

К 90-летию Н.Н. Давыдовой

**КРЕМНИСТЫЕ МИКРОВОДОРОСЛИ В ДОННЫХ
ОТЛОЖЕНИЯХ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА И ИХ РОЛЬ
В ПАЛЕОЛИМНОЛОГИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЯХ**

© 2021 г. А. В. Лудикова^а, *, Д. Д. Кузнецов^а, **

^а*Институт озераедения Российской академии наук РАН, Санкт-Петербург, Россия*

**E-mail: ellerbeckia@yandex.ru*

***E-mail: dd_kuznetsov@mail.ru*

Поступила в редакцию 01.06.2021 г.

После доработки 03.09.2021 г.

Принята к публикации 09.10.2021 г.

Основным методом изучения развития экосистемы Ладожского озера в поздне- и послеледниковое время традиционно выступает диатомовый анализ. Диатомовые водоросли обладают кремнистыми панцирями, хорошо сохраняющимися в донных осадках, что позволяет изучать видовой состав диатомовых комплексов и его изменения во времени. Цисты золотистых водорослей (хризифитов) представляют вторую по численности группу кремнистых микрофосилий в отложениях Ладожского озера, до недавнего времени, однако, не использовавшуюся в палеореконструкциях. В настоящей работе выполнено сопоставление результатов диатомового анализа с данными об абсолютном и относительном содержании цист золотистых водорослей в колонке донных отложений из центральной части Ладожского озера. Цель исследования – реконструкция условий среды в Ладожском озере в голоцене, а также уточнение индикаторной роли цист хризифитов в изучении истории Ладожского озера. Предпринята попытка интерпретации данных о видовом составе диатомовых комплексов и содержании кремнистых микроводорослей в донных осадках в контексте изменений продолжительности гидрологических и гидробиологических сезонов, обусловленных изменениями уровня Ладожского и климатическими факторами.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, золотистые водоросли, цисты хризифитов, Ладожское озеро, эволюция озерной экосистемы, голоцен, палеореконструкции

DOI: 10.31857/S0869607121060033

ВВЕДЕНИЕ

Донные отложения озер представляют собой важнейший “архив” информации о развитии озерных экосистем. Изучение различных компонентов водной биоты, в частности, фитопланктона и фитобентоса, позволяет охарактеризовать современное состояние озерной экосистемы. Однако далеко не все группы этих организмов могут быть использованы при изучении условий водной среды в прошлом, поскольку большинство из них после отмирания не сохраняется в донных осадках. Преимущество в сохранности имеют микроорганизмы, обладающие устойчивыми к биологической и химической деструкции тканями и оболочками. Среди микроводорослей к таким организмам относятся, в частности, диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*), клетка ко-

торых заключена в кремнистый панцирь, и золотистые водоросли (*Chrysophyta*, хризофиты). Отдельные представители последних имеют кремнистые чешуйки и щетинки, кроме того все хризофиты формируют окремнелые (стомато-)цисты, разделяющиеся на половые и цисты покоя, используемые ими для переживания неблагоприятных условий [3]. Именно цисты, в основном, и встречаются в донных отложениях озер.

В палеолимнологических исследованиях диатомовые водоросли традиционно находят гораздо более широкое применение по сравнению с золотистыми [7, 48]. Преимущества диатомового анализа состоят в том, что: 1) диатомовые водоросли имеют более широкое географическое распространение и встречаются в более широком диапазоне экологических условий; 2) систематика диатомовых водорослей детально разработана; 3) для большинства видов диатомей установлены четкие экологические предпочтения и специфические требования к условиям среды. Таким образом, диатомеи являются надежными индикаторами изменений параметров водной среды, что позволяет реконструировать основные этапы эволюции озерных экосистем, судить о скорости и направленности происходящих в них процессов.

Золотистые водоросли также имеют достаточно широкое распространение в континентальных водоемах, при этом, как правило, предпочитая богатые гуминами озера умеренных широт со слабокислой или нейтральной реакцией среды и невысоким содержанием биогенных элементов. Так, в олиготрофных озерах хризофиты составляют 10–75% биомассы фитопланктона [3]. Однако отдельные виды способны массово развиваться в кислых или щелочных условиях, а также в эвтрофных водах [39]. Поскольку развитие хризофитов контролируется такими факторами среды, как pH, трофность, удельная электропроводность, соленость, температура воды, содержание гуминовых веществ и т.д. [3], индикационный потенциал этой группы микрофоссилий для палеореконструкций представляется достаточно значимым. Однако их широкое применение ограничивается недостаточно разработанной систематикой цист. Лишь немногие морфотипы цист связаны с видами, их продуцирующими. Кроме того, возможно формирование сходных морфотипов цист разными видами хризофитов [27]. Поскольку золотистые водоросли, помимо прочих биогенных элементов (P, N) остро конкурируют с диатомовыми за растворенный кремнезем, в палеолимнологических исследованиях традиционно используется соотношение “цисты: диатомеи”, рассчитанное как отношение числа цист хризофитов к сумме цист и диатомей, выраженное в процентах [45]. Это соотношение позволяет оценить вклад хризофитов в сообщества кремнистых микроводорослей. Изменение доли золотистых водорослей во времени указывает на изменения условий водной среды (трофности, pH и т.д.), в результате которых хризофиты получали конкурентное преимущество по сравнению с диатомеями, или, наоборот, оказывались менее конкурентоспособными.

Основной вклад в изучение эволюции экосистемы Ладожского озера под воздействием природных и антропогенных факторов с использованием диатомового анализа внесли исследования Н.Н. Давыдовой (Лаборатория озероведения АН СССР, с 1971 г. — Институт озероведения), проводившиеся начиная с конца 1950-х гг. Выявленные особенности видового состава диатомовых комплексов и закономерности его изменения позволили охарактеризовать основные этапы развития Ладожского озера, начиная с позднеледниковья.

В настоящей работе выполнено сопоставление результатов диатомового анализа с данными об абсолютном и относительном содержании цист золотистых водорослей в колонке донных отложений из центральной части Ладожского озера. Целью такого сопоставления является детальная реконструкция условий среды в Ладожском озере в голоцене, а также уточнение индикаторной значимости цист хризофитов для изучения истории Ладожского озера. Поскольку идентификация видовой принадлежности цист не всегда представляется возможной на уровне световой микроскопии, в данном исследовании цисты использовались как единая группа кремнистых микрофоссилий.

В качестве независимого показателя продуктивности озерной экосистемы использовалось содержание органического вещества, оцененное через потери при прокаливании.

СОВРЕМЕННЫЕ ЛИМНОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

Ладожское озеро ($59^{\circ}54' - 61^{\circ}47'$ с.ш. и $29^{\circ}47' - 32^{\circ}58'$ в.д.) – второе по величине пресноводное озеро в России (площадь водной поверхности 17.765 км^2 , средняя глубина 48.3 м , максимальная глубина 230 м , объем воды $\sim 848 \text{ км}^3$). Его обширная водосборная площадь ($>258.600 \text{ км}^2$) охватывает северо-запад Европейской части России и восточную часть Финляндии и включает такие крупные озера, как Онежское, Ильмень и Сайма. Вытекающая из Ладожского озера р. Нева впадает в Финский залив Балтийского моря [14] (рис. 1).

Ладожское озеро характеризуется неравномерным распределением глубин. Вдоль южного берега тянется пологая мелководная зона шириной до 62 км , ограниченная 18-метровая изобатой [19]. В центральной части бассейна глубины постепенно увеличиваются к северу от -50 до -100 м (рис. 1б). Южная и центральная части котловины характеризуются достаточно сглаженным рельефом, тогда как в северной части отмечаются резкие перепады глубин, обусловленные чередованием впадин глубиной до 200 м и более, и хребтообразных возвышенностей различных размеров [47].

Тепловой режим и связанная с ним динамика водных масс являются основными факторами, контролирующими процессы, происходящие в экосистеме Ладожского озера. Ладожское озеро – димиктический водоем с полным вертикальным перемешиванием водной толщи два раза в год, весной и осенью. В результате различия глубин по акватории прогрев и охлаждение водной массы происходят неравномерно. Термическая неоднородность приводит к формированию весенней и осенней термической фронтальной зоны. С мая до середины июля весенняя термическая фронтальная зона (термобар) разделяет озеро на прибрежную теплоактивную область и центральную, глубоководную теплоинертную область, и препятствует водообмену между ними. По мере аккумуляции тепла водной массой термобар перемещается в зону больших глубин, где происходит смыкание фронтальных зон, в результате чего все озеро становится полностью стратифицированным [14]. Биогенные элементы, поступающие в озеро с речным притоком и в ходе весеннего снеготаяния, концентрируются в мелководной зоне озера из-за отсутствия горизонтального перемешивания водных масс, разделенных термобаром, что способствует развитию здесь весеннего фитопланктона [21].

Вегетация планктонных диатомовых водорослей в Ладожском озере начинается уже ранней весной, благодаря проникновению солнечной радиации сквозь ледовый покров [21]. Однако массовое развитие планктонных диатомей происходит после схода льда, который начинается в мелководной зоне озера, т.е. на юге и в прибрежной зоне северного архипелага в конце апреля–начале мая. Низкие температуры воды и интенсивное перемешивание благоприятствуют диатомовым водорослям рода *Aulacoseira*, в частности *A. islandica*, которая доминирует в весеннем фитопланктоне. С разрушением термобара и установлением термической стратификации в Ладожском озере наступает летний биологический сезон, и *Aulacoseira* spp. сменяются в диатомовом планктоне *Asterionella formosa* и другими, менее массовыми летними видами диатомей [21].

До начала антропогенного эвтрофирования (конец 1960-х гг.) диатомовые водоросли доминировали в составе ладожского фитопланктона в течение всего сезона вегетации, при этом с наступлением биологического лета (2-я половина июля–август) большую роль в составе планктонных сообществ играли также сине-зеленые и зеленые водоросли [21]. В настоящее время максимальное развитие диатомей приходится на период биологической весны (май–1-я половина июля), тогда как в сезон биологиче-

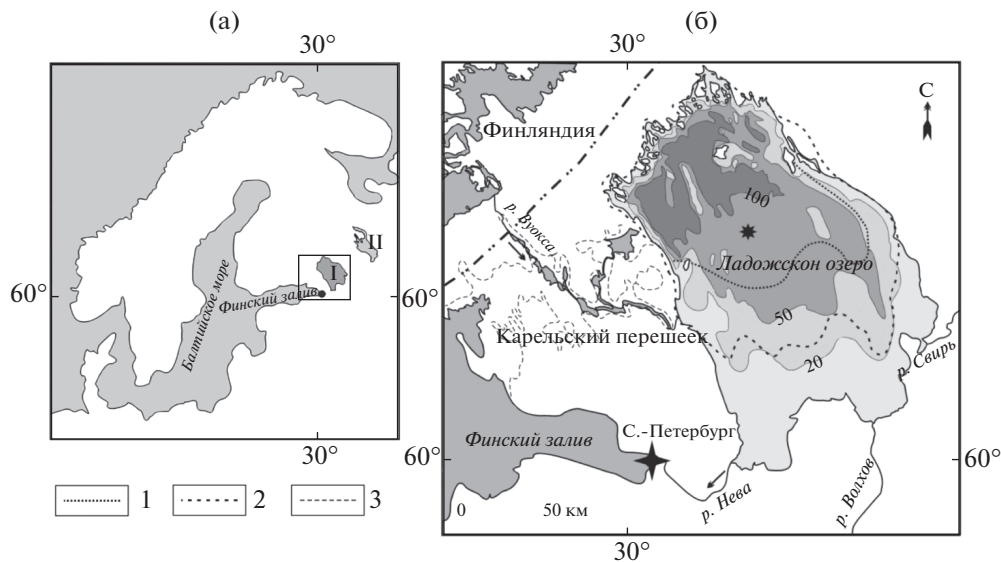


Рис. 1. Местоположение Ладожского озера и изученного разреза донных отложений. 1а. Местоположение Ладожского озера (I – Ладожское озеро, II – Онежское озеро); 1б. Генерализованная схема глубин Ладожского озера и место пробоотбора колонки донных отложений (станция № 82 обозначена звездочкой); условные обозначения: 1 – южная часть береговой линии Ладожского озера в стадию Иольдиева моря, 2 – береговая линия Ладожского озера в стадию Анцилового озера, 3 – предполагаемое соединение Ладожского озера с Балтийским морем в раннем голоцене [25].

Fig. 1. Location of Lake Ladoga and the coring site. 1a. Location of Lake Ladoga (I – Lake Ladoga, II – Lake Onega); 1б. Generalized bathymetry of Lake Ladoga and location of the coring site, station No. 82 (indicated by an asterisk); symbols: 1 – southern part of the shoreline of the Lake Ladoga during the Yoldia Sea stage, 2 – Lake Ladoga shoreline during the Ancylus Lake stage, 3 – presumed connection between Lake Ladoga and the Baltic Sea in the Early Holocene [25].

ского лета в составе фитопланктонных сообществ доминируют синезеленые и криптофитовые водоросли [15]. Золотистые водоросли развиваются преимущественно в летнем фитопланктоне [3, 21]. Несмотря на то, что в глубоководных районах озера биомасса хризифитов может достигать 35% от общей биомассы фитопланктона [34], золотистые водоросли в целом не играют важной роли в составе планктонных сообществ Ладожского озера.

ПОЗДНЕ- И ПОСЛЕЛЕДНИКОВАЯ ИСТОРИЯ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

После завершения Валдайского оледенения, Ладожское озеро было восточным заливом Балтийского ледникового озера (БЛО) [11, 12, 26], питаемого талыми водами отступавшего скандинавского ледника и занимавшего большую часть котловины современного Балтийского моря. Около 11700–11600 кал. л. н. произошел спуск вод БЛО в Мировой океан и падение его уровня [30]. В результате Ладожское озеро изолировалось от Балтики, при этом его уровень и площадь оказались намного меньше современных [25]. Возникновение в балтийской котловине трансгрессирующего Анцилового озера (~10700–10200 кал. л. н.) привело к возникновению соединения с Ладогой через пролив в северной части Карельского перешейка [12]. Согласно другой точке зрения, анциловая трансгрессия на Балтике привела к подпруживанию стока из Ладожского озера, осуществлявшегося через северную часть Карельского перешейка.

Это привело к подъему уровня воды в озере и подтоплению южных мелководий Ладожского озера до современных изобат порядка 20 м в период максимума анциловой трансгрессии [25].

Регрессия Анцилового озера привела к изоляции Ладожского озера от Балтики и понижению его уровня ниже современных отметок. В среднеголоценовое время имела место третья трансгрессивная фаза, известная как “ладожская трансгрессия”, которая была обусловлена воздействием комплекса гляциоизостатических, гидрологических и климатических факторов [22, 25]. В ходе трансгрессии уровень Ладожского озера не только поднялся до современной отметки (5 м над уровнем моря), но и превысил ее, что привело к затоплению значительных территорий прибрежных низменностей, особенно в южном Приладожье. Трансгрессия завершилась образованием стока из Ладоги в Финский залив через р. Неву около 3400 кал. л. н., в результате чего уровень Ладожского озера понизился до современной отметки [42, 49].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

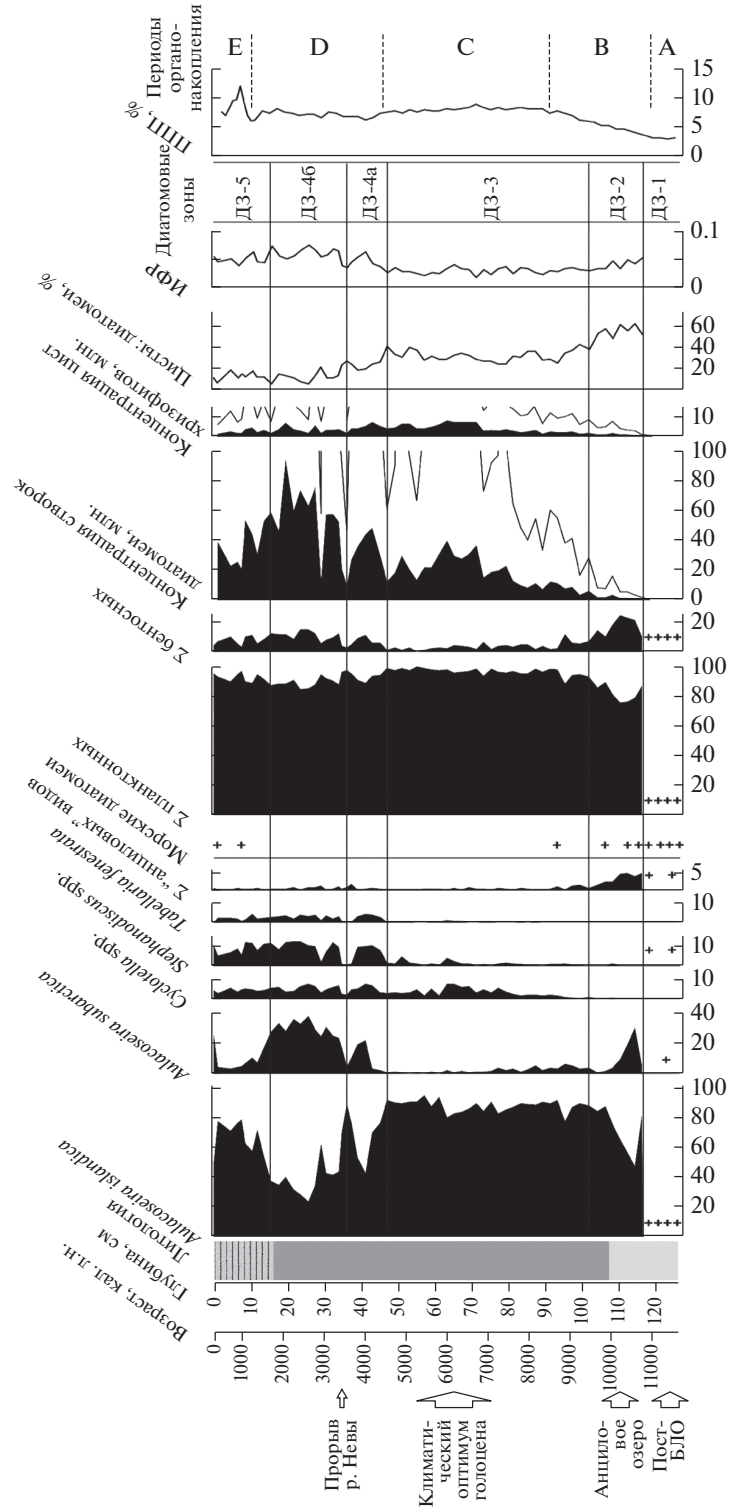
Колонка донных отложений была отобрана в центральной части Ладожского озера с глубины 68 м в районе станции № 82 мониторинговой сетки Института озероведения РАН (рис. 16), в рамках Ладожской экспедиции ИНОЗ РАН в 2016 г. [44]. Определение возраста 5 проб донных отложений методом ускорительной масс-спектрометрии (AMS) было выполнено в Лаборатории радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии Института географии РАН (г. Москва) и Центре прикладных изотопных исследований Университета Джорджии (США). Подробное описание лабораторных и аналитических процедур и обсуждение результатов датирования опубликовано в [44].

Пробы для диатомового анализа предварительно высушивались при комнатной температуре для последующего расчета концентраций кремнистых микрофоссилий в 1 г сухого осадка [7]. Пробоподготовка для диатомового анализа выполнена по стандартной методике [10] с использованием пирофосфата натрия ($\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$) для дезинтеграции осадка и выделения створок диатомей. Удаление глинистой фракции осуществлялось методом повторяющейся декантации. Для выявления роли отдельных видов в составе диатомовых комплексов использовалось подразделение на: “единичные” (<1%), “обычные” (1–5%), субдоминанты (5–10%) и доминанты (>10%) [7]. Индекс флористического разнообразия рассчитан как отношение числа видов, определенных в пробе, к сумме подсчитанных в пробе створок [29]. Выделение группы видов диатомей, характерных для Анцилового озера, основано на работах [9, 33]. Цисты хризофитов подсчитывались параллельно со створками диатомей. Соотношение “цисты: диатомей” рассчитано как отношение количества цист хризофитов, подсчитанных в пробе, к сумме цист и панцирей диатомей (1 панцирь = 2 створки), выраженное в процентах [45]. Диатомовая диаграмма (рис. 2) построена с использованием программы для визуализации палеоэкологических данных C2 Version 1.5 [36]. Возрастная шкала (рис. 2) построена путем интерполяции полученных ранее датировок [44]. Анализ потерь при прокаливании (ППП) выполнен по стандартной методике [13].



Рис. 2. Относительное (%) и абсолютное (в 1 г сухого осадка) содержание кремнистых микроводорослей в колонке донных отложений станции № 82, индекс флористического разнообразия (ИФР), содержание органического вещества (ППП) и периоды органонакопления. Литология отложений описана в тексте.

Fig. 2. Relative (%) and absolute (per 1 g of dry sediment) abundances of the siliceous microalgae in the sediment core from the station No. 82, floristic diversity index, organic matter content (LOI) and periods of organic accumulation. Lithology of the sediments is characterized in the text.



РЕЗУЛЬТАТЫ

Вскрытые отложения представлены (снизу вверх): серыми глинами (127–107 см), плавно переходящими в коричневый полосчатый гиттиевый алевроит (107–16 см), и далее – в слоистый гиттиевый алевроит с железистыми корками (16–0 см) [44]. Полученные радиоуглеродные датировки и глубинно-возрастная модель опубликованы в [44].

Изменения содержания органического вещества, выраженные через ППП, позволили выделить 5 периодов органогенного осадконакопления (табл. 1, рис. 2) [13].

По данным диатомового анализа было выделено 5 диатомовых зон (ДЗ) (рис. 2). Для интервала 0–108 см подробное описание видового состава диатомовых комплексов было ранее приведено в [44], поэтому в настоящей работе мы ограничимся краткой характеристикой.

Диатомовая зона ДЗ-1 (127–117 см) характеризуется крайне низким содержанием кремнистых микроводорослей (3 тыс.–35 тыс. створок диатомей и 7 тыс.–51 тыс. цист хризифитов, соответственно). Отмечены створки пресноводных планктонных *Aulacoseira islandica*, *A. subarctica*, *Stephanodiscus* spp. и бентосных *Fragilaria* spp. и *Navicula* spp.. Единично встречены морские диатомеи, представленные преимущественно спорами *Chaetoceros* spp. (рис. 2).

Для диатомовой зоны ДЗ-2 (117–102 см) характерно значительное увеличение содержания створок диатомей (до 3.2 млн) и цист хризифитов (до 1.5 млн). В составе диатомовых комплексов доминирует *Aulacoseira islandica* (57–87%), однако, в интервале 115–111 см численности со-доминанта достигает *Aulacoseira subarctica* (19–31%). В нижней части ДЗ-2 (117–109 см) отмечено максимальное (до 5.3%) суммарное содержание “анциловых” видов (*Opephora martyi*, *Navicula jentzschii*, *N. scutelloides*, *Diploneis domblittensis*, *Symbella sinuata*). Преобладают диатомеи планктона (76–89%). В интервале 115–107 см численность бентосных видов возрастает до 18–24%, преимущественно за счет обрастателей *Fragilariaceae*. ДЗ-2 характеризуется максимальными значениями соотношения “цисты: диатомеи” (48–62%). ИФР варьирует от 0.03 до 0.05 (рис. 2).

В диатомовой зоне ДЗ-3 (102–47 см) происходит дальнейшее возрастание концентраций кремнистых микрофоссилий (3.2 млн–40 млн створок диатомей и 1.2 млн–8 млн цист хризифитов; рис. 2). Характерны монодоминантные диатомовые комплексы, в которых 78–95% от общего числа створок приходится на долю планктонной *Aulacoseira islandica*. Численность *Aulacoseira subarctica* снижается с 5–6 до 2%. В отдельных горизонтах отмечено сравнительно высокое суммарное содержание планктонных *Cyclotella* spp. (5–8%). Доля “анциловых” видов не превышает 1%. Для ДЗ-3 характерна максимальная численность диатомей планктона (88–99%). Соотношение “цисты: диатомеи” снижается (23–43%). ИФР изменяется в диапазоне от 0.02 до 0.04.

Диатомовая зона ДЗ-4 (47–15 см) подразделена на две подзоны. В подзоне ДЗ-4а (47–36 см) отмечено увеличение содержания створок диатомей (до 44–47 млн) и цист золотистых водорослей (до 5–7 млн), и последующее резкое их снижение (до 9 млн и 1.6 млн, соответственно) у верхней границы подзоны (рис. 2). В интервале 42–38 см резко уменьшается доля *Aulacoseira islandica* (до 43–53%) при одновременном возрастании численности *A. subarctica* до значений со-доминанта (19.5–22%). Суммарное содержание *Cyclotella* spp. достигает 8%, а *Stephanodiscus* spp. – 11%. Доля планктонных

Таблица 1. Периоды органогенного осадконакопления и диапазон значений ППП (%) в донных отложениях станции № 82 [13]

Table 1. Periods of organic accumulation and ranges of the LOI values (%) in the sediment core from the station No. 82 [13]

Период органоаккумуляции	А	В	С	Д	Е
Диапазон значений ППП, %	2.8–3.0	3.3–7.7	7.2–8.9	6.0–8.0	6.9–12.1

диатомей остается высокой (88–97%). Численности “обычного” вида достигает обростатель *Tabellaria fenestrata*. Отмечается дальнейшее снижение значений соотношения “цисты: диатомей” до 18–26%. В свою очередь ИФР несколько возрастает (0.03–0.06). На границе подзон ДЗ-4а и ДЗ-4б доля *A. islandica* резко возрастает до 90%. Одновременно происходит сокращение численности *A. subarctica*, *Cyclotella* spp. и *Stephanodiscus* spp.

В подзоне ДЗ-4б (36–15 см) концентрации створок диатомей изменяются в широком диапазоне (от 11 млн до >90 млн). Максимальное содержание створок в осадках отмечено в интервале 28–18 см (63–94 млн). Концентрации цист сравнительно невысоки (1.5–6.7 млн). Содержание планктонной *Aulacoseira islandica* вверх по разрезу снижается (71–35%). *Aulacoseira subarctica* достигает численности со-доминанта (17–31%), а в интервале 26–21 см становится доминантом (33–38%), превосходя по численности *A. islandica* (рис. 2). Доли планктонных *Cyclotella* spp. и *Stephanodiscus* spp. составляют 2–8 и 1–13%, соответственно. Возрастает доля диатомей бентоса в составе диатомовых комплексов (до 15%). С численностью “обычного” вида постоянно отмечается обростатель *Tabellaria fenestrata*, содержание обростателей *Fragilariaceae* составляет 1–6%. Соотношение “цисты: диатомей” в нижней части подзоны в целом выше, чем в верхней (10–22 и 5–14% соответственно). Значения ИФР возрастают до 0.04–0.07.

Диатомовая зона ДЗ-5 (15–0 см) характеризуется снижением концентраций створок диатомей (21–53 млн). Содержание цист хризофитов также несколько сокращается (до 1.2–4.4 млн). Доминантом в составе диатомовых комплексов вновь становится *A. islandica*, содержание которой достигает 79% в средней части ДЗ (рис. 2). Численность *A. subarctica* снижается до значений субдоминанта, а затем “обычного” вида (<5%). Исключение составляет самый верхний интервал (0–0.5 см), представленный пробой из наилка, где доля *Aulacoseira subarctica* снова возрастает до значений со-доминанта (25%). Содержание бентосных диатомей несколько снижается (в основном <10%). Соотношение “цисты: диатомей” варьирует от 6 до 18%. Значения ИФР составляют 0.04–0.06.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты диатомового анализа позволяют охарактеризовать основные этапы развития Ладожского озера и флоры кремнистых микроводорослей, в целом сопоставимые с периодами органогенного осадконакопления.

На наиболее раннем этапе I (ДЗ-1, период органонакопления А, до ~10700 кал. л. н.) низкое содержание обеих групп кремнистых микроводорослей указывает на неблагоприятные условия для развития диатомовых и золотистых водорослей. Традиционно принято считать, что такие условия существовали в Ладожском озере в позднеледниковое время, когда в ходе дегляциации, имевшей место в интервале ~14000–12500 кал. л. н. [43], его котловина заполнилась водами гигантского приледникового бассейна, БЛО. Для отложений БЛО в ладожской котловине характерно наименьшее содержание створок диатомей [1, 5, 7, 8, 11].

По данным спорово-пыльцевого анализа рассматриваемый этап был отнесен к позднеледниковую – раннему голоцену [44]. Низкое содержание органического вещества (значения ППП не превышают 3%; табл. 1, рис. 2) характерно как для позднеплейстоценовых ленточных глин, так и раннеголоценовых гомогенных глин в котловине Ладожского озера [13, 26]. Отсутствие характерной ленточной слоистости, формировавшейся в донных отложениях в приледниковом бассейне, позволяет предположить, что данная пачка формировалась в условиях перехода от озерно-ледниковых к озерным условиям [11, 47], т.е. на рубеже позднеледниковья–голоцена, после регрессии БЛО. Это время соответствует регрессивной стадии Балтики – стадии Иольдиева моря (рис. 1б). Поскольку поступление обломочного материала с водосбора озера сократилось, фор-

мирование отложений происходило преимущественно за счет взвешенных глинистых частиц в водной толще [26]. В глубоководной части ладожской котловины накопление гомогенных глин происходило в интервале ~11380–9500 кал. л. н. [32].

Природные обстановки начала голоцена, очевидно, во многом были сходными с позднеледниковыми. Несмотря на начавшееся потепление климата, они по-прежнему не благоприятствовали развитию альгофлоры, о чем свидетельствует низкое содержание створок диатомей в пребореальных отложениях, отмечаемое в рассматриваемом разрезе, и других разрезах донных отложений Ладожского озера [8]. По-видимому, в этот период в озере существовали ультраолиготрофные условия, лимитировавшие развитие как диатомовых, так и золотистых водорослей. Кроме того, фактором, ограничивавшим развитие хризофитов на данном этапе, возможно, была также низкая температура воды. Известно, что в настоящее время хризофиты массово развиваются в Ладожском озере в летний период при температуре воды $>10^{\circ}\text{C}$ [3]. По-видимому, присутствие тонких минеральных частиц в водной толще препятствовало достаточно-му прогреву водной массы даже в условиях высокой летней инсоляции раннего голоцена [2].

Присутствие фрагментов и единичных целых створок морских диатомей в отложениях позднеледниковья и раннего голоцена [7, 11, 16, 17] обусловлено их переотложением из активно размываемых осадков морских Микулинского межледниковья, разрезы которых хорошо известны на территории Приладожья [18].

Этап II (ДЗ-2, первая половина периода органикоаккумуляции В, ~10700–9400 кал. л. н.) характеризуется заметным увеличением (на 2 порядка) концентраций створок диатомей и цист хризофитов (рис. 2), что указывает на установление обстановок, более благоприятных для развития альгофлоры, чем на предыдущем этапе. Потепление климата раннего голоцена способствовало формированию почв и сомкнутого растительного покрова на водосборе, а также развитию продукционных процессов в озере [8]. Это нашло отражение в устойчивом росте содержания органического вещества (рис. 2). Снижение доли дочетвертичных палиноморф в отложениях глубоководной части озера к времени 9500 кал. л. н. также указывает на постепенную стабилизацию почвенного покрова за счет развития растительности [32].

Высокий процент диатомей бентоса, вероятно, отражает уменьшение глубины водоема после регрессии БЛО. Резкое увеличение численности планктонной *Aulacoseira subarctica* на фоне повышенного содержания бентосных видов также отмечалось в раннеголоценовых отложениях глубоководной части Ладожского озера, в разрезе, расположенном к западу от изученной нами станции [38]. Наряду с увеличением содержания изотопа O^{18} , данный сигнал был интерпретирован как понижение уровня озера и увеличение испарения с водной поверхности.

На данном этапе отмечено повышенное содержание видов диатомей, характерных для Анцилового озера (рис. 2) — крупного пресноводного бассейна, существовавшего в раннем голоцене (10700–10200 кал. л. н.) в котловине Балтики. Присутствие этих олиготрофных, холодолюбивых видов, очевидно, отражает специфику условий среды в ладожской котловине. Ранее “анциловые” виды отмечались в составе диатомовых комплексов раннего голоцена в Ладожском озере [7, 11], а также в осадках малых озер северной части Карельского перешейка, расположенных на трассе предполагаемого пролива, соединявшего ладожский и анциловый бассейны [28, 40].

Отложения данного этапа характеризуются также наиболее высокими значениями соотношения “цисты: диатомей” (рис. 2), что отражает высокий вклад золотистых водорослей в состав фитопланктонных сообществ раннего голоцена. Вероятно, это было обусловлено практически полным отсутствием конкуренции со стороны летних видов диатомей и других микроводорослей. В настоящее время хризофиты массово развиваются в летнем фитопланктоне Ладожского озера, т.е. в период существования устойчивой термической стратификации. Большинство видов хризофитов наиболее успеш-

но конкурируют с диатомеями в олиготрофных условиях. Так, для ряда канадских озер была установлена обратная зависимость между биомассой фитопланктона и относительным содержанием золотистых водорослей, как результат различного содержания в их водах общего фосфора [45]. Таким образом, наиболее высокая доля цист хризофитов в отложениях данного периода, по-видимому, указывает на сравнительно низкую обеспеченность биогенными элементами и олиготрофный статус экосистемы.

Однако высокие значения соотношения “цисты: диатомеи”, возможно, свидетельствуют также о различной продолжительности гидрологических и гидробиологических сезонов в раннем голоцене по сравнению с современностью. Так, сроки и продолжительность весенней циркуляции и термической стратификации в Ладожском озере должны были отличаться от современных в условиях более континентального климата раннего голоцена, характеризовавшегося суровыми зимами и более сухим и теплым летом [23]. Кроме того, в ходе эволюции балтийских палеобассейнов в позднеледниковье – раннем голоцене (регрессия БЛО, трансгрессия и регрессия Анцилового озера) площадь и глубина водоемов, существовавших в ладожской котловине, претерпевали существенные изменения. Согласно одной из точек зрения, южная часть современной ладожской котловины в раннем голоцене полностью осушалась (рис. 1б) [11]. Предполагается, что даже на этапе анциловой трансгрессии подтопление южных мелководий имело место лишь до ~20-метровой изобаты [25, 26]. Таким образом, климатические особенности, конфигурация ладожского бассейна, распределение глубин, и связанная с ним площадь теплоактивной области определяли термический режим водоема в раннем голоцене, а, следовательно, и особенности сезонного развития фитопланктона.

Примечательно, что максимальные значения соотношения “цисты: диатомеи” были также отмечены вместе с комплексом “анциловых” диатомей в раннеголоценовых отложениях малых озер Карельского перешейка, расположенных в районе предполагаемого соединения между ладожским и анциловым бассейнами [28, 40]. Это свидетельствует в пользу существования сходных условий в ладожской котловине и северной части Карельского перешейка в раннем голоцене, и может являться косвенным подтверждением существования здесь единого водного бассейна со сходными гидрохимическими и гидробиологическими условиями.

Этап III (ДЗ-3, периоды органонакопления В и С, ~9400–4500 кал. л. н.) характеризуется дальнейшим увеличением концентрации створок диатомей и цист хризофитов в донных осадках, что свидетельствует о продолжающемся росте продуктивности сообществ кремнистых микроводорослей. Это также подтверждается увеличением содержания биогенного кремнезема в ладожских отложениях раннего – среднего голоцена [26, 38]. Продолжающийся рост значений ППП (период В) и достижение их стабильно высоких значений (период С; табл. 1, рис. 2) указывают на повышение продуктивности экосистемы озера в целом [13]. Увеличение содержания органического вещества в рассматриваемом интервале голоцена отмечалось также в других разрезах донных отложений Ладожского озера [13, 26, 32]. Очевидно, данный интервал соответствует эпохе климатического оптимума. Согласно результатам палеоклиматических реконструкций, в интервале 8000–4500 кал. л. н. на северо-западе России летние температуры были на 2.0–2.5°C выше современных, а среднегодовое количество осадков превышало современное на 100–150 мм/год [31].

Монодоминирование в составе диатомовых комплексов ранневесенней планктонной *Aulacoseira islandica* (рис. 2) свидетельствует о том, что условия, существовавшие в ладожской котловине в сезон биологической весны, отличались от современных. В настоящее время цветение *A. islandica* в Ладожском озере начинается еще ранней весной, подо льдом, и продолжается после таяния ледового покрова в условиях отсутствия конкуренции со стороны других представителей фитопланктона [21]. С установлением термической стратификации диатомеи *Aulacoseira* spp. исчезают из состава фи-

топланктона. Таким образом, в условиях продолжающегося потепления климата среднего голоцена массовому развитию *A. islandica* могло способствовать более раннее начало ее подледной вегетации и/или более ранний сход льда. Кроме того, период весенней циркуляции мог также быть менее продолжительным, а сроки установления термической стратификации — также более ранними. Таким образом, развитие других представителей рода *Aulacoseira*, в первую очередь, *A. subarctica*, массово развивающейся во второй половине биологической весны, было ограничено более ранним завершением весеннего перемешивания.

Помимо климатической обстановки, на состав и продуктивность диатомовых сообществ, очевидно, должен был оказывать влияние и низкий уровень Ладожского озера, береговая линия которого к началу атлантического периода в южной части котловины располагалась в районе современной 30-метровой изобаты [23]. Таким образом, южный мелководный район (0–18 м), где в настоящее время происходит массовое развитие весеннего фитопланктона, был осушен (рис. 1б). Формирование весенней теплоактивной области начиналось в районе, характеризующемся большим уклоном дна и более резким перепадом глубин [19], по сравнению с современной литоральной зоной Ладожского озера. Следовательно, характер весенней циркуляции, очевидно, должен был отличаться от современного, что, в свою очередь, влияло на сезонную динамику фитопланктона.

Наибольшее для данного этапа содержание створок диатомей и цист хризифитов отмечено в интервале ~6800–5700 кал. л. н. (рис. 2). Важно отметить, однако, что концентрации створок диатомей не достигают максимальных значений в эпоху климатического оптимума. Напротив, еще более высокое их содержание отмечается в отложениях второй половины голоцена. Таким образом, климатический оптимум голоцена не был самым благоприятным периодом для развития диатомовой флоры в Ладожском озере. То же характерно для Онежского озера, где наибольшие концентрации створок характерны для отложений суббореального и субатлантического периодов [6].

Содержание цист золотистых водорослей в эпоху климатического оптимума, напротив, достигает максимальных значений. Можно предположить, что температурные условия и обеспеченность биогенными элементами (фосфором и растворенным кремнеземом) в период биологического лета — времени массового развития хризифитов — были наиболее благоприятными для этой группы водорослей. Так, в настоящее время высокое разнообразие и обилие золотистых водорослей в Ладожском озере наблюдается при температуре 10–17°C [3]. В то же время значения соотношения “цисты: диатомей” снижаются по сравнению с предыдущим этапом. Возможно, это объясняется появлением конкуренции со стороны летних видов диатомей (*Cyclotella* spp., *Stephanodiscus* spp.), доля которых также возрастает в этот период.

Прорыв р. Вуоксы ~5650–5900 кал. л. н., внесший заметный вклад в ладожскую трансгрессию и приведший к повышению уровня Ладожского озера на 1–2 м [42], не нашел явного отражения в составе диатомовых комплексов. Сокращение концентрации створок диатомей, начиная с ~5900 кал. л. н. (рис. 2), возможно, является следствием постепенного ухудшения климатических условий.

Этап IV (ДЗ-4, ДЗ-5 периоды органонакопления D и E, ~4500–0 кал. л. н.) характеризуется наиболее контрастными изменениями состава диатомовых комплексов и содержания кремнистых микроводорослей. Появление планктонной *Aulacoseira subarctica* в качестве со-доминанта *Aulacoseira islandica*, очевидно, явилось следствием суббореального похолодания, начавшегося около 4500 кал. л. н. [31]. Отсутствие упоминаний об *A. subarctica* в предшествующих исследованиях [1, 5, 7, 8, 11] объясняется тем, что разные ее морфотипы, различающиеся соотношениями высоты и диаметра створки, ранее идентифицировались как три различных таксона, а именно *Aulacoseira italica*, *A. italica* ssp. *subarctica* и *A. (distans* var.) *alpigena* [4, 41]. Ранее резкое увеличение содержания *A. alpigena* и *A. italica* (в современном понимании — *A. subarctica*) в

отложениях суббореального – субатлантического периодов объяснялось похолоданием климата [1, 7, 8].

Об ухудшении климатических условий свидетельствует и снижение значений ППП в отложениях данного этапа (табл. 1, рис. 2), отмечаемое также в других колонках ладожских отложений [13]. Уменьшение содержания органического вещества, вероятно, отражает снижение продуктивности экосистемы в результате суббореального похолодания, а также увеличение поступления в озерную котловину тонких минеральных частиц [13].

Увеличение доли бентосных видов, по-видимому, указывает на увеличение площади литоральной зоны в результате повышения уровня Ладожского озера. Возможно, затопление прибрежных низменностей в ходе ладожской трансгрессии также привело к обогащению озерной экосистемы биогенными элементами [8]. Оба этих фактора, в свою очередь, способствовали увеличению видового разнообразия и, несмотря на похолодание, дальнейшему росту концентраций диатомей в осадках (рис. 2). Обогащение видового состава диатомовых комплексов в суббореальное время зафиксировано также по данным изучения других ладожских колонок [7, 11].

Около 3500 кал. л. н. отмечается резкое сокращение концентраций створок диатомей и цист хризодитов, сопровождающееся столь же резкими изменениями видового состава диатомовых комплексов (монодоминирование *Aulacoseira islandica*, снижение численности *A. subarctica* до значений субдоминанта, сокращение доли планктонных *Cyclotella* spp. и *Stephanodiscus* spp.; рис. 2). Эти изменения могут быть соотнесены с максимальной фазой ладожской трансгрессии, завершившейся около 3400 кал. л. н. прорывом р. Невы и падением уровня Ладожского озера до современных отметок [42, 49]. Однако имеющихся в настоящее время данных недостаточно для того, чтобы сделать однозначное заключение о том, каким образом ладожская трансгрессия и последующая регрессия отразились в составе диатомовых комплексов глубоководной части Ладожского озера. Ранее было высказано предположение о том, что ладожская трансгрессия завершилась еще 4400–4000 кал. л. н., результатом чего стало увеличение доли *A. subarctica* в составе диатомовых комплексов и резкое повышение содержания изотопа O^{18} [38].

Отсутствие заметных изменений в значениях ППП (рис. 2) не позволяет выделить интервал, соответствующий завершению трансгрессии. Вероятно, это событие не нашло заметного отражения в содержании органического вещества в донных осадках вследствие значительной удаленности района исследования от берегов. Тем не менее, предыдущими исследованиями было зафиксировано резкое падение значений содержания органического вещества в отложениях заливов северной части Ладожского озера, а также некоторое снижение значений ППП и увеличение доли песчаной фракции в осадках центральной части озера (глубина около 60 м) в связи с завершением ладожской трансгрессии [26]. В то же время в отложениях глубоководной зоны (>100 м) регрессия Ладожского озера также не привела к каким-либо заметным изменениям в соотношении органического и минерального вещества и других геохимических показателей [32].

После 3500–3400 кал. л. н. *Aulacoseira subarctica* вновь занимает положение содоминанта в составе диатомовых комплексов, а в интервале ~2500–2000 кал. л. н. даже превосходит по численности *Aulacoseira islandica* (рис. 2). По всей видимости, массовое развитие этого вида является следствием продолжающегося похолодания и увлажнения климата в субатлантический период. Известно, что *A. subarctica* появляется в составе массовых видов ладожского фитопланктона позже *A. islandica* – по мере усиления конвективного перемешивания и прогрева водных масс. В южном мелководном районе это происходит в разгар биологической весны (начало июня), тогда как в остальных прибрежных районах – в период поздней биологической весны (середина июня) [21]. *A. subarctica* хорошо переносит условия низкой освещенности, возникаю-

щие в ходе перемешивании водной толщи, а обогащение поверхностных слоев биогенными элементами из придонных слоев благоприятствуют ее развитию в период весенней циркуляции. Таким образом, массовое развитие *A. subarctica* в суббореальном — первой половине субатлантического периода, вероятно, свидетельствует о большей продолжительности периода весенней циркуляции в результате более медленного прогрева водных масс. Возвращение доминирующей роли *A. islandica* в последние ~1500 кал. л. н., возможно, отражает увеличение продолжительности ледостава на Ладожском озере, и, соответственно, удлинении периода подледного развития этого вида. Повышение значений ППП в этот период (табл. 1, рис. 2), вероятно, обусловлено неполной деструкцией органического вещества в ходе диагенетических преобразований молодых осадков.

Несмотря на ухудшение климатических условий, вторая половина голоцена (в особенности суббореальный и первая половина субатлантического периодов) оказались наиболее благоприятными для развития диатомовой флоры в Ладожском озере, о чем свидетельствуют высокие концентрации створок в осадках, превышающие значения эпохи климатического оптимума. Можно предположить, что в условиях похолодания диатомовые водоросли оказались наиболее конкурентоспособными по сравнению с другими массовыми представителями ладожского фитопланктона (зелеными и сине-зелеными водорослями).

Что касается золотистых водорослей, то условия, установившиеся в ладожской котловине в результате изменения природно-климатических обстановок суббореального и субатлантического времени, очевидно, оказались менее благоприятными для их развития. Это нашло отражение как в некотором снижении их концентраций, так в уменьшении их доли в сообществе кремнистых микроводорослей (рис. 2). Последнее, по-видимому, свидетельствует об изменившемся термическом режиме озера (сроки установления термической стратификации, температура максимального прогрева и пр.). Возможно также усиление конкуренции со стороны представителей летнего диатомового планктона *Cyclotella* spp., *Stephanodiscus* spp., доля которых в составе диатомовых комплексов в этот период устойчиво высока.

В настоящее время (интервал, соответствующий пробе из поверхностного слоя донных отложений) *Aulacoseira subarctica* вновь достигает численности со-доминанта (рис. 2), а в некоторых районах Ладожского озера даже превосходит по численности *A. islandica* [41]. Вероятно, это является следствием более мягких зим последних ~30 лет, способствовавших менее суровым ледовым условиям и уменьшению частоты появления ледового покрова на Ладожском озере [37]. Начиная с 1980 г., отмечается повышение температуры воздуха в марте, апреле и мае [20]. Соответственно, сроки схода льда также сдвигаются на более ранние даты (М.А. Науменко, личное сообщение), что дает возможность предполагать удлинение периода весенней циркуляции. Перемешивание водной толщи благоприятствует развитию *A. subarctica*, которая способна переносить дефицит освещенности, возникающий в таких условиях. Поэтому ее высокая численность в составе диатомовых комплексов современного этапа, по всей видимости, указывает на более длительный период весенней циркуляции после коротких и мягких зим, что также было показано результатами других исследований [35, 40, 46]. Сравнительно низкая доля цист хризодитов отражает их роль в составе современных фитопланктонных сообществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты изучения кремнистых микроводорослей в донных отложениях Ладожского озера позволили проследить основные этапы эволюции его экосистемы, обусловленные изменениями природно-климатических обстановок голоцена.

Условия начала голоцена, несмотря на потепление климата, были наименее благоприятными для развития диатомовых и золотистых водорослей. Основными лимитирующими факторами на данном этапе были дефицит биогенных элементов, низкая прозрачность водной толщи, а для хризофитов, по-видимому, еще и низкая температура воды.

Отмечаемый в раннем и среднем голоцене постоянный рост продуктивности сообществ кремнистых микроводорослей указывает на обогащение экосистемы биогенными элементами вследствие продолжающегося потепления климата и развития почвенно-растительного покрова. Повышенное содержание “анциловых” видов диатомей, а также максимальные значения соотношения “цисты: диатомеи”, отмеченные как в ладожских отложениях, так и в отложениях малых озер северной части Карельского перешейка, позволяет предположить существование здесь в раннем голоцене единого водного бассейна со сходными гидрохимическими и гидробиологическими обстановками.

В эпоху климатического оптимума голоцена режим биогенных элементов и температурные условия были наиболее благоприятными для развития золотистых водорослей. С этого же времени они вступают в конкурентные отношения с диатомеями, развивающимися в летнем планктоне.

Помимо климатических обстановок, термический режим водоема, а, следовательно, и особенности сезонного развития фитопланктона, определялись в раннем и среднем голоцене также конфигурацией ладожского бассейна, распределением глубин, и связанной с ним сезонной динамикой водных масс.

В ходе похолодания второй половины голоцена диатомовые водоросли, по-видимому, оказались более конкурентоспособными по сравнению с другими представителями ладожского фитопланктона. Несмотря на ухудшение климатических условий, это время (в особенности суббореальный и первая половина субатлантического периодов) оказалось наиболее благоприятными для развития диатомовой флоры, что нашло отражение как в увеличении видового разнообразия, так и в максимальных концентрациях створок в осадках. Изменения термического режима озера и усиление конкуренции со стороны представителей летнего диатомового планктона негативно сказались на развитии золотистых водорослей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность коллегам из Института озероведения РАН и всем участникам ладожских экспедиций, а также команде НИС “Эколог”. Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН – СПб ФИЦ РАН по теме № 0154-2019-0001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арсланов Х.А., Гей Н.А., Давыдова Н.Н., Джиноридзе Р.Н., Кошечкин Б.И., Пушенко М.Я., Рыбалко А.Е., Спиридонов М.А., Субетто Д.А., Хомутова В.И. Новые данные по позднеплейстоценовой и голоценовой истории Ладожского озера // Изв. РГО. 1996. Т. 128. Вып. 2. С. 12–21.
2. Борисова О.К. Ландшафтно-климатические изменения в голоцене // Изв. РАН. Сер. географическая. 2014. № 2. С. 5–20.
3. Волошко Л.Н. Золотистые водоросли водоемов Севера России. СПб: Реноме, 2017. 378 с.
4. Генкал С.И. О морфологической изменчивости диатомовой водоросли *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) Haworth // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль, 1996. С. 19–20.
5. Давыдова Н.Н. Состав и условия формирования диатомовых комплексов в поверхностном слое донных отложений Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Л.: Наука, 1968. С. 131–174.
6. Давыдова Н.Н. Комплексы диатомей в донных отложениях Онежского озера // Палеолимнология Онежского озера. Л.: Наука, 1976. С. 130–191.
7. Давыдова Н.Н. Диатомовые водоросли – индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л.: Наука, 1985. 244 с.

8. Давыдова Н.Н. Развитие экосистемы озера в поздне- и послеледниковье по составу диатомовых комплексов в донных отложениях // Ладожское озеро. Прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука, 2002. С. 157–164.
9. Жузе А.П. Диатомовые водоросли в морских и континентальных отложениях голоценового возраста // Вопросы голоцена. Вильнюс, 1961. С. 115–139.
10. Жузе А.П., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова-Порецкая В.С. Методы исследования // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л.: Наука, 1974. С. 50–79.
11. История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки / Под ред. Д.Д. Квасова, Г.Г. Мартинсона, А.В. Раукаса. Л.: Наука, 1990. 280 с.
12. Квасов Д.Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л., 1975. 278 с.
13. Кузнецов Д.Д., Субетто Д.А. Голоценовое накопление органического вещества в донных отложениях Ладожского озера // Геоморфология. 2021. Т. 52. № 2. С. 63–71.
14. Ладожское озеро и достопримечательности его побережья. Атлас / Под ред. В.А. Румянцев. СПб.: Нестор-История, 2015. 200 с.
15. Летанская Г.И., Протопопова Е.В. Современное состояние фитопланктона Ладожского озера (2005–2009 гг.) // Биология внутренних вод. 2012. № 4. С. 17–24.
16. Лудикова А.В. Диатомовые водоросли отложений восточной части Балтийского ледникового озера // Геология в школе и в вузе: Геология и цивилизация: Мат. IX Международной конф. СПб.: Изд-во РГПУ им. А.И. Герцена, 2015. С. 208–212.
17. Лудикова А.В. Диатомовые водоросли позднеледниковых отложений Ладожского озера // Актуальные проблемы современной палинологии: Мат. XIV Всероссийской палинологической конф. М., 2017. С. 163–165.
18. Малаховский Д.Б., Знаменская О.М., Рухина Е.В. Мгинская морская межледниковая толща Северо-Запада РСФСР // Палеогеография озерных и морских бассейнов Северо-Запада СССР в плейстоцене. Л., 1989. С. 44–60.
19. Науменко М.А., Каретников С.Г. Морфометрия и особенности гидрологического режима Ладожского озера // Ладожское озеро. Прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука, 2002. С. 16–49.
20. Науменко М.А., Каретников С.Г. Особенности многолетних изменений температуры воздуха в северной части Ладожского озера // Успехи современного естествознания. 2017. № 5. С. 114–122.
21. Петрова Н.А. Фитопланктон Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Л.: Наука, 1968. С. 73–130.
22. Севастьянов Д.В., Субетто Д.А., Сикацкая Е.Д., Степочкина О.Е. Особенности эволюции озерно-речной сети в бассейне Ладожского озера в голоцене // Вестник СПбГУ. 2001. Сер. 7. Вып. 1. № 7. С. 88–100.
23. Субетто Д.А. Строение, особенности и история формирования донных отложений // Ладожское озеро. Прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука, 2002. С. 122–136.
24. Субетто Д.А., Давыдова Н.Н., Сапелко Т.В., Вольфарт Б., Вастегорд С., Посснерт Г. Палеоклимат на Карельском перешейке на рубеже позднего плейстоцена и голоцена по данным изучения донных отложений оз. Медведевского // Изв. РГО. 2002. Т. 134. Вып. 1. С. 47–64.
25. Субетто Д.А. История формирования Ладожского озера и его соединения с Балтийским морем // Terra Humana. 2007. № 1(2). С. 111–120.
26. Субетто Д.А. Донные отложения озер: палеолимнологические реконструкции. СПб.: Изд-во РГПУ им. А.И. Герцена, 2009. 343 с.
27. Фирсова А.Д., Лихошвай Е.В. Атлас цист хризифитовых водорослей озера Байкал / Под ред. Г.И. Поповской. Новосибирск: Наука, 2006. 146 с.
28. Alenius T., Gerasimov D., Sapelko T., Ludikova A., Kuznetsov D., Golyeva A., Nordqvist K. Human-environment interaction during the Holocene along the shoreline of the Ancient Lake Ladoga: A case study based on palaeoecological and archaeological material from the Karelian Isthmus, Russia // The Holocene. 2020. V. 30. P. 1622–1636. <https://doi.org/10.1177%2F0959683620941071>
29. Bennion H. Surface-sediment diatom assemblages in shallow, artificial, enriched ponds, and implication for reconstructing trophic status // Diatom Research. 1995. V. 10. P. 1–19.
30. Björck S. A review of the history of the Baltic Sea 13.0–8.0 ka BP // Quaternary International. 1995. V. 27. P. 19–40.
31. Borzenkova I., Zorita E., Borisova O., Kalnina L., Kisieliene D., Koff T., Kuznetsov D., Lemdahl G., Sapelko T., Stančikaitė M., Subetto D. Climate changes during the Holocene // (Past 12000 Years). In: The BACC II Author Team (Ed.). Second Assessment of Climate Change for the Baltic Sea Basin (25–49). Switzerland: Springer. (Regional Climate Studies). https://doi.org/10.1007/978-3-319-16006-1_2.
32. Gromig R., Wagner B., Wennrich V., Fedorov G., Savelieva L., Lebas E., Krastel S., Brill D., Andreev A., Subetto D., Melles M. Deglaciation history of Lake Ladoga (northwestern Russia) based on varved sediments // Boreas. 2019. V. 48. P. 330–348. <https://doi.org/10.1111/bor.12379>

33. *Hedenström A., Risberg J.* Early Holocene shore-displacement in southern central Sweden as recorded in elevated isolated basins // *Boreas*. 1999. V. 28. P. 490–504.
34. *Holopainen A.-L., Letanskaya G.I.* Effects of nutrient load on species composition and productivity of phytoplankton in Lake Ladoga // *Boreal Environmental Research*. 1999. V. 4. P. 215–227.
35. *Horn H., Paul L., Horn W., Petzoldt Th.* Long-term trends in the diatom composition of the spring bloom of a German reservoir: is *Aulacoseira subarctica* favoured by warm winters? *Freshwater Biology*. 2011. V. 56. P. 2483–2499.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02674.x>
36. *Juggins S.* C2 Version 1.5 User guide. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. Newcastle University, Newcastle upon Tyne, 2007. 73 p.
37. *Karetnikov S., Leppäranta M., Montonen A.* A time series of over 100 years of ice seasons on Lake Ladoga // *Journal of Great Lakes Research*. 2017. V. 43. Is. 6. P. 979–988.
<https://doi.org/10.1016/j.jglr.2017.08.010>
38. *Kostrova S.S., Meyer H., Bailey H.L., Ludikova A.V., Gromig R., Kuhn G., Shibaev Yu.A., Kozachek A.V., Ekaykin A.A., Chapligin B.* Holocene hydrological variability of Lake Ladoga as inferred from diatom oxygen isotopes. 2019. *Boreas*. V. 48. P. 361–376.
<https://doi.org/10.1111/bor.12385>
39. *Kristiansen J., Škaloud P.* (2016) Chrysophyta. In: Archibald J. et al. (eds) *Handbook of the Protists*. Springer, Cham. P. 1–38.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-32669-6_43-1
40. *Ludikova A.V., Shatalova A.E., Subetto D.A., Kublitskiy Yu.A., Rosentau A., Hang T.* Diatom-inferred palaeolimnological changes in a small lake in the context of the Holocene Baltic Sea transgressions: a case study of Lake Goluboye, Karelian Isthmus (NW Russia) // *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2020. V. 438. Article number: 012014.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/438/1/012014>
41. *Ludikova A.V.* Long-term studies of surface-sediment diatom assemblages in assessing the ecological state of Lake Ladoga, the largest European lake // *Geography, Environment, Sustainability*. 2021. V. 14. № 1. P. 251–262.
<https://doi.org/10.24057/2071-9388-2020-174>
42. *Saarnisto M., Grönlund T.* Shoreline displacement of Lake Ladoga – new data from Kilpolansaari // *Hydrobiologia*. 1996. V. 322. P. 205–215.
43. *Saarnisto M., Saarinen T.* Deglaciation chronology of the Scandinavian Ice Sheet from the Lake Onega Basin to the Salpausselkä End Moraines // *Global and Planetary Change*. 2001. V. 31. P. 387–405.
44. *Sapelko T., Pozdnyakov S., Kuznetsov D., Ludikova A., Ivanova E., Guseva M., Zazovskaya E.* Holocene sedimentation in the central part of Lake Ladoga // *Quaternary International*. 2019. V. 524. P. 67–75.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2019.05.028>
45. *Smol J.P.* The ratio of diatom frustules to chrysophycean statospores: a useful paleolimnological index // *Hydrobiologia*. 1985. V. 123. P. 199–208.
46. *Sochuliaková L., Sienkiewicz E., Hamerlík L., Svitok M., Fidlerová D., Bitušík P.* Reconstructing the trophic history of an alpine lake (High Tatra Mts.) using subfossil diatoms: disentangling the effects of climate and human influence. *Water, Air and Soil Pollution*. 2018. V. 229. Article number: 289.
<https://doi.org/10.1007/s11270-018-3940-9>
47. *Subetto D.A., Davydova N.N., Rybalko A.E.* Contribution to the lithostratigraphy and history of lake Ladoga. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* // 1998. V. 140. P. 113–119.
48. *The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences*. 2nd ed. / Ed. by J.P. Smol, E.F. Stoermer. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. 667 p.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511763175>
49. *Virtasalo J.J., Ryabchuk D., Kotilainen A.T., Zhamoïda V., Grigoriev A., Sivkov V., Dorokhova E.* Middle Holocene to present sedimentary environment in the easternmost Gulf of Finland (Baltic Sea) and the birth of the Neva River // *Marine Geology*. 2014. V. 350. P. 84–96.
<https://doi.org/10.1016/j.margeo.2014.02.003>

Siliceous Microalgae in the Lake Ladoga Sediments and their Significance in Paleolimnological Reconstructions

A. V. Ludikova¹, * and D.D. Kuznetsov¹, **

¹*Institute of Limnology of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

*E-mail: ellerbeckia@yandex.ru

**E-mail: dd_kuznetsov@mail.ru

Diatoms are traditionally applied in studies of the evolution of the Lake Ladoga ecosystem in the late- and postglacial times. The diatoms possess siliceous frustules that are well-preserved in sediments, which enables studying the sedimentary diatom assemblages composition and its variations in time. Cysts of the golden algae (chrysophytes) constitute the second most abundant group of siliceous microfossils in the Ladoga sediments. However, they have not been used in paleoreconstructions until recently. In the present study, we compare the diatom record in the sediment core obtained from the central part of the Lake Ladoga with the absolute and relative abundances of chrysophyte cysts. The study is aimed at reconstruction of the Holocene paleoenvironments in the Lake Ladoga and assessment of the indicative value of the chrysophyte cysts in the studies of the Lake Ladoga evolution. We also made an effort to interpret the information of the diatom assemblages composition and abundances of the siliceous microalgae in terms of the changing duration of hydrological and hydrobiological seasons resulted from the Lake Ladoga level changes and climatic shifts in the past.

Keywords: diatoms, golden algae, chrysophyte cysts, Lake Ladoga, evolution of lake ecosystem, Holocene, paleoreconstructions

REFERENCES

1. Arslanov H.A., Gej N.A., Davydova N.N., Dzhinoridze R.N., Koshechkin B.I., Pushenko M.Ya., Rybalko A.E., Spiridonov M.A., Subetto D.A., Homutova V.I. Novye dannye po pozdneplejstocenovoj i golocenovoj istorii Ladozhskogo ozera // *Izv. RGO*. 1996. V. 128. No. 2. S. 12–21.
2. Borisova O.K. Landshaftno-klimaticheskie izmeneniya v golocene // *Izv. RAN. Ser. geograficheskaya*. 2014. № 2. S. 5–20.
3. Voloshko L.N. Zolotistye vodorosli vodoemov Severa Rossii. SPb: Renome, 2017. 378 s.
4. Genkal S.I. O morfologicheskoy izmenchivosti diatomovoj vodorosli *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) Haworth // *Ekologo-fiziologicheskie issledovaniya vodoroslej i ih znachenie dlya ocenki sostoyaniya prirodnyh vod. Yaroslavl'*, 1996. S. 19–20.
5. Davydova N.N. Sostav i usloviya formirovaniya diatomovyh kompleksov v poverhnostnom sloe donnyh otlozhenij Ladozhskogo ozera // *Rastitel'nye resursy Ladozhskogo ozera*. L.: Nauka, 1968. S. 131–174.
6. Davydova N.N. Komplekсы diatomej v donnyh otlozheniyah Onezhskogo ozera // *Paleolimnologiya Onezhskogo ozera*. L.: Nauka, 1976. S. 130–191.
7. Davydova N.N. Diatomovye vodorosli – indikatorы prirodnyh uslovij vodoemov v golocene. L.: Nauka, 1985. 244 s.
8. Davydova N.N. Razvitie ekosistemy ozera v pozdne- i poslednikov'e po sostavu diatomovyh kompleksov v donnyh otlozheniyah // *Ladozhskoe ozero. Proshloe, nastoyashhee, budushhee*. SPb.: Nauka, 2002. S. 157–164.
9. Zhuze A.P. Diatomovye vodorosli v morskikh i kontinental'nyh otlozheniyah golocenovogo vozrasta // *Voprosy golocena. Vil'nyus*, 1961. S. 115–139.
10. Zhuze A.P., Proshkina-Lavrenko A.I., Sheshukova-Poreczkaya V.S. Metody issledovaniya // *Diatomovye vodorosli SSSR (iskopaemye i sovremennye)*. L.: Nauka, 1974. S. 50–79.
11. Istoriya Ladozhskogo, Onezhskogo, Pskovsko-Chudskogo ozer, Bajkala i Hanki / Pod red. D.D. Kvasova, G.G. Martinsona, A.V. Raukasa. L.: Nauka, 1990. 280 s.
12. Kvasov D.D. Pozdnechetvertichnaya istoriya krupnyh ozer i vnutrennih morej Vostochnoj Evropy. L., 1975. 278 s.
13. Kuznecov D.D., Subetto D.A. Golocenovoe nakoplenie organicheskogo veshhestva v donnyh otlozheniyah Ladozhskogo ozera // *Geomorfologiya*. 2021. V. 52. No. 2. S. 63–71.
14. Ladozhskoe ozero i dostoprimechatel'nosti ego poberezh'ya. Atlas / Pod red. V.A. Rumyanceva. SPb.: Nestor-Istoriya, 2015. 200 s.
15. Letanskaya G.I., Protopopova E.V. Sovremennoe sostoyanie fitoplanktona Ladozhskogo ozera (2005–2009 gg.) // *Biologiya vnutrennih vod*. 2012. № 4. S. 17–24.
16. Ludikova A.V. Diatomovye vodorosli otlozhenij vostochnoj chasti Baltijskogo lednikovogo ozera // *Geologiya v shkole i v vuze: Geologiya i civilizaciya: Mat. IX Mezhdunarodnoj konf. SPb: Izd-vo RGPU im. A.I. Gercena*, 2015. C. 208–212.
17. Ludikova A.V. Diatomovye vodorosli pozdnelednikovyh otlozhenij Ladozhskogo ozera // *Aktual'nye problemy sovremennoj palinologii: Mat. XIV Vserossijskoj palinologicheskoy konf. M.*, 2017. S. 163–165.
18. Malahovskij D.B., Znamenskaya O.M., Ruhina E.V. Mginginskaya morskaya mezhlednikovaya tolsha Severo-Zapada RSFSR // *Paleogeografiya ozernyh i morskikh bassejnov Severo-Zapada SSSR v plejstocene*. L., 1989. S. 44–60.

19. Naumenko M.A., Karetnikov S.G. Morfometriya i osobennosti gidrologicheskogo rezhima Ladozhskogo ozera // Ladozhskoe ozero. Proshloe, nastoyashhee, budushhee. SPb.: Nauka, 2002. S. 16–49.
20. Naumenko M.A., Karetnikov S.G. Osobennosti mnogoletnih izmenenij temperatury vozduha v severnoj chasti Ladozhskogo ozera // Uspеhi sovremennoгo estestvoznaniya. 2017. No. 5. S. 114–122.
21. Petrova N.A. Fitoplankton Ladozhskogo ozera // Rastitel'nye resursy Ladozhskogo ozera. L.: Nauka, 1968. S. 73–130.
22. Sevast'yanov D.V., Subetto D.A., Sikaczka E.D., Stepochkina O.E. Osobennosti evolyucii ozero-rechnoj seti v bassejne Ladozhskogo ozera v golocene // Vestnik SPbGU. 2001. Ser. 7. No. 1 (№ 7). S. 88–100.
23. Subetto D.A. Stroenie, osobennosti i istoriya formirovaniya donnyh otlozhenij // Ladozhskoe ozero. Proshloe, nastoyashhee, budushhee. SPb.: Nauka, 2002. S. 122–136.
24. Subetto D.A., Davydova N.N., Sapelko T.V., Vol'fart B., Vastegord S., Possnert G. Paleoklimat na Karel'skom pereshejke na rubezhe pozdnego plejstocena i golocena po dannym izucheniya donnyh otlozhenij oz. Medvedevskogo // Izv. RGO. 2002. V. 134. No. 1. S. 47–64.
25. Subetto D.A. Istoriya formirovaniya Ladozhskogo ozera i ego soedineniya s Baltijskim morem // Terra Humana. 2007. № 1(2). S. 111–120.
26. Subetto D.A. Donnye otlozheniya ozer: paleolimnologicheskie rekonstrukcii. SPb.: Izd-vo RGPU im. A.I. Gercena, 2009. 343 s.
27. Firsova A.D., Lihoshvaj E.V. Atlas cist hrizofitovyh vodoroslej ozera Bajkal / Pod. red. G.I. Popovskoj. Novosibirsk: Nauka, 2006. 146 s.
28. Alenius T., Gerasimov D., Sapelko T., Ludikova A., Kuznetsov D., Golyeva A., Nordqvist K. Human-environment interaction during the Holocene along the shoreline of the Ancient Lake Ladoga: A case study based on palaeoecological and archaeological material from the Karelian Isthmus, Russia // The Holocene. 2020. V. 30. P. 1622–1636. <https://doi.org/10.1177%2F0959683620941071>
29. Bennion H. Surface-sediment diatom assemblages in shallow, artificial, enriched ponds, and implication for reconstructing trophic status // Diatom Research. 1995. V. 10. P. 1–19.
30. Björck S. A review of the history of the Baltic Sea 13.0–8.0 ka BP // Quaternary International. 1995. V. 27. P. 19–40.
31. Borzenkova I., Zorita E., Borisova O., Kalnina L., Kisielienė D., Koff T., Kuznetsov D., Lemdahl G., Sapelko T., Stančikaitė M., Subetto D. Climate changes during the Holocene // (Past 12,000 Years). In: The BACC II Author Team (Ed.). Second Assessment of Climate Change for the Baltic Sea Basin (25–49). Switzerland: Springer. (Regional Climate Studies). https://doi.org/10.1007/978-3-319-16006-1_2.
32. Gromig R., Wagner B., Wennrich V., Fedorov G., Savelieva L., Lebas E., Krastel S., Brill D., Andreev A., Subetto D., Melles M. Deglaciation history of Lake Ladoga (northwestern Russia) based on varved sediments // Boreas. 2019. V. 48. P. 330–348. <https://doi.org/10.1111/bor.12379>
33. Hedenström A., Risberg J. Early Holocene shore-displacement in southern central Sweden as recorded in elevated isolated basins // Boreas. 1999. V. 28. R. 490–504.
34. Holopainen A.-L., Letanskaya G.I. Effects of nutrient load on species composition and productivity of phytoplankton in Lake Ladoga // Boreal Environmental Research. 1999. V. 4. P. 215–227.
35. Horn H., Paul L., Horn W., Petzoldt Th. Long-term trends in the diatom composition of the spring bloom of a German reservoir: is *Aulacoseira subarctica* favoured by warm winters? Freshwater Biology. 2011. V. 56. P. 2483–2499. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02674.x>
36. Juggins S. C2 Version 1.5 User guide. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. Newcastle University, Newcastle upon Tyne, 2007. 73 p.
37. Karetnikov S., Leppäranta M., Montonen A. A time series of over 100 years of ice seasons on Lake Ladoga // Journal of Great Lakes Research. 2017. V. 43. Is. 6. P. 979–988. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2017.08.010>
38. Kostrova S.S., Meyer H., Bailey H.L., Ludikova A.V., Gromig R., Kuhn G., Shibaev Yu.A., Kozachek A.V., Ekaykin A.A., Chaplign B. Holocene hydrological variability of Lake Ladoga as inferred from diatom oxygen isotopes. 2019. Boreas. V. 48. P. 361–376. <https://doi.org/10.1111/bor.12385>
39. Kristiansen J., Škaloud P. (2016) Chrysophyta. In: Archibald J. et al. (eds) Handbook of the Protists. Springer, Cham. P. 1–38. https://doi.org/10.1007/978-3-319-32669-6_43-1
40. Ludikova A.V., Shatalova A.E., Subetto D.A., Kublitskiy Yu.A., Rosentau A, Hang T. Diatom-inferred palaeolimnological changes in a small lake in the context of the Holocene Baltic Sea transgressions: a case study of Lake Goluboye, Karelian Isthmus (NW Russia) // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2020. V. 438. Article number: 012014. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/438/1/012014>.
41. Ludikova A.V. Long-term studies of surface-sediment diatom assemblages in assessing the ecological state of Lake Ladoga, the largest European lake // Geography, Environment, Sustainability. 2021. V. 14. No. 1. P. 251–262. <https://doi.org/10.24057/2071-9388-2020-174>

42. Saarnisto M., Grönlund T. Shoreline displacement of Lake Ladoga – new data from Kilpolansaari // *Hydrobiologia*. 1996. V. 322. P. 205–215.
43. Saarnisto M., Saarinen T. Deglaciation chronology of the Scandinavian Ice Sheet from the Lake Onega Basin to the Salpausselkä End Moraines // *Global and Planetary Change*. 2001. V. 31. P. 387–405.
44. Sapelko T., Pozdnyakov S., Kuznetsov D., Ludikova A., Ivanova E., Guseva M., Zazovskaya E. Holocene sedimentation in the central part of Lake Ladoga // *Quaternary International*. 2019. V. 524. P. 67–75. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2019.05.028>
45. Smol J.P. The ratio of diatom frustules to chrysophycean statospores: a useful paleolimnological index // *Hydrobiologia*. 1985. V. 123. P. 199–208.
46. Sochuliaková L., Sienkiewicz E., Hamerlík L., Svitok M., Fidlerová D. and Bitušík P. Reconstructing the trophic history of an alpine lake (High Tatra Mts.) using subfossil diatoms: disentangling the effects of climate and human influence. *Water, Air and Soil Pollution*. 2018. V. 229. Article number: 289. <https://doi.org/10.1007/s11270-018-3940-9>
47. Subetto D.A., Davydova N.N. and Rybalko A.E. Contribution to the lithostratigraphy and history of lake Ladoga. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* // 1998. V. 140. P. 113–119.
48. *The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences*. 2nd ed. / Ed. by J.P. Smol, E.F. Stoermer. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. 667 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511763175>
49. Virtasalo J.J., Ryabchuk D., Kotilainen A.T., Zhamoïda V., Grigoriev A., Sivkov V., Dorokhova E. Middle Holocene to present sedimentary environment in the easternmost Gulf of Finland (Baltic Sea) and the birth of the Neva River // *Marine Geology*. 2014. V. 350. P. 84–96. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2014.02.003>