas (Schabereiter-Gurtner *et al.*, 2002a, b), al igual que las de cuevas francesas (Bastian *et al.*, 2009) e italianas (Groth *et al.*, 2001).

En nuestro país los estudios de biología molecular aplicados a las pinturas rupestres se iniciaron con los trabajos de Schabereiter-Gurtner *et al.* (2002a, b), quienes investigaron las comunidades microbianas presentes en una muestra de pintura roja de un bisonte de la cueva de Altamira, y de varias

Fig. 2. A. Colonizaciones amarillas y blancas sobre las paredes de la cueva de Altamira; B. Crecimiento de cianobacterias en una estalactita de la cueva del Tesoro (Málaga); C. Manchas negras sobre la pared de la cueva de Lascaux (Francia); D. Manchas negras con abundantes colémbolos en la cueva de Lascaux; E. Pintura rupestre realizada con guano en Grotta dei Cervi (Italia); F. Detalle de los óxidos de manganeso depositados sobre las hifas del hongo *Acremonium nepalense*, aislado de la cueva de Lascaux (Sáiz-Jiménez et al., 2012).



muestras de colonias microbianas de la cueva de Tito Bustillo. Recientemente se distinguieron cuatro tipos de colonias microbianas en la cueva de Altamira, en función de su color: amarillas, blancas, grises y verdes (Sáiz-Jiménez et al., 2011) (Fig. 2A). Éstas se distribuían desde la entrada hasta la sala de Polícromos y la sala de los Muros decreciendo progresivamente hacia el interior de la cueva. Cada tipo de colonias estaba compuesto por un elevado número de

diferentes especies de bacterias (Porca et al., 2012; Cuezva et al., 2012). Su distribución espacial en la cueva demostró que cada tipo se alojaba en distintos nichos, donde los aportes de materia orgánica y los parámetros microclimáticos variaban. Así, las colonias amarillas predominaban en la entrada y sala denominada Cocina, su número decrecía en el Cruce y en la galería de acceso a Polícromos, eran raras en la sala de los Muros y estaban ausentes en Polícro-

mos. Estas colonias se encontraban en lugares donde existía una mayor variación de los parámetros microclimáticos. Las colonias blancas se distribuían a lo largo de las galerías hasta Polícromos, siendo las más eficientes en la colonización de ésta última sala, con condiciones microclimáticas muy estables. Las colonias grises estaban muy representadas en la sala de los Muros, pero también aparecían en el Cruce y en la galería de acceso a Polícromos, con variaciones microclimáticas intermedias, aunque recientemente se detectaron en la propia sala de Polícromos. Las colonias verdes correspondían a microorganismos fotosintéticos que se desarrollaron por efecto de la iluminación artificial en la sala de Polícromos (Sáiz-Jiménez *et al.*, 2011).

## MICROORGANISMOS FOTOSINTÉTICOS

Con el fin de facilitar las visitas, en muchas cuevas se instala una iluminación artificial fija, lo que conduce a la colonización de las paredes, techos, sedimentos y espeleotemas por cianobacterias y algas. Estos microorganismos fotosintéticos sólo se encuentran naturalmente en las entradas de las cuevas, sometidas a la influencia directa de la luz solar, y suelen desaparecer a medida que se progresa hacia el interior. Las principales especies de cianobacterias presentes en cuevas y catacumbas han sido descritas por Albertano (2012), quien ha efectuado estudios en las catacumbas de Roma encaminados a controlar los microorganismos fotosintéticos mediante la utilización de lámparas cuya luz se emita en longitudes de onda que inhiban su crecimiento. Una elegante demostración experimental sobre el efecto de la luz verde en las comunidades fotosintéticas fue publicada por Roldán *et al.* (2006). En los casos en que la colonización es reciente y superficial, la eliminación es fácil (Akatova *et al.*, 2009), pero si son colonizaciones antiguas y estos microorganismos han quedado englobados en cristales de calcita, la desaparición del color verde en estalactitas y estalagmitas implicaría un ataque químico para disolver la calcita y liberar las células con clorofila.

En cuevas con pinturas rupestres se han documentado varios casos sobre la acción de los microorganismos fotosintéticos. Uno de ellos fue el de la cueva de Lascaux, que hacia los años 60 del siglo pasado, 20 años después de su descubrimiento, fue invadida por el alga *Bracteacoccus minor* como consecuencia de la iluminación utilizada para mostrar las pinturas a las visitas (Lefèvre, 1974). En 1963 los tratamientos con estreptomycin y penicilina para combatir las bacterias, más formaldehído para erradicar las algas, dieron lugar al comienzo de las drásticas manipulaciones que ha sufrido esta cueva para luchar con las periódicas colonizaciones microbianas, y que hoy día aún continúan.

Otros casos están representados por las cuevas del Tesoro y Nerja, en Málaga, donde la iluminación artificial ha inducido el crecimiento de cianobacterias y algas, tanto en las estalactitas y estalagmitas como en los sedimentos de la cueva (Fig. 2B). En la cueva del Tesoro se ha llevado a cabo este año la eliminación y limpieza de las zonas colonizadas por los microorganismos fotosintéticos (Jurado *et al.*,

2014) y en la cueva de Nerja se está investigando la utilización de sistemas de iluminación compatibles con la conservación y la inhibición de tales microorganismos (Del Rosal *et al.*, 2014).

## HONGOS

De todos los microorganismos presentes en una cueva, los hongos son, en gran medida, los más preocupantes debido a su alta tasa de producción de esporas y dispersión por el aire (Porca *et al.*, 2011). La mayoría de tales hongos provienen del exterior y penetra en la cueva mediante corrientes de aire por la puerta de entrada, confirmando el papel de la atmósfera como un vehículo para el transporte y dispersión de microorganismos y nutrientes dentro de la cueva. Ello se ha demostrado fehacientemente en la cueva de Altamira, donde las especies de hongos más abundantes en su interior se corresponden con las existentes en el aire exterior (Porca *et al.*, 2011; García-Antón *et al.*, 2014).

Los mecanismos que conducen a la proliferación de hongos en determinadas cuevas son desconocidos. Generalmente, un brote de hongos aparece de repente y no existe constancia de sus causas. El nivel de conocimientos existentes sobre la ecología de las comunidades microbianas en cuevas, y las peculiares características del ecosistema, hacen muy difícil poder combatir con éxito la diseminación de hongos en cuevas, una vez que éstos se han establecido.

Tras la colonización masiva de la cueva de Lascaux en el año 2001, por el hongo *Fusarium solani*, se desató una polémica a nivel mundial, donde los medios de comunicación por una parte, asociaciones de protección del Patrimonio por otra y el Ministerio de Cultura francés debatieron sobre las causas de la colonización y los métodos para combatirla (Coye, 2011). Se ha especulado con el hecho de que el brote de la cueva de Lascaux pudo ser debido a la introducción de agua y fango como consecuencia de lluvias torrenciales, poco antes de la invasión. En esta cueva se utilizó masivamente el biocida cloruro de benzalconio para combatir *F. solani*, caracterizado por la formación de masas de hifas blancas sobre el suelo y paredes. El empleo durante años sucesivos de este biocida ha seleccionado bacterias y hongos resistentes al tratamiento y, en los últimos años, han aparecido manchas negras sobre los paneles de pinturas. Estas manchas negras están producidas por el crecimiento de hongos dematiáceos, cuyas paredes contienen melaninas, y se han descrito dos nuevas especies de hongos implicados en el proceso (Martín-Sánchez *et al.*, 2012a). Otras manchas negras son debidas a la acumulación biogénica de minerales (Fig. 2C). La cueva de Lascaux se considera actualmente como ejemplo de una inadecuada gestión en la forma de combatir los brotes de hongos.

El 26 de agosto de 2008 se descubrió en la cueva de Castañar de Ibor (Cáceres), un crecimiento masivo de *Fusarium solani* y *Mucor circinelloides*, debido a un vertido accidental de residuos (vómito de un visitante) que en 40 horas dio lugar a una colonización masiva de los sedimentos (Jurado *et al.*, 2010).

El brote se pudo controlar con eficacia mediante una limpieza mecánica superficial de los sedimentos y la utilización de peróxido de hidrógeno para oxidar la materia orgánica residual y eliminar las estructuras fúngicas no accesibles.

El aire de la cueva de Altamira, como otras tantas cuevas, tiene una abundante carga de bacterias y de hongos. Sin embargo, aunque este hecho era conocido con anterioridad, los hongos no habían afectado a las paredes. Una teoría sobre el comportamiento de los hongos en Altamira fue publicada por Jurado *et al.* (2009b), quienes también discutieron los mecanismos de introducción de tales hongos. En general, parece ser que, aparte de la introducción de esporas procedentes del exterior por corrientes de aire, dos factores fundamentales son la existencia de insectos, que portan hongos entomófilos y/o entomopatógenos, y de roedores, cuyos excrementos favorecen el crecimiento de hongos y la dispersión en la cueva de conidios (Jurado *et al.* 2008a). Cualquier material, sea orgánico o inorgánico, que actualmente se introduzca en la cueva es rápidamente colonizado por hongos, de ahí el peligro que suponen las visitas, tema que ha sido ampliamente discutido en recientes publicaciones (Sáiz-Jiménez *et al.*, 2011; Sánchez-Moral *et al.*, 2014).

## OTROS HABITANTES DE CUEVAS

Las cuevas contienen una abundante población de artrópodos que generalmente es ignorada a la hora de considerar las herramientas de gestión. Dependiendo de la adaptación y el tiempo de permanencia en la cueva, los artrópodos se clasifican como troglóxenos, aquellos que encuentran refugio temporal en una cueva, troglófilos cuando pueden completar su ciclo de vida en el interior o exterior de la cueva, y troglobios, cuya vida transcurre completamente en la cueva. Estos artrópodos se alimentan de bacterias, hongos, protozoos, ácaros o excrementos de animales.

La existencia de artrópodos es especialmente importante en las cuevas con pinturas rupestres, donde se ha demostrado que, no sólo transportan las esporas de los hongos sino que muchos de esos hongos son parásitos de determinados grupos de insectos, que terminan matando al huésped y utilizando su cuerpo para producir esporas y colonizar otros ambientes. Jurado *et al.* (2008b) han publicado una lista de los principales géneros de hongos entomopatógenos. Mariposas, polillas, moscas, mosquitos, escarabajos, arañas, ácaros, colémbolos, todos muy frecuentes en cuevas, soportan especies de hongos entomopatógenos. También los nemátodos presentes en las aguas y suelos son atacados por este tipo de hongos. La mayoría de éstos son capaces de crecer a partir de la escasa materia orgánica disuelta en las aguas de goteo de una cueva, lo que indica el tremendo potencial colonizador que poseen.

Recientemente ha llamado la atención la presencia de una abundante población de colémbolos en cuevas con arte rupestre, como las de Altamira y Lascaux (Fig. 2D). En este último caso, los colémbolos se encontraban asociados a las manchas negras que cubrían los sedimentos, bancadas y paredes de

la cueva, de cuyos hongos se alimentaban (Martín-Sánchez *et al.*, 2012c). Estos colémbolos ingieren las esporas, que no son destruidas tras su paso por el tracto digestivo, y son eliminadas con los excrementos. Estas esporas, en presencia de la materia orgánica y de suficiente humedad, germinan, colonizando los excrementos y contribuyendo a su dispersión por toda la cueva.

Los excrementos de roedores también soportan abundantes poblaciones de hongos. La presencia de unos pocos roedores es una de las mayores agresiones que una cueva puede sufrir, debido tanto a su capacidad reproductiva como a la de los hongos especializados en colonizar los excrementos, generalmente especies de los géneros *Penicillium*, *Aspergillus* y *Mucor*, capaces de generar en pocos días millones de conidios que se distribuyen por toda la cueva mediante las corrientes de aire, y que posteriormente colonizarán cualquier tipo de materia orgánica presente en la cueva.

Además, los murciélagos contribuyen en gran medida a la contaminación de una cueva debido a la excreción de importantes cantidades de guano, ricos en materia orgánica, urea y fosfatos. En algunos casos este guano fue utilizado en el Neolítico para efectuar pinturas rupestres, como en la Grotta dei Cervi, en Italia (Groth *et al.*, 2001) (Fig. 2E) o la cueva Magura en Bulgaria.

## EL PAPEL DE LOS MICROORGANISMOS EN LOS PROCESOS DE DISOLUCIÓN Y PRECIPITACIÓN MINERAL

Los microorganismos tienen una marcada influencia sobre los procesos biogeoquímicos que se producen en las cuevas, ya que son capaces de mediar en los procesos constructivos y destructivos de minerales. Una revisión de estos procesos en la cueva de Altamira fue publicada por Cañaveras *et al.* (2001). Aunque una gran mayoría de estudios se ha centrado en los depósitos de calcita, componente mayoritario de las estalactitas, estalagmitas y *moonmilk*, otros minerales como hidromagnesita, óxidos de hierro y manganeso, ópalo, también tienen un marcado origen biogénico (Cañaveras *et al.*, 1999, 2001; Cuezva *et al.*, 2003, 2012; Miller *et al.*, 2014a).

Entre los procesos constructivos se incluyen la calcificación, la precipitación de cristales sobre núcleos activos, también denominada biomineralización. Distintos grupos de microorganismos contribuyen a la calcificación, como las cianobacterias *Scytonema julianum*, *Geitleria calcarea* y *Loriellopsis cavernícola*, entre otras (Albertano, 2012), que tienen vainas de calcita en cuyo interior se aloja el organismo, especies de bacterias como *Acinetobacter*, *Agromyces*, *Bacillus*, *Phyllobacterium*, *Rhodococcus*, o *Streptomyces* (Laiz *et al.*, 1999; Sánchez-Moral *et al.*, 2003, 2004) capaces de formar cristales de distintos minerales, así como diversas especies de algas y hongos.

Un aspecto interesante a destacar es la producción de birnesita (MnO<sub>2</sub>) por hongos en cuevas. En la cueva de Lascaux, aparecieron dos tipos de manchas negras, una sobre las paredes de caliza, que

afectaban a las pinturas, y otras sobre las bancadas de las galerías, de naturaleza arcillosa. Mientras que las primeras estaban formada por el crecimiento del hongo *Ochroconis lascauxensis* y la acumulación de su melanina (Martín-Sánchez *et al.*, 2012a), las segundas se debían a la precipitación de abundantes agregados de óxido de manganeso biogénico depositados sobre las hifas del hongo *Acremonium nepalense*. El cultivo de este hongo en el laboratorio reprodujo el proceso y transformó el Mn (II) soluble (sulfato de manganeso) en Mn (III, IV) insolubles (principalmente birnesita), asociados a los micelios (Fig. 2F). Experimentalmente se dispuso en el laboratorio de dos tipos de rocas, una caliza y otra arenisca. *Acremonium nepalense* no fue capaz de depositar Mn en sus hifas en el cultivo sobre caliza, sino sólo escasas y dispersas cantidades de calcita, mientras que sobre la arenisca con un contenido en arcilla del 10-20%, similar al de los bancales de la cueva de Lascaux, el hongo depositó abundantes agregados de óxido de manganeso sobre y alrededor de las hifas (Sáiz-Jiménez *et al.*, 2012).

Estos ejemplos demuestran la necesidad de considerar el medio subterráneo dentro de un concepto global, donde se integren la geología, mineralogía, geoquímica, microbiología y biología molecular. De lo contrario, no se podrían llegar a entender las complejas relaciones entre los microorganismos y su ambiente, es decir, conocer la ecología microbiana de las cuevas.

En la última década, la biología molecular ha emergido como la principal técnica utilizada en la investigación microbiológica de cuevas. Desgraciadamente, el empleo de la microscopía no es tan frecuente, y en los artículos recientes, basados en técnicas moleculares raramente se presentan datos de microscopía electrónica, microscopía láser confocal, así como otras técnicas analíticas, que son esenciales para el estudio de la biogeoquímica, ecología, distribución y actividad de los microorganismos en un ecosistema.

El uso de técnicas de microscopía y análisis químicos complementarios puede revelar la presencia de microorganismos con morfologías enigmáticas que, de lo contrario, no podrían ser detectados y, así, proporcionar información sobre la actividad de los microorganismos en los procesos geológicos. Un ejemplo de ello es la observación de filamentos reticulados con vainas mineralizadas en las muestras de sedimentos y rocas obtenidos de un buen número de cuevas de distintos continentes e islas (Miller *et al.*, 2012a,vb).

Los filamentos reticulados han sido descritos en cuevas de Nuevo México y de la isla de Cabo Verde, Galápagos y Pascua, en un túnel de granito en Portugal (Miller *et al.*, 2012a, 2014b). En España, se han localizado en la cueva de Ardales (Málaga) (Miller *et al.*, 2012b) y tubos de lava en la isla de La Palma (Miller *et al.*, 2014b). Estos filamentos presentan una vaina o cubierta mineral enriquecida en hierro (Fe), calcio (Ca) o manganeso (Mn). Su procedencia es desconocida y a día de hoy no se puede adscribir a un grupo bacteriano determinado, aunque el interior de los filamentos muestra claras evidencias de estructuras biológicas, como se ha observado al microscopio electrónico de transmisión (Miller *et al.*,

2012a, c). Las vainas de los filamentos reticulados encontrados en distintas cuevas se forman por un proceso de biomineralización que depende de los diferentes elementos químicos presentes en el ambiente donde estos microorganismos se desarrollan.

Frente a un proceso constructivo se opone el destructivo. Un gran número de microorganismos dejan huellas de su actividad metabólica en minerales y rocas. Así las bacterias mediante la excreción de ácidos disuelven minerales o producen corrosión (Macalady *et al.*, 2007). Se ha documentado evidencias de esta actividad en distintos tipos de materiales como calizas, silicatos o rocas volcánicas (Cañaveras *et al.*, 2001; Miller *et al.*, 2014b). Las cianobacterias tienen la capacidad de perforar las calizas, cristales de calcita u otros minerales como se ha observado mediante microscopía electrónica (Albertano, 2012). Esta actividad es también común en otras bacterias; así Cañaveras *et al.* (2001) observaron la presencia de perforaciones en la superficie de una muestra de estalactita, incubada durante tres meses en el laboratorio por la bacteria *Streptomyces xanthophaeus*, aislada de las paredes de la cueva de Tito Bustillo.

Los hongos son muy abundantes en las cuevas, sobre todo las visitables (Porca *et al.*, 2011). Su adhesión al substrato mineral en zonas húmedas, con agua de condensación y carbono orgánico disuelto puede dar lugar a una abundante colonización. En estos casos, las hifas de hongos son igualmente capaces de penetrar en las rocas y minerales mediante la excreción de ácidos, como se observó en un ensayo de exposición de distintas rocas al aire de la cueva de Altamira (Jurado *et al.*, 2009b).

## CONSERVACIÓN DE CUEVAS

El turismo de ocio y las frecuentes visitas a muchas cuevas pueden considerarse como un peligro potencial para la conservación del patrimonio natural y cultural. Los arqueólogos, geólogos y microbiólogos están de acuerdo en el efecto beneficioso de cerrar determinadas cuevas para garantizar su conservación (Coye, 2011; Sáiz-Jiménez *et al.*, 2011).

La visita a una cueva origina una serie de impactos perjudiciales. Aparte de los que se producen sobre el microclima y la geoquímica de la cueva, las visitas tienen una decidida influencia en las comunidades microbianas. Ello se debe al aporte de materia orgánica que se introduce en el calzado de los visitantes, las fibras de tejidos y cabellos que se desprenden durante la visita, o los residuos que se abandonan en la cueva. Este aporte de materia orgánica, ajena a la propia cueva, da lugar a la colonización de microorganismos, no inicialmente presentes e inviábiles en cuevas oligotróficas con bajos niveles de contaminación.

En muchas cuevas, las colonizaciones, bien de bacterias u hongos, son visualmente apreciables. Aparte del negativo efecto estético que producen, si el crecimiento de microorganismos se origina sobre las pinturas, se dificulta su eliminación y se compromete su conservación.

La erradicación de los microorganismos en las cuevas puede llegar a ser un proceso pelagroso y,

en muchos casos, desaconsejable. La limpieza provoca cambios sin precedentes en la biodiversidad de la cueva, al eliminar unos microorganismos, más o menos autóctonos, y abrir la puerta a la colonización de otros, ajenos a la cueva y potencialmente más peligrosos, al ser más versátiles, hechos confirmados en la cueva de Lascaux (Martín-Sánchez *et al.*, 2012b).

Cuando la conservación de una cueva está comprometida y no se puede/quiere cerrar a las visitas es necesario efectuar una adecuada gestión, que incluya un control ambiental, tanto del interior de la cueva como del perímetro exterior y de las visitas. Ello contribuirá a mitigar los efectos de los visitantes en aras de una mejor conservación.

En algunas cuevas con importantes deterioros se ha tratado de restaurar los daños producidos. Sin embargo, ninguna cueva dañada puede ser revertida a su estado original, una vez que ya ha sido perturbada ecológicamente. Un excelente ejemplo de ello es la cueva de Lascaux en Francia (Alabouvette y Sáiz-Jiménez, 2011; Martín-Sánchez *et al.*, 2012b).

La restauración y conservación de una cueva con pinturas rupestres necesita un abordaje multidisciplinar en el que intervengan disciplinas variadas y necesarias para comprender el complejo funcionamiento de éstas. Ello incluye la geología, hidrología, climatología, física, química, microbiología, zoolo-gía, no por separado o independientemente una disciplina de otra sino integradas en un concepto global. Por lo tanto, los errores de gestión son comunes debido a la falta de interacción entre diferentes profesionales y disciplinas, o incluso cuando se produce esta interacción, los problemas pueden aparecer por mal asesoramiento por parte de profesionales no especializados.

Un aspecto que no ha sido suficientemente investigado en los estudios de conservación de cuevas es la presencia y papel de los microorganismos en el aire. Recientemente se ha mostrado la importancia de los estudios aerobiológicos como instrumento de ayuda para la gestión y conservación de las cuevas, habiéndose establecido un índice de peligrosidad. Este índice se basa en datos sobre la concentración de esporas de hongos en el aire de la cueva, conocimiento de la historia de la cueva y gestión, y en un estudio detallado de las diferentes salas de las cuevas. El índice clasifica las cuevas en cinco categorías de riesgo: la categoría 1 se aplica a una cueva sin problemas de hongos, la categoría 2 engloba a cuevas donde se ha producido una señal de alarma por la creciente concentración de esporas, la categoría 3 incluye cuevas amenazadas por hongos con concentraciones moderadamente elevadas, la categoría 4 se asigna a cuevas afectadas por hongos y con elevada concentración de esporas, y la categoría 5 comprende cuevas con un disturbio ecológico irreversible y concentraciones de esporas muy elevadas (Porca *et al.*, 2011).

En la cueva de Altamira mediante técnicas de aerobiología y de análisis de gases se ha demostrado que la principal amenaza para la conservación del arte rupestre paleolítico es la apertura de la puerta de entrada, que refuerza el papel del aire como un vehículo para el transporte y dispersión de microorganismos y nutrientes dentro la cueva. Los hongos

más abundantes en el aire, tanto dentro como fuera de la cueva, fueron los mismos. De hecho, un aumento en el nivel de microorganismos aerotransportados en la sala del Pozo con respecto a las galerías y salas cercanas reveló una clara conexión con la atmósfera exterior en esta sala, lejos de la entrada original. Por otra parte, la distribución espacial de gases portadores (CO<sub>2</sub>) y gases traza (CH<sub>4</sub>) y la señal isotópica del CO<sub>2</sub> ( $\delta^{13}\text{C}$ ) también apoyaron esta hipótesis. El descubrimiento de un segundo y desconocido acceso a la cueva se cree que representa una amenaza para la conservación del arte rupestre y reforzaría la necesidad de evaluar el impacto que produce esta segunda conexión con el exterior, lo que debería ser tenido en cuenta en el futuro con respecto a los planes de gestión y conservación de la cueva (García-Antón *et al.*, 2014).

Por otra parte, la aerobiología permite determinar la existencia de reservorios de bacterias y hongos patógenos en cuevas. El conocimiento de estos reservorios y la identificación de sus componentes son de gran importancia para poder controlar su potencial efecto sobre la salud humana dado que, cada vez con mayor frecuencia, se incluye las visitas a cuevas entre las actividades de ocio y turismo.

Las visitas con vestimenta, calzado y guantes que impida la contaminación de la cueva parece, hoy día, un requerimiento necesario, así como también el uso de mascarilla que impida la inhalación de microorganismos, abundantemente presentes en el aire. Ante la diversidad de microorganismos presentes en cuevas, sería aconsejable prohibir la visita de personas con afecciones pulmonares, inmunodeprimidas, con trasplantes o bajas de defensas, por el riesgo de adquirir enfermedades respiratorias debido a la presencia de bacterias oportunistas y patógenas.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Ministerio de Economía y Competitividad y fondos FEDER la financiación para el proyecto CGL2013-41674-P.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alabouvette, C. y Sáiz-Jiménez, C. (2011). *Écologie Microbienne de la Grotte de Lascaux*. Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla, CSIC, 118 p.
- Albertano, P. (2012). *Cyanobacteria biofilms in monuments and caves*. En: Ecology of Cyanobacteria II, Whitton, B.A. (Ed.), Springer, 317-343.
- Akatova, E., Roldan, M., Hernández-Mariné, M., González, J.M. y Sáiz-Jiménez, C. (2009). *On the efficiency of biocides and cleaning treatments in restoration works of subterranean monuments*. En: Science and Cultural Heritage in the Mediterranean Area. Regione Siciliana, 317-322.
- Bastian, F., Alabouvette, C. y Sáiz-Jiménez, C. (2009). *Impact of biocide treatments on the bacterial communities of the Lascaux Cave*. *Naturwissenschaften*, 96, 863-868.
- Cañaveras, J.C., Hoyos, M., Sánchez-Moral, S., Sanz-Rubio, E., Bedoya, J., Soler, V., Groth, I., Schumann, P., Laiz, L., González, I. y Sáiz-Jiménez, C. (1999). *Microbial communities associated to hydromagnesite and needle fi-*

ber aragonite deposits in a karstic cave (Altamira, Northern Spain). *Geomicrobiology Journal*, 16, 9-25.

Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral S., Soler, V. y Sáiz-Jiménez, C. (2001). Microorganisms and microbially induced fabrics in cave walls. *Geomicrobiology Journal*, 18, 223-240.

Coye, N. (2011). *Lascaux and Preservation Issues in Subterranean Environments*. Éditions de la Maison des Sciences de l'Homme, 357 p.

Cuezva, S., Cañaveras, J.C., González, R., Lario, J., Luque, L., Sáiz-Jiménez, C., Sánchez-Moral, S. y Soler, V. (2003). Origen bacteriano de espeleotemas tipo moonmilk en ambiente kárstico (Cueva de Altamira, Cantabria, España). *Estudios Geológicos*, 59, 241-250.

Cuezva, S., Sánchez-Moral, S., Sáiz-Jiménez, C. y Cañaveras, J.C. (2009). Microbial communities and associated mineral fabrics in Altamira Cave, Spain. *International Journal of Speleology*, 38, 83-92.

Cuezva, S., Fernández-Cortés, A., Porca, E., Pasic, L., Jurado, V., Hernández-Mariné, M., Serrano-Ortiz, P., Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S. y Sáiz-Jiménez, C. (2012). The biogeochemical role of Actinobacteria in Altamira Cave, Spain. *FEMS Microbiology Ecology*, 81, 281-290.

Del Rosal, Y., Liñan, C. y Hernández-Mariné, M. (2014). *The conservation of the Nerja Cave: Preserving anthropogenic impact in a tourist cave*. En: The Conservation of Subterranean Cultural Heritage. (Ed. C. Sáiz-Jiménez), CRC Press/Balkema, 193-206.

Fortea Pérez, J. (2005). Iberian Palaeolithic rock art. *Coalition*, 15, 8-14.

García-Antón, E., Cuezva, S., Jurado, V., Porca, E., Miller, A.Z., Fernández-Cortés, A., Sáiz-Jiménez, C. y Sánchez-Moral, S. (2014). Combining stable isotope ( $\delta^{13}\text{C}$ ) of trace gases and aerobiological data to monitor the entry and dispersion of microorganisms in caves. *Environmental Science and Pollution Research*, 21, 473-484.

Groth, I., Vettermann, R., Schuetze, B., Schumann, P. y Sáiz-Jiménez, C. (1999). Actinomycetes in karstic caves of Northern Spain (Altamira and Tito Bustillo). *Journal of Microbiological Methods*, 36, 115-122.

Groth, I., Schumann, P., Laiz, L., Sánchez-Moral, S., Cañaveras, J.C. y Sáiz-Jiménez, C. (2001). Geomicrobiological study of the Grotta dei Cervi, Porto Badisco, Italy. *Geomicrobiology Journal*, 18, 241-258.

Jurado, V., González, J.M., Laiz, L. y Sáiz-Jiménez, C. (2006). *Aurantimonas altamirensis* sp. nov., a member of the order Rhizobiales isolated from Altamira Cave. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 56, 2583-2585.

Jurado, V., Sánchez-Moral, S., y Sáiz-Jiménez, C. (2008a). Entomogenous fungi and the conservation of the cultural heritage: A review. *International Biodeterioration and Biodegradation*, 62, 325-330.

Jurado, V., Boiron, P., Kroppenstedt, R.M., Laurent, F., Couble, A., Laiz, L., Klenk, H.P., González, J.M., Sáiz-Jiménez, C., Mounié, D., Bergeron, E. y Rodríguez-Nava, V. (2008b). *Nocardia altamirensis* sp. nov., isolated from Altamira Cave, Cantabria, Spain. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 58, 2210-2214.

Jurado, V., Kroppenstedt, R. M., Sáiz-Jiménez, C., Klenk, H.P., Mounié, D., Laiz, L., Couble, A., Pötter, G., Boiron, P. y Rodríguez-Nava, V. (2009a). *Hoyosella altamirensis* gen. nov., sp. nov., a new member of the order Actinomycetales isolated from a cave biofilm. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 59, 3105-3110.

Jurado, V., Fernández-Cortés, A., Cuezva, S., Laiz, L., Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S., y Sáiz-Jiménez, C. (2009b). The fungal colonization of rock art caves. *Naturwissenschaften*, 96, 1027-1034.

Jurado, V., Porca, E., Cuezva, S., Fernández-Cortés, A., Sánchez-Moral, S. y Sáiz-Jiménez, C. (2010). Fungal outbreak in a show cave. *Science of the Total Environment*, 408, 3632-3638.

Jurado, V., Novakova, A., Hernández-Marine, M. y Sáiz-Jiménez, C. (2014). *Cueva del Tesoro, Rincón de la Victoria, Málaga: A treasure of biodiversity*. En: The Conservation of Subterranean Cultural Heritage. (Ed. C. Sáiz-Jiménez), CRC Press/Balkema, 207-214.

Laiz, L., Groth, I., González, I. y Sáiz-Jiménez, C. (1999). Microbiological study of the dripping waters in Altamira cave (Santillana del Mar, Spain). *Journal of Microbiological Methods*, 36, 129-138.

Laiz, L., Groth, I., Schumann, P., Zezza, F. Felske, A., Hermosin, B. y Sáiz-Jiménez, C. (2000). Microbiology of the stalactites from Grotta dei Cervi, Porto Badisco, Italy. *International Microbiology*, 3, 25-30.

Lasheras, J.A., Sánchez-Moral, S., Sáiz-Jiménez, C., Cañaveras, J.C. y de las Heras, C. (2011). *The conservation of Altamira Cave: a comparative perspective*. En: Lascaux and Preservation Issues in Subterranean Environments. (Ed. N. Coye). Éditions de la Maison des Sciences de l'Homme, 169-182.

Lavoie, K.H. y Northup, D.E. (2006). *Bacteria as indicators of human impacts in caves*. En: 7th National Cave and Karst Management Symposium, Proceedings. (Ed. G.T. Rea). NICKMS Steering Committee, 40-47.

Lefèvre, M. (1974). La maladie verte de Lascaux. *Studies in Conservation*, 19, 126-156.

Macalady, J.L., Jones, D.S. y Lyon, E.H. (2007). Extremely acidic, pendulous cave wall biofilms from the Frasassi cave system, Italy. *Environmental Microbiology*, 9, 1402-1414.

Martín-Sánchez, P.M., Nováková, A., Bastian, F., Alabouvette, C. y Sáiz-Jiménez, C. (2012a) Two new species of the genus *Ochroconis*, *O. lascauxensis* and *O. anomala* isolated from black stains in Lascaux Cave, France. *Fungal Biology*, 116, 574-589.

Martín-Sánchez, P.M., Nováková, A., Bastian, F., Alabouvette, C. y Sáiz-Jiménez, C. (2012b) Use of biocides for the control of fungal outbreaks in subterranean environments: The case of the Lascaux Cave in France. *Environmental Science and Technology*, 46, 3762-3770.

Martín-Sánchez, P.M., Sánchez-Cortés, S., López-Tobar, E., Jurado, V., Bastian, F., Alabouvette, C. y Sáiz-Jiménez, C. (2012c) The nature of black stains in Lascaux Cave, France, as revealed by surface-enhanced Raman spectroscopy. *Journal of Raman Spectroscopy*, 43, 464-467.

Miller, A.Z., Hernández-Mariné, M., Jurado, V., Dionísio, A., Barquinha, P., Fortunato, E., Afonso, M.J., Chaminé, H.I. y Sáiz-Jiménez, C. (2012a) Enigmatic reticulated filaments in subsurface granite. *Environmental Microbiology Reports*, 4, 596-603.

Miller, A.Z., Dionísio, A. y Sáiz-Jiménez, C. (2012b). *Microorganismos en cuevas: morfologías inusuales*. En: Las Cuevas Turísticas como Activos Económicos: Conservación e Innovación. (Eds. J.J. Durán y P.A. Robledo). ACTE, 309-319.

Miller, A.Z., Dionísio, A., Sequeira Braga MA., Hernández-Mariné, M., Afonso, M.J., Muralha, V.S.F., Herrera, L.K., Raabe, J., Fernández-Cortés, A., Cuezva, S., Hermosin, B., Sánchez-Moral, S., Chaminé, H. y Sáiz-Jiménez, C. (2012c). Biogenic Mn oxide minerals coating in a subsurface granite environment. *Chemical Geology*, 322-323, 181-191.

Miller A.Z., Pereira, M.F.C., Calaforra, J.M., Forti, P., Dionísio, A. y Sáiz-Jiménez, C. (2014a). Siliceous speleothems and associated microbe-mineral interactions from Ana Heva Lava tube in Easter Island (Chile). *Geomicrobiological Journal*, 31, 236-245.

Miller A.Z., Hernández-Mariné, M., Jurado, V., Calaforra, J.M., Forti, P., Toulkeridis, T., Pereira, M.F.C. Pereira, M.F.C. y Sáiz-Jiménez, C. (2014b). *Biosignatures valuable for astrobiology: the case of reticulated filaments*. En: Abstracts 14th European Workshop on Astrobiology, Edinburgh, 14 p.

Molin, S., y Givskov, M. (1999). Application of molecular tools for in situ monitoring of bacterial growth activity. *Environmental Microbiology*, 1, 383-391.

Porca, E., Jurado, V., Martín-Sánchez, P.M., Hermosin, B., Bastian, F., Alabouvette, C. y Sáiz-Jiménez, C. (2011). Aerobiology: An ecological indicator for early detection and control of fungal outbreaks in caves. *Ecological Indicators*, 11, 1594-1598.

Porca, E., Jurado, V., Zgur-Bertok, D., Sáiz-Jiménez, C. y Pasic, L. (2012). Comparative analysis of yellow microbial communities growing on the walls of geographically distinct caves indicates a common core of microorganisms involved in their formation. *FEMS Microbiology Ecology*, 81, 255-266.

Roldán, M., Oliva, F., González del Valle, M.A., Sáiz-Jiménez, C. y Hernández-Mariné, M. (2006). Does green light influence the fluorescence properties and structure of phototrophic biofilms. *Applied and Environmental Microbiology*, 72, 3026-3031.

Sáiz-Jiménez, C., Cuezva, S., Jurado, V., Fernández-Cortés, A., Porca, E., Benavente, D., Cañaveras, J.C. y Sánchez-Moral, S. (2011). Paleolithic art in peril: policy and science collide at Altamira Cave. *Science*, 334, 42-43.

Sáiz-Jiménez, C., Miller, A.Z., Martín-Sánchez, P.M. y Hernández-Mariné, M. (2012). Uncovering the origin of the black stains in Lascaux Cave in France. *Environmental Microbiology*, 14, 3220-3231.

Sánchez-Moral, S., Cañaveras, J.C., Laiz, L., Sáiz-Jiménez, C., Bedoya, J. y Luque, L. (2003). Biomediated precipitation of calcium carbonate metastable phases in hypogean environments: a short review. *Geomicrobiology Journal*, 20, 491-500.

Sánchez-Moral, S., Luque, L., Cañaveras, J.C., Laiz, L., Jurado, V. y Sáiz-Jiménez, C. (2004). Bioinduced barium precipitation in St. Callixtus and Domitilla catacombs. *Annals of Microbiology*, 54, 1-12.

Sánchez-Moral, S., Cuezva, S., García-Antón, E., Fernández-Cortés, A., Elez, J., Benavente, D., Cañaveras, J.C., Jurado, V., Rogerio-Candelera, M.A. y Sáiz-Jiménez, C. (2014). *Microclimatic monitoring in Altamira Cave: Two decades of scientific projects for its conservation*. En: The Conservation of Subterranean Cultural Heritage. (Ed. C. Sáiz-Jiménez). CRC Press/Balkema, Leiden, pp. 139-144.

Schabereiter-Gurtner, C., Sáiz-Jiménez, C., Piñar, G., Lubitz, W. y Rölleke, S. (2002a). Altamira cave Paleolithic paintings harbor partly unknown bacterial communities. *FEMS Microbiology Letters*, 211, 7-11.

Schabereiter-Gurtner, C., Sáiz-Jiménez, C., Piñar, G., Lubitz, W. y Rölleke, S. (2002b). Phylogenetic 16S rRNA analysis reveals the presence of complex and partly unknown bacterial communities in Tito Bustillo cave, Spain, and on its Palaeolithic paintings. *Environmental Microbiology*, 4, 392-400. ■

*Este artículo fue solicitado desde E.C.T. el día 1 de octubre de 2015 y aceptado definitivamente para su publicación el 11 de enero de 2016*