

УДК 574.5 + 551.8

60 ЛЕТ ИЗУЧЕНИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА. ЧТО НОВОГО МОЖНО СКАЗАТЬ ОБ ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ И СОВРЕМЕННОМ СОСТОЯНИИ КРУПНЕЙШЕГО ВОДОЕМА ЕВРОПЫ?

А. В. Лудикова

Институт озероведения РАН – СПб ФИЦ РАН (ул. Севастьянова, 9, Санкт-Петербург, Россия, 196105)

Целенаправленное и систематическое изучение диатомовых водорослей в донных осадках Ладожского озера началось в конце 50-х годов XX века в рамках работ Комплексной ладожской экспедиции Института озероведения РАН. Основные направления изучения диатомовых водорослей в ладожских отложениях были определены и на протяжении большей части рассматриваемого периода развивались д. б. н. Натальей Наумовной Давыдовой (1931–2014). Ею изучен систематический и эколого-географический состав диатомовых водорослей в поверхностном слое и колонках донных отложений, охарактеризованы основные этапы развития Ладожского озера в позднеледниковье-голоцене по данным диатомового анализа, прослежены стадии трансформации озерной экосистемы под воздействием антропогенного фактора, заложены основы геоэкологического мониторинга с использованием субфоссильных диатомовых комплексов. В настоящее время изучение диатомовых водорослей в ладожских отложениях продолжается по следующим направлениям: 1) получение новых данных и уточнение существующих представлений об основных этапах эволюции Ладожского озера и выявление биоиндикационных признаков изменений состояния ладожской экосистемы в геологическом прошлом; 2) продолжение ряда мониторинговых наблюдений за изменениями состава диатомовых комплексов в поверхностных осадках с целью изучения состояния Ладожского озера на современном этапе; 3) изучение отложений малых озер Приладожья с использованием модифицированного метода изоляционных бассейнов для реконструкции пространственно-временных рамок трансгрессивных стадий Ладожского озера.

Ключевые слова: диатомовый анализ; озерные осадки; палеолимнология; Ладожское озеро; история исследования

Для цитирования: Лудикова А. В. 60 лет изучения диатомовых водорослей в донных отложениях Ладожского озера. Что нового можно сказать об истории развития и современном состоянии крупнейшего водоема Европы? // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 5. С. 128–142. doi: 10.17076/lim1909

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН – СПб ФИЦ РАН (FFZF-2024-0001).

A. V. Ludikova. 60 YEARS OF STUDYING SEDIMENTARY DIATOMS IN LAKE LADOGA. WHAT NEW CAN BE REPORTED ABOUT THE EVOLUTION AND THE CURRENT STATE OF THE LARGEST EUROPEAN LAKE?

*Institute of Limnology, St. Petersburg Federal Research Center, Russian Academy of Sciences
(9 Sevastjanova St., 196105 St. Petersburg, Russia)*

Targeted and regular studies of diatoms in the sediments of Lake Ladoga started in the late 1950s as part of the work of the Integrated Ladoga Expedition of the Institute of Limnology of the Russian Academy of Sciences. The main directions of studying diatoms in Ladoga sediments were outlined and developed during the major part of the reviewed period by Dr. Natalia N. Davydova (1931–2014). She studied the systematic, ecological, and geographical composition of diatoms in the surface sediments and sediment cores retrieved from the Ladoga bottom, described the main stages of Lake Ladoga evolution in the Late Glacial-Holocene period based on diatom analysis, traced the stages in the lake ecosystem transformation under human impact, laid the foundations for geoecological monitoring using subfossil diatom assemblages. Current research on diatoms in Ladoga sediments focuses on the following: 1) obtaining new data and updating existing ideas about the main stages in the evolution of Lake Ladoga, and revealing bioindication signals of Ladoga ecosystem changes in the geological past; 2) continuing the series of monitoring observations of changes in the composition of surface-sediment diatom assemblages to assess the present state of Lake Ladoga; 3) studying the Ladoga sediments in small-lake basins in the Ladoga region using a modified isolation-basin approach to reconstruct the spatial and temporal frames of transgressive stages of Lake Ladoga.

Keywords: diatom analysis; lake sediments; paleolimnology; Lake Ladoga; research history

For citation: Ludikova A. V. 60 years of studying sedimentary diatoms in Lake Ladoga. What new can be reported about the evolution and the current state of the largest European lake? *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 5. P. 128–142. doi: 10.17076/lim1909

Funding. The study contributes to the State Research Program of the Institute of Limnology RAS – SPC RAS (FFZF-2024-0001).

Введение

Диатомовые водоросли традиционно являются наиболее широко используемой группой индикаторных организмов для изучения эволюции озерных экосистем и оценки их современного состояния. Благодаря кремнистым панцирям диатомовые водоросли хорошо сохраняются в донных осадках, что позволяет изучать видовой состав диатомовых комплексов прошлого и его изменения во времени. Кроме того, диатомовые водоросли имеют широкое географическое распространение, способны обитать в большом диапазоне экологических условий, имеют детально разработанную систематику и установленные для большинства видов четкие экологические предпочтения и специфические требования к различным параметрам водной среды. Все это делает их надежными индикаторами изменений этих параметров, что позволяет реконструировать основные этапы эволюции озерных экосистем, судить о скорости и направленности происходящих в них процессов.

Первые данные о видовом составе диатомовых водорослей в донных отложениях Ладожского озера относятся ко второй половине XIX – началу XX в. [напр., Ульский, 1864; Гильзен, 1905; Скориков, 1905]. Однако эти сведения носили ограниченный характер и исчерпывались списками видов диатомей, определенных в немногих случайно взятых образцах грунта. Во 2-й половине 1950-х годов были опубликованы результаты изучения межледниковых отложений в котловине Ладожского озера, содержащих богатый комплекс морских диатомей [Черемисинова, 1957].

Начало всестороннего изучения диатомовых комплексов в ладожских осадках связано с созданием в 1956 г. на базе Лаборатории озероведения (впоследствии Института озероведения РАН) Комплексной ладожской экспедиции под руководством Н. И. Семеновича – лимнолога, гидрохимика, крупнейшего специалиста по донным отложениям озер. Выполнение диатомового анализа было поручено молодой сотруднице возглавляемой Н. И. Семеновичем

группы по изучению донных отложений Н. Н. Давыдовой (1931–2014), впоследствии выдающемуся специалисту-диатомологу и палеолимнологу, доктору биологических наук. Первые масштабные работы по пробоотбору и изучению состава диатомовых комплексов из поверхностного слоя донных отложений (субфоссильных диатомовых комплексов), запланированные как первый этап исследования диатомовых водорослей в ладожских осадках, были проведены в 1958–1960-х годах [Давыдова, 1961а, б, 1968а]. В 1960-х годах выполнены также первые палеолимнологические исследования Ладожского озера с применением диатомового анализа колонок донных отложений, отобранных в различных частях озерной котловины [Давыдова, 1965; Абрамова, Давыдова, 1966; Абрамова и др., 1967]. В последующие годы продолжилось изучение диатомовых комплексов из колонок и поверхностного слоя донных отложений, имеющее целью установление особенностей видового состава диатомей в различные климатические эпохи, выявление трансформаций диатомовых комплексов под влиянием природных и антропогенных факторов [напр., Давыдова, 1985, 1990; Давыдова, Субетто, 2000].

В настоящее время изучение диатомовых водорослей в ладожских осадках продолжается по следующим направлениям: 1) получение новых данных и уточнение существующих представлений об основных этапах эволюции Ладожского озера и выявление биоиндикационных признаков изменений состояния ладожской экосистемы в геологическом прошлом; 2) продолжение ряда мониторинговых наблюдений за изменениями состава диатомовых комплексов в поверхностных осадках с целью изучения состояния Ладожского озера на современном этапе; 3) изучение отложений малых озер Приладожья с использованием модифицированного метода изоляционных бассейнов для реконструкции пространственно-временных рамок трансгрессивных стадий Ладожского озера.

Материалы и методы

С конца 1950-х годов по настоящее время техника пробоотбора и пробоподготовки и способы представления результатов диатомового анализа претерпели некоторые изменения.

Пробоотбор поверхностного слоя донных отложений в конце 1950-х – начале 1960-х годов выполнялся с использованием ударного стратометра Перфильева [Давыдова, 1968а], впоследствии – с помощью дночерпателя Экмана-

Берджа, из которого на диатомовый анализ отбирали верхний жидкий, неконсолидированный слой осадка – наилок [Давыдова, 1985; Ludikova, 2021].

Отбор колонок донных отложений в конце 1950-х – начале 1960-х годов также осуществлялся с помощью стратометра Перфильева, позволявшего отбирать осадок мощностью до 1 м [Семенович, 1966; Абрамова и др., 1967; Давыдова, 1968б], в дальнейшем использовались 1,5-метровые грунтовые трубки системы ГОИН [Давыдова, 1985; Sapelko et al., 2019], 4-метровые ударные трубки системы ВСЕГЕИ [Давыдова, 1985; Давыдова и др., 1986], буровая установка UWITEC [Andreev et al., 2019].

Пробоподготовка выполняется по стандартным методикам – с использованием H_2O_2 [Давыдова, 1985] или $Na_4P_2O_7 \times 10H_2O$ [Жузе и др., 1974]. Образцы наилка берутся естественной влажности. Пробы из колонок донных отложений предварительно высушиваются при комнатной температуре и взвешиваются для последующего расчета концентрации створок диатомей в 1 г сухого вещества [Давыдова, 1985]. Для приготовления постоянных препаратов применяется среда Эльяшева (показатель преломления $n = 1,67–1,68$).

Аналитический этап. Подсчет и определение створок диатомовых водорослей выполняются с масляной иммерсией при увеличении $\times 90$, в настоящее время – $\times 100$, с использованием отечественных и зарубежных определителей. В настоящее время подсчет створок диатомей сопровождается количественным учетом других кремнистых микрофоссилий – цист золотистых водорослей (Chrysophyceae, хризофитов). Затем рассчитываются концентрации цист в 1 г сухого осадка, а также отношение «цисты : диатомеи» (отношение количества цист хризофитов, подсчитанных в пробе, к сумме цист и панцирей диатомей (1 панцирь = 2 створки), выраженное в процентах [Smol, 1985].

Представление результатов диатомового анализа. В ранних исследованиях [Давыдова, 1961а, б, 1968а, б] использовалась полуколичественная оценка роли отдельных видов в составе диатомовых комплексов, основанная на 6-балльной шкале обилия. Содержание створок данного вида в препарате/ряду препарата оценивалось в баллах, что позволяло затем подразделять их на единичные (≤ 2 балла), обильные (3 балла) и массовые (≥ 4 балла). Среди последних виды с обилием 6 баллов считались доминирующими, с обилием 5 баллов – субдоминантами.

Использование количественной методики оценки роли отдельного таксона в составе

диатомовых комплексов подразумевает расчет его абсолютного или относительного содержания. Количественная методика для представления результатов диатомового анализа стала применяться начиная с 1970-х годов. Использовались данные об абсолютном содержании (концентрации) отдельных видов и общем содержании створок в 1 г сухого осадка. Расчет концентрации выполнялся по формуле, учитывающей сухой вес пробы перед началом пробоподготовки, объем воды, добавленной к осадку при изготовлении препарата, число просмотренных полей зрения и подсчитанных в них створок и т. д. [Давыдова, 1985]. На диатомовых диаграммах отображались изменения концентраций отдельных таксонов, а также общего содержания створок в осадках.

В настоящее время для представления результатов диатомового анализа преимущественно используются данные об относительном (процентном) содержании таксона(-ов) в составе диатомовых комплексов, рассчитанном от числа подсчитанных в пробе створок. Согласно Н. Н. Давыдовой [1985], виды, доля которых составляет < 1 %, считаются единичными, от 1 до 5 % – обычными, > 5 % – массовыми (из них виды с численностью 5–10 % являются субдоминантами, а составляющие > 10 % створок – доминантами). Для оценки палеопродуктивности диатомовых сообществ, а также выявления роли терригенного разбавления в формировании донных отложений рассчитывается общая концентрация створок в осадках.

Результаты и обсуждение

Исследования 2-й половины XX в. Первые детальные сведения о систематическом составе диатомовых водорослей в поверхностном слое донных отложений Ладожского озера, их экологической и фитогеографической характеристике получены в начале 1960-х годов [Давыдова, 1961а, б]. Материалом для изучения послужили пробы, отобранные на 139 станциях по всему дну ладожской котловины в 1957–1960 гг. Всего в изученных пробах обнаружено 226 таксонов диатомей рангом ниже рода, из них 4 были отмечены впервые для СССР и 94 – впервые для Ладожского озера [Давыдова, 1968а]. Среди массовых видов с наиболее высокой численностью (6 баллов по шкале обилия) выявлены *Melosira* (совр. *Aulacoseira*) *islandica*, *M. distans* var. *alpigena*, *M. italica* var. *italica*, *M. italica* ssp. *subarctica* (в настоящее время установлено, что указанные три таксона на самом деле являются тремя различными морфотипами *Aulacoseira subarctica*), *M. ambigua*,

Stephanodiscus astraea var. *astraea* (совр. *Stephanodiscus neoastraea*), *Tabellaria fenestrata* и *Asterionella formosa* [Давыдова, 1968а]. По отношению к солености было установлено преобладание олигогалобов-индифферентов, по биогеографической приуроченности – доминирование космополитных диатомей. Единичные находки створок морских видов в поверхностном слое донных осадков интерпретировались как результат их переотложения из морских межледниковых осадочных толщ. Выявлены закономерности распространения основных видов диатомей в поверхностных осадках, выполнено районирование Ладожского озера по составу диатомовых комплексов [Давыдова, 1961а, б, 1968а]. Кроме того, установлено, что состав танатоценозов диатомовых водорослей в целом соответствует видовому составу диатомей в пробах фитопланктона, а также показано, что количественные соотношения между массовыми видами диатомового планктона в основных чертах сохраняются в пробах из поверхностного слоя донных осадков [Давыдова, 1968а]. Это явилось важным выводом для последующего палеолимнологического изучения Ладожского озера.

В 1960-х годах на материалах изучения 19 колонок донных отложений, отобранных в разных частях озерной котловины, получены первые сведения о видовом, экологическом и фитогеографическом составе диатомовой флоры Ладожского озера начиная с позднеледниковья, что позволило охарактеризовать основные черты его развития [Абрамова, Давыдова, 1966; Абрамова и др., 1967]. В частности, было установлено, что после дегляциации в котловине Ладожского озера непрерывно существовал пресноводный водоем, убедительно показано, что присутствие отдельных створок морских и солоноватоводных диатомей не свидетельствует о проникновении морских вод в ладожскую котловину, а является следствием их переотложения из морских межледниковых осадков [Абрамова и др., 1967; Давыдова, 1968б]. Этот вывод имел большое значение в дискуссии о возможности существования в позднеледниковое время морского соединения между Балтийским и Белым морями через котловины Ладожского и Онежского озер и проникновения в голоцене вод литориновой трансгрессии Балтийского моря в ладожскую котловину. Доминирование истинно планктонных диатомей позволило сделать вывод о значительных глубинах ладожского бассейна на протяжении всей его послеледниковой истории. Кроме того, были предприняты первые попытки проследить связь между изменениями

состава диатомовых комплексов и сменой природно-климатических обстановок. В частности, показано, что отложения, накапливавшиеся в суровых климатических условиях позднеледниковья и раннего голоцена, содержат мало створок, а диатомовые комплексы характеризуются бедным видовым составом. В свою очередь, начиная с атлантического времени происходит резкое увеличение числа видов диатомей и их содержания в донных осадках. Тогда же отмечается значительное обогащение видового состава бентосных диатомей, однако их роль в составе диатомовых комплексов остается второстепенной [Давыдова, 1965, 1968б; Абрамова и др., 1967].

Эти и полученные в дальнейшем результаты позволили сделать вывод о том, что ядро современной диатомовой флоры было заложено уже в позднеледниковье [Давыдова, 1985]. Использование полуколичественной методики оценки численности отдельных таксонов в ранних исследованиях не позволило выявить существенных изменений в составе диатомовых комплексов в связи с природно-климатическими изменениями второй половины голоцена. Однако в дальнейшем сравнение данных об абсолютном содержании (концентрации в 1 г сухого осадка) отдельных видов и разновидностей диатомей показало, что в суббореальное время имело место изменение состава доминирующих таксонов, а также общее обогащение видового состава диатомовых комплексов [Давыдова, 1985]. Выявленные изменения, а также увеличение численности планктонных диатомей, зафиксированное в этот период в мелководных районах Ладожского озера, позволили выдвинуть предположение о связи их со среднеголоценовой трансгрессией Ладожского озера [Давыдова, 1990].

К началу 1990-х годов состав диатомовых комплексов, начиная с позднего дриаса, был изучен в 29 колонках донных отложений, отобранных в прибрежных и глубоководных районах Ладожского озера [Давыдова, 1990]. Основные закономерности изменения видового состава диатомовых комплексов прослежены и в дальнейших исследованиях [Davydova, 1990; Давыдова и др., 1993; Арсланов и др., 1996; Давыдова, 2002]. Это позволило охарактеризовать основные этапы развития Ладожского озера следующим образом. Обедненный диатомовый комплекс позднеледниковья в ладожской котловине унаследован от приледниковых озер, ранее существовавших у края отступавшего ледника. На протяжении всего периода дегляциации ладожской котловины (ок. 3 тыс. лет) водоем оставался низкопродуктивным,

олиготрофным. После спуска Балтийского ледникового озера, в состав которого входил ладожский бассейн, озеро стало развиваться изолированно. Находки переотложенных морских диатомей указывают на активизацию эрозионных процессов в связи с понижением его уровня. Низкое содержание створок в отложениях пребореального времени свидетельствует о том, что потепление климата раннего голоцена еще не сказалось на развитии экосистемы Ладожского озера. В этот период доминирует планктонная *Aulacoseira islandica*, происходит некоторое обогащение состава диатомовых комплексов планктонными видами, и по сей день обитающими в центральной части Ладожского озера. В бореальное время Ладожское озеро соединяется с существовавшим в балтийской котловине пресноводным Анциловым озером, о чем свидетельствует присутствие в составе диатомовых комплексов характерных анциловых видов (*Ellerbeckia arenaria*, *Eunotia clevei*). Улучшение климата в бореальное и атлантическое время, сопровождавшееся развитием почвенно-растительного покрова, стимулировало продукционные процессы в Ладожском озере, что нашло отражение в увеличении содержания диатомей в осадках и увеличении видового разнообразия. Подъем уровня озера в суббореальном периоде (ладожская трансгрессия) способствовал обогащению ладожских вод биогенными элементами в результате подтопления прибрежных низменностей, что привело к повышению продуктивности и увеличению видового разнообразия сообществ диатомовых водорослей. Появление планктонных *Aulacoseira alpigena* и *A. italica* (в современном понимании – морфотипы *A. subarctica*) в качестве со- и субдоминантов *A. islandica* ассоциируется с суббореальным похолоданием климата. В мелководных заливах трансгрессия нашла отражение в увеличении доли планктонных диатомей, тогда как в глубоководных районах их численность существенно не изменилась. Похолодание субатлантического времени привело к тому, что холодолюбивая *A. islandica* стала единственным доминантом в составе диатомовых комплексов, тогда как *A. alpigena* и *A. italica* являлись субдоминантами [Давыдова, Субетто, 2000; Давыдова, 2002].

Продолжение изучения диатомовых водорослей из поверхностного слоя донных осадков позволило проследить трансформацию ладожской экосистемы в результате антропогенного воздействия. Развитие хозяйственной деятельности по берегам и на водосборе Ладожского озера в конце 1960-х – начале 1980-х годов привело к увеличению фосфорной

нагрузки, обусловленной поступлением большого количества фосфорных соединений со стоками промышленных предприятий и сельхозугодий. Это, в свою очередь, повлекло существенные изменения состава субфоссильных диатомовых комплексов [Давыдова и др., 1997]. Так, к началу 1960-х годов состав диатомовых комплексов из поверхностного слоя донных осадков свидетельствовал об олиготрофном статусе Ладожского озера. Его основу составляли планктонные виды, характерные для крупных глубоководных олиготрофных бассейнов [Давыдова, 1968а; Давыдова и др., 1997]: *Aulacoseira islandica*, *A. alpigena* (в современном понимании один из морфотипов *A. subarctica*), *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus neoastreae*, *Tabellaria fenestrata*.

В конце 1970-х годов численности доминантов в составе диатомовых комплексов достигают *Asterionella formosa* и *Diatoma tenuis*, массовому развитию которых благоприятствует повышение фосфорной нагрузки. Рост расчетных показателей сапробности также указывал на переход Ладожского озера из олигосапробной в мезосапробную зону [Давыдова, 1982, 1985; Davydova et al., 1994; Давыдова и др., 1997]. Это подтверждалось также материалами гидрохимических исследований: концентрация общего фосфора в воде Ладожского озера в 1976–1980 гг. в среднем составляла 26 мкг л⁻¹ [Расплетина, 1982]. При этом наиболее существенные изменения в составе диатомовых комплексов были отмечены в заливах южных притоков (в первую очередь р. Волхов), а также в северном шхерном районе, характеризующемся замедленным водообменом с основной частью озера. Несмотря на заметное снижение фосфорной нагрузки начиная со второй половины 1980-х годов, результаты изучения состава субфоссильных диатомовых комплексов в 1991–1994 гг. показали, что в открытой части озера по-прежнему высокую численность имели *Asterionella formosa* и *Diatoma tenuis*, а в заливах с замедленным водообменом с основной акваторией присутствовали такие индикаторы антропогенного эвтрофирования, как *Stephanodiscus hantzschii* и *Cyclostephanos dubius* [Slepukhina et al., 1996; Давыдова и др., 1997; Davydova et al., 1999].

Антропогенно обусловленные изменения состава диатомовых комплексов прослеживались также в верхних частях колонок донных отложений, отобранных в разных районах Ладожского озера. Было показано, что заливы со слабым водообменом с основной акваторией более подвержены антропогенному эвтрофированию по сравнению с открытой частью

озера [Давыдова и др., 1981, 1993; Давыдова, Трифонова, 1982; Давыдова, 1985].

Таким образом, продемонстрировано, что изменения состава субфоссильных диатомовых адекватно отражают процессы, происходящие в экосистеме Ладожского озера под влиянием антропогенного эвтрофирования. Полученные результаты легли в основу концепции геоэкологического мониторинга Ладожского озера, разработанной совместно российскими и финскими исследователями при активном участии Н. Н. Давыдовой [Davydova et al., 2000]. В рамках концепции предусматривалось проведение диатомового анализа поверхностного слоя донных осадков на наиболее репрезентативных станциях с интервалом 1 раз в 10 лет, учитывая низкую скорость осадконакопления в Ладоге. Данный вид мониторинга является эффективным по временным и экономическим затратам и может использоваться как независимый способ оценки состояния ладожской экосистемы и его динамики.

Исследования XXI в. – современный этап. В настоящее время продолжается изучение диатомовых водорослей в колонках донных отложений Ладожского озера с целью **получения новых данных об основных этапах его эволюции в геологическом прошлом.** Позднеледниковые и голоценовые отложения имеют широкое распространение в ладожской котловине и потому достаточно хорошо изучены с точки зрения биостратиграфии. Более древние, доледниковые осадки в ладожской котловине перекрыты мореной поздневалдайского оледенения, что длительное время делало их недоступными для палеоолимологических исследований. До недавнего времени был известен единственный разрез доледниковых отложений, полученный в ходе геологического бурения в 1930-х годах, в котором под отложениями поздневалдайского оледенения были вскрыты газоносные глины, содержащие богатый комплекс морских диатомей [Черемисинова, 1957]. Находка в котловине Ладожского озера морских осадков с характерной диатомовой флорой, отмечавшейся ранее в геологических обнажениях и буровых скважинах на территории Приладожья и Ленинградской области, позволила говорить о существовании в эпоху Микулинского межледниковья морского соединения между Балтийским и Белым морями через ладожскую котловину. Однако сведения об условиях, установившихся в ладожском бассейне после завершения микулинской трансгрессии, отсутствовали.

В рамках российско-немецкого проекта PLOT был получен первый датированный

разрез позднемикулинских-ранневалдайских (~119–80 тыс. л. н.) отложений из котловины Ладожского озера [Andreev et al., 2019]. Диатомовый анализ выявил присутствие экологически несовместимых таксонов, среди которых наиболее многочисленными были солоноватоводно-морские *Chaetoceros* spp. и пресноводные *Aulacoseira islandica*. Отсутствие в составе диатомовых комплексов солоноватоводных диатомей позволило, однако, исключить условия распресненного морского залива или слабоосолоненного пресноводного бассейна, которые должны были бы благоприятствовать массовому развитию диатомей данной экологической группы. Доминирование планктонных диатомей и избирательная сохранность, проявившаяся в преобладании в обеих экологических группах створок видов, наиболее устойчивых к механическому разрушению, а также экземпляров определенного размерного диапазона, свидетельствовали в пользу аллохтонного происхождения диатомовых комплексов [Ludikova et al., 2021]. Избирательная сохранность способствовала также тому, что из > 150 таксонов, отмеченных в изученном разрезе, лишь несколько достигали численности > 1 %. Все это, а также низкое содержание створок диатомей и большое количество их фрагментов указывало на неблагоприятные условия для аккумуляции панцирей диатомовых водорослей. Отложения, содержащие подобные «смешанные» диатомовые комплексы и характеризующиеся низкими концентрациями створок, их плохой сохранностью и обедненным видовым составом, были ранее отмечены в многочисленных скважинах на территории Приладожья и Ленинградской области. Здесь они приурочены к слоям, формировавшимся после регрессии и опреснения микулинского морского бассейна, и датированы ранневалдайским временем [Лудикова, 2019]. Таким образом, полученные результаты позволили сделать вывод о том, что в конце микулинского – ранневалдайское время в ладожской котловине существовал пресноводный водоем, глубина, конфигурация и условия осадконакопления в котором существенно отличались от современных, а в формировании диатомовых комплексов большую роль играли процессы переотложения осадочного материала из активно размываемых морских микулинских осадков. Данное заключение подтверждается и тем, что в глубоководной части котловины, откуда получена рассматриваемая колонка, в голоцене накапливаются глинисто-алевритовые осадки, тогда как в доледниковое время здесь формировались песчаные отложения [Andreev et al., 2019].

Кроме того, диатомовые комплексы рассматриваемого периода не имеют аналогов в Ладожском озере в послеледниковое время [Лудикова, 2019; Ludikova et al., 2021].

Продолжается изучение диатомовых водорослей из голоценовых разрезов донных отложений Ладожского озера [Лудикова, 2018, 2023; Kostrova et al., 2019; Sapelko et al., 2019, 2024; Ludikova, 2020; Лудикова, Кузнецов, 2021; Сапелко и др., 2021]. Современные представления о систематике и экологии диатомовых водорослей, а также использование в качестве вспомогательной группы индикаторных микрофоссилий цист золотистых водорослей позволяют расширить имеющиеся знания об отклике ладожской экосистемы на изменения термического, гидрохимического и гидробиологического режимов в связи с изменениями климата, глубины и конфигурации озера. Значения концентрации цист позволяют косвенно оценивать продуктивность сообществ хризофитов в прошлом. Поскольку золотистые водоросли, помимо прочих биогенных элементов (P, N), остро конкурируют с диатомовыми за растворенный кремнезем, изменения значений отношения «цисты : диатомеи» указывают на изменения условий водной среды, в результате которых хризофиты получали конкурентное преимущество по сравнению с диатомеями или, напротив, оказывались менее конкурентоспособными [Лудикова, 2023]. На основании диатомового анализа колонок донных отложений, отобранных в открытой части Ладожского озера, выявлены следующие закономерности. Для отложений начала голоцена характерны низкие концентрации не только створок диатомей, но и цист хризофитов, что указывает на суровые обстановки в ладожской котловине, неблагоприятные для развития обеих групп кремнистых микроводорослей (дефицит биогенных элементов, низкая температура). В дальнейшем улучшение природно-климатических условий способствовало росту концентраций створок и цист. Концентрации створок диатомей в несколько раз превосходят концентрации цист, указывая на то, что продуктивность диатомовых водорослей в Ладожском озере в прошлом, как и в настоящее время, превышала продуктивность золотистых. При этом для первой половины голоцена характерны более высокие значения отношения «цисты : диатомеи», достигающие максимальных величин в раннем голоцене и указывающие на более высокий вклад золотистых водорослей в состав фитопланктонных палеосообществ. Поскольку хризофиты в Ладожском озере преимущественно развиваются на стадии биологического лета, их высокое

относительное содержание в отложениях первой половины голоцена может свидетельствовать о низкой конкуренции со стороны летних видов диатомей и других представителей фитопланктона [Лудикова, 2023]. Это подтверждается и абсолютным преобладанием в составе диатомовых комплексов *Aulacoseira islandica* – массового ранневесеннего вида ладожского фитопланктона, позволяющим говорить об отличии термических и гидробиологических условий данного периода от современных [Лудикова, Кузнецов, 2021]. Резкое возрастание концентраций створок диатомей и обогащение видового состава диатомовых комплексов во второй половине голоцена предполагает установление более благоприятных условий для развития диатомовых водорослей, несмотря на начавшееся ухудшение природно-климатических условий. Помимо обогащения ладожских вод биогенными элементами [см. Давыдова, 2002], затопление прибрежных низменностей водами ладожской трансгрессии способствовало увеличению площади литоральной зоны, где начинается весеннее развитие диатомового фитопланктона [Ludikova, 2020]. Также можно предположить, что в условиях похолодания диатомовые водоросли оказались более конкурентоспособными по сравнению с массовыми представителями ладожского фитопланктона, в том числе с золотистыми водорослями, концентрации цист которых во второй половине голоцена сравнительно невысоки. Появление в качестве содоминанта *Aulacoseira islandica* планктонной *Aulacoseira subarctica* (в более ранних работах ее различные морфотипы определялись как три разных таксона – *Aulacoseira italica*, *A. italica* ssp. *subarctica* и *A. (distans* var.) *alpigena*) может указывать на увеличение продолжительности периода весенней циркуляции вследствие медленного прогрева водных масс в условиях более прохладного климата. Заметное снижение значений отношения «цисты : диатомеи» может свидетельствовать об изменениях термического режима озера, а также об усилении конкуренции со стороны представителей летнего диатомового планктона (виды родов *Cyclotella* sensu lato и *Stephanodiscus* spp.). Выявленные закономерности представляют большой интерес для изучения развития экосистемы Ладожского озера и могут быть использованы для биостратиграфического расчленения и корреляции разрезов донных отложений голоцена из разных частей ладожской котловины.

Продолжается ряд **мониторинговых наблюдений за изменениями состава диатомовых комплексов в поверхностных осадках**

с целью изучения состояния Ладожского озера на современном этапе. Согласно концепции геоэкологического мониторинга Ладожского озера [Davydova et al., 2000] исследования состава субфоссильных диатомовых комплексов выполнялись с интервалом не менее 10 лет, в 2001/2004 г. и в 2016 г. Полученные результаты позволили оценить состояние экосистемы Ладожского озера на этапе деэвтрофирования [Лудикова, 2017, 2021; Ludikova, 2021]. Отмечено снижение доли видов – индикаторов антропогенного эвтрофирования, вплоть до их полного исчезновения из состава диатомовых комплексов. При этом особенности современного состава диатомовых комплексов указывают на то, что экосистема Ладожского озера не вернулась в свое доантропогенное состояние. В настоящее время наиболее многочисленными видами диатомовых комплексов являются массовые представители весеннего диатомового планктона *Aulacoseira islandica* и *A. subarctica*, суммарное содержание которых на большинстве глубоководных станций превышает 60–70 %. В свою очередь, *Asterionella formosa*, характерный вид летнего планктона, в массе отмечаемый в поверхностных пробах в начале 1960-х годов, в настоящее время практически отсутствует в составе субфоссильных диатомовых комплексов. Это свидетельствует о существенной перестройке в составе сезонных комплексов фитопланктона в ходе деэвтрофирования Ладожского озера. На этапе антропогенного эвтрофирования (конец 1960-х – 1-я половина 1980-х годов) в результате повышения фосфорной нагрузки массовое развитие этого представителя летнего диатомового планктона сместилось на стадию поздней биологической весны вследствие напряженных конкурентных отношений с другими летними группами водорослей. Исследования ладожского фитопланктона показали, что в ходе деэвтрофирования в целом снизилась роль диатомей в составе летнего фитопланктона [Летанская, Протопопова, 2012], в отличие от доантропогенного этапа, когда диатомовые водоросли доминировали в составе фитопланктона в течение всего сезона вегетации. Это нашло отражение в составе диатомовых комплексов, в которых доминируют представители весеннего диатомового планктона *Aulacoseira* spp. в условиях пониженного содержания фосфора, сдерживающих развитие *A. formosa*. Высокая численность *A. subarctica*, весеннее цветение которой начинается несколько позже *A. islandica*, вероятно, является следствием климатических изменений последних декад, проявившихся в мягких

зимах, менее суровых ледовых условиях на Ладожском озере и меньшей частоте появления и площади ледового покрова. Это должно было способствовать увеличению численности *A. subarctica* в весеннем фитопланктоне, т. к. массовому развитию этого вида благоприятствуют короткие зимы и продолжительная весенняя циркуляция. Таким образом, на процесс деэвтрофирования и восстановления состояния Ладожского озера накладываются климатические изменения, приводящие к смещению временных рамок биологических сезонов в озере [Лудикова, 2021].

С целью реконструкции пространственно-временных рамок трансгрессивных стадий Ладожского озера проводится **изучение диатомовых водорослей из отложений**, сформировавшихся в котловинах малых озер Приладожья, ранее затоплявшихся ладожскими водами. Особое внимание уделяется изучению проявлений среднеголоценовой ладожской трансгрессии как наиболее дискуссионного эпизода послеледниковой истории Ладожского озера. Для этого применяется модифицированный метод изоляционных бассейнов. В основе данного подхода лежит тот факт, что осадки, формировавшиеся на дне малых озер на этапе вхождения их котловин в состав крупного бассейна и после изоляции от него, характеризуются не только различным литологическим и геохимическим составом, но и различным составом диатомовых комплексов: на этапе трансгрессии крупного бассейна в составе диатомовых комплексов в малом водоеме присутствуют (и зачастую доминируют) так называемые «виды больших озер». В результате изоляции в котловине малого водоема устанавливаются гидродинамические, гидрохимические, гидробиологические условия, отличающиеся от условий крупного бассейна. Представители «видов больших озер» исчезают из состава диатомовых комплексов, а им на смену приходят так называемые «виды малых озер», типичные для мелководных водоемов с органогенным осадконакоплением [Лудикова и др., 2016]. Выявление сходства видового состава диатомовых комплексов на этапе проникновения вод Ладоги в котловины малых водоемов и определенных закономерностей его изменения в связи с прекращением поступления ладожских вод позволило выделить группу видов, исчезающих из состава диатомовых комплексов после изоляции. Это дает основание использовать их в качестве индикаторов среднеголоценовой ладожской трансгрессии [Лудикова, 2015]. Использование данных об абсолютной отметке порога стока из мало-

го озера и результатов датирования осадков, соответствующих изоляции, устанавливаемой по исчезновению из состава диатомовых комплексов индикаторных ладожских видов, позволяет реконструировать уровень и время завершения ладожской трансгрессии на различных ключевых участках, характеризующихся одинаковой амплитудой гляциоизостатического поднятия [Лудикова и др., 2016].

Применение данного подхода позволило установить время завершения ладожской трансгрессии для разновысотных озер северо-восточной части Карельского перешейка [Dolukhanov et al., 2009, 2010; Кузнецов и др., 2015; Alenius et al., 2020], островов Ладожского озера – Путсаари и Валаама [Лудикова и др., 2005; Сапелко и др., 2023]. Кроме того, впервые данными диатомового анализа подтверждено существование палеопротолива в северной части Карельского перешейка, по которому осуществлялся сток из Ладожского озера до образования р. Невы. Исчезновение индикаторных ладожских видов из состава диатомовых комплексов позволило установить и датировать время прекращения этого Балтийско-Ладожского соединения [Dolukhanov et al., 2009, 2010; Кузнецов и др., 2015; Кузнецов и др., 2022; Ludikova et al., 2024].

Присутствие индикаторных видов диатомей позволяет также диагностировать отложения, связанные с ладожской трансгрессией, в береговых разрезах и археологических памятниках, перекрытых водными наносами [Ludikova, 2014; Лудикова, 2015; Rusakov et al., 2022; Лудикова и др., 2024].

Заключение

Основные направления в изучении истории развития Ладожского озера по материалам диатомового анализа, заложенные в XX в., продолжают разрабатываться в настоящее время. Изучение диатомовых комплексов из колонок донных отложений позволяет получать новые данные и уточнять существующие представления об основных этапах эволюции Ладожского озера с учетом современных сведений о систематике и экологии диатомовых водорослей. Использование цист золотистых водорослей в качестве вспомогательной индикаторной группы микрофоссилий позволяет расширить имеющиеся знания об отклике ладожской экосистемы на изменения термического, гидрохимического и гидробиологического режимов в связи с изменениями климата, а также глубины и конфигурации озера. Продолжение ряда мониторинговых наблюде-

ний за изменениями состава субфоссильных диатомовых комплексов дает возможность оценивать состояние ладожской экосистемы на современном этапе деэвтрофирования, учитывая вклад в этот процесс климатических изменений последних десятилетий. Применение модифицированного метода изоляционных бассейнов для реконструкции пространственно-временных рамок трансгрессивных стадий Ладожского озера с использованием индикаторных видов диатомей дает возможность выявлять свидетельства проникновения ладожских вод в котловины малых озер. Это, в свою очередь, позволяет реконструировать изменения уровня Ладожского озера в голоцене.

Литература

- Абрамова С. А., Давыдова Н. Н. К палеолимнологии Ладожского озера // Известия ВГО. 1966. Т. 98, вып. 1. С. 19–25.
- Абрамова С. А., Давыдова Н. Н., Квасов Д. Д. История Ладожского озера в голоцене по данным спорово-пыльцевого и диатомового анализов // История озер Северо-Запада. Л., 1967. С. 113–132.
- 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 // Известия РГО. 1996. Т. 128, вып. 2. С. 12–21.
- Гильзен К. К. Исследования образцов грунта южной и средней части Ладожского озера // Известия РГО. 1905. Т. 41, вып. 4. С. 737–748.
- Давыдова Н. Н. Диатомовая флора голоценовых отложений Ладожского озера // Ископаемые диатомовые водоросли СССР. М.: Наука, 1968. С. 97–102.
- Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли – индикаторы природных условий водоемов голоцена. Л.: Наука, 1985. 224 с.
- Давыдова Н. Н. Изучение процесса эвтрофирования по показателям сапробности, вычисленным для диатомовых комплексов поверхностного слоя донных отложений // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л.: Наука, 1982. С. 206–209.
- Давыдова Н. Н. К характеристике диатомовых водорослей донных отложений Ладожского озера // Ботанический журнал. 1961а. Т. XLVI. С. 722–726.
- Давыдова Н. Н. Опыт районирования поверхностных донных осадков Ладожского озера по составу диатомового комплекса // Известия ВГО. 1961б. Т. 93, № 3. С. 211–223.
- Давыдова Н. Н. Палеолимнология Ладоги в поздне- и послеледниковое время по данным диатомового анализа // Материалы к симпозиуму по истории озер Северо-Запада. Л., 1965. С. 111–114.
- Давыдова Н. Н. Развитие экосистемы озера в поздне- и послеледниковые по составу диатомовых комплексов в донных отложениях // Ладожское озеро: Прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука, 2002. С. 157–164.
- Давыдова Н. Н. Изменения экологических условий в озере по данным диатомового анализа (Ладожское озеро) // История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки / Ред. Д. Д. Квасов, Г. Г. Мартинсон, А. В. Раукас. Л.: Наука, 1990. С. 53–61.
- Давыдова Н. Н. Состав и условия формирования диатомовых комплексов в поверхностном слое донных отложений Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Л.: Наука, 1968а. С. 131–174.
- Давыдова Н. Н., Делюсина И. В., Рыбалко А. Е., Спиридонов М. А., Субетто Д. А., Хомутова В. И. Донные отложения Ладожского озера и его эволюция в позднем плейстоцене – голоцене // Эволюция природных обстановок и современное состояние геосистемы Ладожского озера / Ред. Н. Н. Давыдова, Б. И. Кошечкин. СПб.: Изд-во РГО, 1993. С. 14–24.
- Давыдова Н. Н., Курочкина А. А., Стравинская Е. А., Трифонова И. С. Процессы эвтрофирования в Ладожском озере по материалам изучения донных отложений // Палеолимнологический подход к изучению антропогенного воздействия на озеро. Л.: ГО СССР, 1981. С. 5–13.
- Давыдова Н. Н., Рыбалко А. Е., Спиридонов М. А., Субетто Д. А. Новые данные по стратиграфии донных отложений Ладожского озера // Изучение озерно-болотной формации в целях палеогеографических реконструкций. Таллинн: АН ЭССР, 1986. С. 24–30.
- Давыдова Н. Н., Субетто Д. А. Геоэкологический мониторинг Ладожского озера по палеолимнологическим данным // Ладожское озеро / Ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2000. С. 66–75.
- Давыдова Н. Н., Субетто Д. А., Кукконен М., Симола Х. Антропогенное воздействие на геосистему Ладожского озера по материалам многолетнего мониторинга донных отложений // Известия РГО. 1997. Т. 129, № 6. С. 48–58.
- Давыдова Н. Н., Трифонова И. С. Изменения в составе диатомовых комплексов и содержания хлорофилла «а» в осадках разных районов озера // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л.: Наука, 1982. С. 202–206.
- Жузе А. П., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова-Порецкая В. С. Методы исследования // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные) / Ред. З. И. Глезер, А. П. Жузе, И. В. Макарова, В. С. Шешукова-Порецкая. Л.: Наука, 1974. С. 50–79.
- Кузнецов Д. Д., Субетто Д. А., Лудикова А. В. Соединение Ладожского озера с Балтийским морем в позднем голоцене – новые палеолимнологические данные // Доклады Российской академии наук. Науки о Земле. 2022. Т. 506, № 1. С. 111–116. doi: 10.31857/S2686739722600746
- Кузнецов Д. Д., Субетто Д. А., Сапелко Т. В., Лудикова А. В. Гидрографическая сеть северной части Карельского перешейка в голоцене по данным о строении отложений малых озер // Геоморфология. 2015. № 1. С. 54–69. doi: 10.15356/0435-4281-2015-1-54-69

Летанская Г. И., Протопопова Е. В. Современное состояние фитопланктона Ладожского озера (2005–2009 гг.) // Биология внутренних вод. 2012. № 4. С. 17–24.

Лудикова А. В. Диатомовые водоросли позднелейстоцен-голоценовых отложений Ладожского озера // Коллективная монография по материалам ежегодной Международной научно-практической конференции LXXI Герценовские чтения. Том I. СПб.: Изд-во РГПУ им. А. И. Герцена, 2018. С. 407–412.

Лудикова А. В. Диатомовые комплексы ранневалдайских отложений в котловине Ладожского озера // Вопросы современной альгологии. 2019. № 2(20). С. 225–228. doi: 10.33624/2311-0147-2019-2(20)-225-228

Лудикова А. В. Использование субфоссильных диатомовых комплексов в оценке экологического состояния Ладожского озера // Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата. М., 2021. С. 84–90.

Лудикова А. В. Применение цист хризофитов для изучения развития экосистемы Ладожского озера в голоцене // Микрорепалеонтология: фундаментальные проблемы и вклад в региональное геологическое изучение недр. Труды XVIII Всероссийского микрорепалеонтологического совещания (Санкт-Петербург, 2023 г.). СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2023. С. 373–376.

Лудикова А. В. Свидетельства среднеголоценовой трансгрессии Ладожского озера по данным диатомового анализа // Известия РГО. 2015. Т. 147, вып. 4. С. 38–51.

Лудикова А. В. Субфоссильные диатомовые комплексы в оценке состояния водной среды Ладожского озера // Региональная экология. 2017. № 4. С. 53–61.

Лудикова А. В., Кузнецов Д. Д. Кремнистые микроводоросли в донных отложениях Ладожского озера и их роль в палеолимнологических реконструкциях // Известия РГО. 2021. Т. 153, № 6. С. 46–64.

Лудикова А. В., Кузнецов Д. Д., Субетто Д. А., Сапелко Т. В. Использование метода «изоляционных бассейнов» при реконструкции изменений уровня Ладожского озера // Всероссийская конференция по крупным внутренним водоемам (V Ладожский симпозиум): Сб. науч. трудов. СПб.: Лема, 2016. С. 247–253.

Лудикова А. В., Кузнецов Д. Д., Федоров И. А., Добышев В. В. Отложения ладожской трансгрессии в долине р. Невы // По Русскому Северу: от палеозоя до четвертичного периода: Мат-лы науч. конф. «Перибалтик-2024». Вологда, 2024. С. 47–50.

Лудикова А. В., Субетто Д. А., Давыдова Н. Н., Сапелко Т. В., Арсланов Х. А. Колебания уровня Ладожского озера в голоцене (на основе палеолимнологических исследований оз. Святого Сергия на о. Путсаари) // Известия РГО. 2005. Т. 137, вып. 6. С. 34–41.

Расплетина Г. Ф. Режим биогенных элементов // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л.: Наука, 1982. С. 79–101.

Сапелко Т. В., Газизова Т. Ю., Моисеенко А. Д., Лудикова А. В., Кузнецов Д. Д., Русанов А. Г. Особенности процесса изоляции озера Витальевского (остров Валаам) и динамика растительности в свя-

зи с изменением уровня Ладожского озера в позднем голоцене // Геоморфология и палеогеография. 2023. Т. 54, № 4. С. 72–89. doi: 10.31857/10.31857/S2949178923040126

Сапелко Т. В., Лудикова А. В., Кузнецов Д. Д., Игнатьева Н. В., Гусева М. А., Терехов А. В. Отражение климатических и антропогенных изменений позднелейстоценового и голоцена в колонках донных отложений Ладожского озера // Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата. М., 2021. С. 59–81.

Семенович Н. И. Донные отложения Ладожского озера. М.-Л.: Наука, 1966. 124 с.

Скориков А. С. Биологический анализ образцов грунта Ладожского озера // Известия РГО. 1905. Т. 41, вып. 4. С. 748–751.

Ульский А. Ф. Микроскопический анализ грунтов Ладожского озера // Морской сборник. 1864. Т. LXXII, № 8. С. 115–126.

Черемисинова Е. А. Морская диатомовая флора четвертичных отложений котловины Ладожского озера // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. 1957. Вып. 21. С. 105–112.

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. Vol. 30, no. 11. P. 1622–1636. doi: 10.1177/0959683620941071

Andreev A. A., Shumilovskikh L. S., Savelieva L. A., Gromig R., Fedorov G. B., Ludikova A. V., Wagner B., Wennrich V., Brill D., Melles M. Environmental conditions in northwestern Russia during MIS 5 inferred from the pollen stratigraphy in a sediment core from Lake Ladoga // Boreas. 2019. Vol. 48. P. 377–386. doi: 10.1111/bor.12382

Davydova N. N. Ladoga Lake ecosystem during Late Glacial and Holocene and its present state (according to botanical data) // Ita Suomen. Saimaan tutkimus. Joensuu, 1990. P. 85–94.

Davydova N. N., Kukkonen M., Simola H., Subetto D. Human impact on Lake Ladoga as indicated by long-term changes of sedimentary diatom assemblages // Boreal Environ. Res. 1999. Vol. 4. P. 269–275.

Davydova N., Simola H., Subetto D., Pushenko M., Vasiljeva E., Krylenkova N., Scherbak V. Bottom sediments and diatoms as indicators of the present state of the Lake Ladoga ecosystem // Publications of Karelian Institute. 1994. Vol. 111. P. 144–156.

Davydova N., Subetto D., Belkina N., Simola H., Kukkonen M. Palaeolimnology and sediments of Lake Ladoga: monitoring programme proposal // Environmental monitoring in Lake Ladoga. Proposal for a monitoring programme. Karelian Institute. Working Papers. 2000. P. 68–75.

Dolukhanov P. M., Subetto D. A., Arslanov Kh. A., Davydova N. N., Zaitseva G. I., Djiroridze E. N., Kuznetsov D. D., Ludikova A. V., Sapelko T. V., Savelieva L. A. The Baltic Sea and Ladoga Lake transgressions and early human migrations in North-western Rus-

sia // Quat. Int. 2009. Vol. 203. P. 33–51. doi: 10.1016/j.quaint.2008.04.021

Dolukhanov P. M., Subetto D. A., Arslanov Kh. A., Davydova N. N., Zaitseva G. I., Kuznetsov D. D., Ludikova A. V., Sapelko T. V., Savelieva L. A. Holocene oscillations of the Baltic Sea and Lake Ladoga levels and early human movements // Quat. Int. 2010. Vol. 220. P. 102–111. doi: 10.1016/j.quaint.2009.09.022

Kostrova S. S., Meyer H., Bailey H. L., Ludikova A. V., Gromig R., Kuhn G., Shibaev Y. A., Kozachek A. V., Ekaykin A. A., Chaplugin B. Holocene hydrological variability of Lake Ladoga, northwest Russia, as inferred from diatom oxygen isotopes // Boreas. 2019. Vol. 48. P. 361–376. doi: 10.1111/bor.12385

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. Vol. 14, no. 1. P. 251–262. doi: 10.24057/2071-9388-2020-174

Ludikova A. V. Siliceous microalgae in the Holocene sediments of Lake Ladoga // Limnology and Freshwater Biology. 2020. No. 4. P. 453–454. doi: 10.31951/2658-3518-2020-A-4-453

Ludikova A. V. The use of siliceous microfossils from the buried archaeological site in reconstructing the Lake Ladoga transgression // Paleolimnology of Northern Eurasia: Proceedings of the International Conference (Petrozavodsk, 21–25 September, 2014). Petrozavodsk: KarRC RAS, 2014. P. 84.

Ludikova A. V., Subetto D. A., Andreev A. A., Gromig R., Fedorov G. B., Melles M. The first dated preglacial diatom record in Lake Ladoga: long-term marine influence or redeposition story? // J. Paleolimnol. 2021. Vol. 65. P. 85–99. doi: 10.1007/s10933-020-00150-0

Ludikova A. V., Subetto D. A., Kuznetsov D. D., Orlov A. V., Shatalova A. E. New diatom and sedimentary data confirm the existence of the Northern paleo-outlet from Lake Ladoga to the Baltic Sea // Quaternary. 2024. Vol. 7, no. 3. Art. 31. doi: 10.3390/quat7030031

Rusakov A., Fedorova M., Makeev A., Ludikova A., Savelieva L., Golyeva A., Lebedeva M., Sorokin P., Rusakova E., Subetto D. Pedocomplex buried under the Cabin of Peter the Great in St. Petersburg (1703): Genesis, properties and paleoenvironmental inferences // Quat. Int. 2022. Vol. 630. P. 97–109. doi: 10.1016/j.quaint.2021.07.001

Sapelko T., Pozdnyakov Sh., Kuznetsov D., Ludikova A., Ivanova E., Guseva M., Zazovskaya E. Holocene sedimentation in the central part of Lake Ladoga // Quat. Int. 2019. Vol. 524. P. 67–75. doi: 10.1016/j.quaint.2019.05.028

Sapelko T. V., Ignatyeva N. V., Kuznetsov D. D., Ludikova A. V., Guseva M. A., Revunova A. V., Zazovskaya E. P., Pozdnyakov Sh. R. Natural and anthropogenic impacts on Lake Ladoga and its catchment area through the Lateglacial and Holocene according to a new paleolimnological record // J. Paleolimnol. 2024. Vol. 72. P. 241–259. doi: 10.1007/s10933-024-00329-9

Slepukhina T., Belyakova I., Chichikalyuk Y., Davydova N., Frumin G., Kurashov E., Rubleva E., Sergeeva L., Subetto D. Bottom sediments and biocoenoses of northern Ladoga and their changes under human impact // Hydrobiologia. 1996. Vol. 322. P. 23–28.

Smol J. P. The ratio of diatom frustules to chrysophycean statospores: a useful paleolimnological index // Hydrobiologia. 1985. Vol. 123. P. 199–208.

References

Abramova S. A., Davydova N. N. On paleolimnology of Lake Ladoga. *Izvestiya VGO = Proceedings of the All-Union Geographical Society*. 1966;98(1):19–25. (In Russ.)

Abramova S. A., Davydova N. N., Kvasov D. D. History of Lake Ladoga in the Holocene according to spore-pollen and diatom analyses. *Istoriya ozer Severo-Zapada = History of lakes of the North-West*. Leningrad; 1967. P. 113–132. (In Russ.)

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;30(11):1622–1636. doi: 10.1177/0959683620941071

Andreev A. A., Shumilovskikh L. S., Savelieva L. A., Gromig R., Fedorov G. B., Ludikova A. V., Wagner B., Wennrich V., Brill D., Melles M. Environmental conditions in northwestern Russia during MIS 5 inferred from the pollen stratigraphy in a sediment core from Lake Ladoga. *Boreas*. 2019;48:377–386. doi: 10.1111/bor.12382

Arslanov Kh. A., Gei N. A., Davydova N. N., Dzhinoridze R. N., Koshechkin B. I., Pushenko M. Ya., Rybalko A. E., Spiridonov M. A., Subetto D. A., Khomutova V. I. New data on the Late Pleistocene and Holocene history of Lake Ladoga. *Izvestiya RGO = Proceedings of the Russian Geographical Society*. 1996;128(2):12–21. (In Russ.)

Cheremisina E. A. Marine diatom flora of Quaternary sediments of the basin of Lake Ladoga. *Byulleten' Komissii po izucheniyu chetvertichnogo perioda = Bulletin of the Commission for the Study of the Quaternary Period*. 1957;21:105–112. (In Russ.)

Davydova N. N. Changes in environmental conditions in the lake according to diatom analysis (Lake Ladoga). *Istoriya Ladozhskogo, Onezhskogo, Pskovsko-Chudskogo ozer, Baikala i Khanki = History of Lakes Ladoga, Onega, Pskovsko-Chudskoye, Baikal and Khanka*. Leningrad: Nauka; 1990. P. 53–61. (In Russ.)

Davydova N. N. Composition and conditions of formation of diatom complexes in the surface layer of bottom sediments of Lake Ladoga. *Rastitel'nye resursy Ladozhskogo ozera = Plant resources of Lake Ladoga*. Leningrad: Nauka; 1968. P. 131–174. (In Russ.)

Davydova N. N. Development of the lake ecosystem in the Late and Post-Glacial periods according to the composition of diatom complexes of bottom sediments. *Ladozhskoe ozero: Proshloe, nastoyashchee, budushchee = Lake Ladoga: past, present, future*. St. Petersburg: Nauka; 2002. P. 157–164. (In Russ.)

Davydova N. N. Diatom flora of the Holocene deposits of Lake Ladoga. *Iskopaemye diatomovye vodorosli SSSR = Fossil diatoms of the USSR*. Moscow: Nauka; 1968. P. 97–102. (In Russ.)

Davydova N. N. Diatoms – indicators of natural conditions of the Holocene reservoirs. Leningrad: Nauka; 1985. 224 p. (In Russ.)

Davydova N. N. Experience of zoning of surface bottom sediments of Lake Ladoga according to the composition of the diatom complex. *Izvestiya VGO = Proceedings of the All-Union Geographical Society*. 1961;93(3):211–223. (In Russ.)

Davydova N. N. Ladoga Lake ecosystem during Late Glacial and Holocene and its present state (according to botanical data). *Ita Suomen. Saimaan tutkimus*. Joensuu; 1990. P. 85–94.

Davydova N. N. On the characterization of diatoms of bottom sediments of Lake Ladoga. *Botanicheskiy Zhurnal*. 1961;46:722–726. (In Russ.)

Davydova N. N. Paleolimnology of Ladoga in the Late and Postglacial period according to diatom analysis. *Materialy k simpoziumu po istorii ozer Severo-Zapada = Materials for the symposium on the history of lakes of the North-West*. Leningrad; 1965. P. 111–114. (In Russ.)

Davydova N. N. Studying the eutrophication process according to saprobity indicators calculated for diatom complexes of the surface layer of bottom sediments. *Antropogennoe evtrofirovanie Ladozhskogo ozera = Anthropogenic eutrophication of Lake Ladoga*. Leningrad: Nauka; 1982. P. 206–209. (In Russ.)

Davydova N. N., Delyusina I. V., Rybalko A. E., Spiridonov M. A., Subetto D. A., Khomutova V. I. Bottom sediments of Lake Ladoga and its evolution in the Late Pleistocene – Holocene. *Evolutsiya prirodnykh obstanovok i sovremennoe sostoyanie geosistemy Ladozhskogo ozera = Evolution of natural environments and the current state of the geosystem of Lake Ladoga*. St. Petersburg: RGO; 1993. P. 14–24. (In Russ.)

Davydova N. N., Kukkonen M., Simola H., Subetto D. Human impact on Lake Ladoga as indicated by long-term changes of sedimentary diatom assemblages. *Boreal Environ. Res.* 1999;4:269–275.

Davydova N. N., Kurochkina A. A., Stravinskaya E. A., Trifonova I. S. Eutrophication processes in Lake Ladoga based on the materials of the study of bottom sediments. *Paleolimnologicheskiy podkhod k izucheniyu antropogennogo vozdeistviya na ozera = Paleolimnological approach to the study of anthropogenic impact on lakes*. Leningrad: GO SSSR; 1981. P. 5–13. (In Russ.)

Davydova N. N., Rybalko A. E., Spiridonov M. A., Subetto D. A. New data on stratigraphy of bottom sediments of Lake Ladoga. *Izucheniye ozerno-bolotnoi formatsii v tselyakh paleogeograficheskikh rekonstruktsii = Studying the lake-marsh formation for paleogeographic reconstructions*. Tallinn: AN ESSR; 1986. P. 24–30. (In Russ.)

Davydova N., Simola H., Subetto D., Pushenko M., Vasiljeva E., Krylenkova N., Scherbak V. Bottom sediments and diatoms as indicators of the present state of the Lake Ladoga ecosystem. *Publications of Karelian Institute*. 1994;111:144–156.

Davydova N., Subetto D., Belkina N., Simola H., Kukkonen M. Palaeolimnology and sediments of Lake Ladoga: monitoring programme proposal. *Environmental monitoring in Lake Ladoga. Proposal for a monitoring programme*. Karelian Institute. Working Papers. 2000. P. 68–75.

Davydova N. N., Subetto D. A. Geocological monitoring of Lake Ladoga based on paleolimnological data.

Ladozhskoe ozero = Lake Ladoga. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2000. P. 66–75. (In Russ.)

Davydova N. N., Subetto D. A., Kukkonen M., Simola H. Anthropogenic impact on the geosystem of Lake Ladoga based on the materials of long-term monitoring of bottom sediments. *Izvestiya RGO = Proceedings of the Russian Geographical Society*. 1997;129(6):48–58. (In Russ.)

Davydova N. N., Trifonova I. S. Changes in the composition of diatom complexes and the content of chlorophyll “a” in sediments of different areas of the lake. *Antropogennoe evtrofirovanie Ladozhskogo ozera = Anthropogenic eutrophication of Lake Ladoga*. Leningrad: Nauka; 1982. P. 202–206. (In Russ.)

Dolukhanov P. M., Subetto D. A., Arslanov Kh. A., Davydova N. N., Zaitseva G. I., Djindiridze E. N., Kuznetsov D. D., Ludikova A. V., Sapelko T. V., Savelieva L. A. The Baltic Sea and Ladoga Lake transgressions and early human migrations in North-western Russia. *Quat. Int.* 2009;203:33–51. doi: 10.1016/j.quaint.2008.04.021

Dolukhanov P. M., Subetto D. A., Arslanov Kh. A., Davydova N. N., Zaitseva G. I., Kuznetsov D. D., Ludikova A. V., Sapelko T. V., Savelieva L. A. Holocene oscillations of the Baltic Sea and Lake Ladoga levels and early human movements. *Quat. Int.* 2010;220:102–111. doi: 10.1016/j.quaint.2009.09.022

Gilzen K. K. Studies of soil samples of the southern and middle part of Lake Ladoga. *Izvestiya RGO = Proceedings of the Russian Geographical Society*. 1905;41(4):737–748. (In Russ.)

Jouse A. P., Proshkina-Lavrenko A. I., Sheshukova-Poretskaya V. S. Research methods. *Diatomovye vodrosli SSSR (iskopaemye i sovremennyye) = Diatoms of the USSR (fossil and modern)*. Leningrad: Nauka; 1974. P. 50–79. (In Russ.)

Kostrova S. S., Meyer H., Bailey H. L., Ludikova A. V., Gromig R., Kuhn G., Shibaev Y. A., Kozachek A. V., Ekaykin A. A., Chaplignin B. Holocene hydrological variability of Lake Ladoga, northwest Russia, as inferred from diatom oxygen isotopes. *Boreas*. 2019;48:361–376. doi: 10.1111/bor.12385

Kuznetsov D. D., Subetto D. A., Ludikova A. V. The connection between Lake Ladoga and the Baltic Sea in the Late Holocene: New paleolimnological data. *Doklady Earth Sciences*. 2022;506(1):693–697. doi: 10.1134/S1028334X22700076

Kuznetsov D. D., Subetto D. A., Sapelko T. V., Ludikova A. V. Hydrographic network of the northern part of the Karelian Isthmus in the Holocene according to data on the structure of sediments of small lakes. *Geomorfologiya = Geomorphology*. 2015;1:54–69. (In Russ.). doi: 10.15356/0435-4281-2015-1-54-69

Letanskaya G. I., Protopopova E. V. The current state of phytoplankton in Lake Ladoga (2005–2009). *Biologiya vnutrennikh vod = Inland Water Biology*. 2012;4:17–24. (In Russ.)

Ludikova A. V. Diatoms in the Early Weichselian (Valdai) sediments in Lake Ladoga. *Voprosy sovremennoi al’gologii = Issues of Modern Algology*. 2019;2:225–228. (In Russ.). doi: 10.33624/2311-0147-2019-2(20)-225-228

Ludikova A. V. Diatoms of Late Pleistocene-Holocene deposits of Lake Ladoga. *Kollektivnaya*

monografiya po materialam ezhegodnoi Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii LXXI Gertsenovskie chteniya = Collective monograph based on the materials of the annual International scientific and practical conf. 'LXXI Herzen readings'. Vol. I. St. Petersburg: RGPU im. A. I. Gertsena; 2018. P. 407–412. (In Russ.)

Ludikova A. V. Evidence of the Middle Holocene transgression of Lake Ladoga according to diatom analysis. *Izvestiya RGO = Proceedings of the Russian Geographical Society*. 2015;147(4):38–51. (In Russ.)

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;14(N1):251–262. doi: 10.24057/2071-9388-2020-174

Ludikova A. V. Siliceous microalgae in the Holocene sediments of Lake Ladoga. *Limnology and Freshwater Biology*. 2020;4:453–454. doi: 10.31951/2658-3518-2020-A-4-453

Ludikova A. V. Subfossil diatom complexes in the assessment of the state of the aquatic environment of Lake Ladoga. *Regional'naya ekologiya = Regional Ecology*. 2017;4:53–61. (In Russ.)

Ludikova A. V. The use of chrysophyte cysts to study the development of the ecosystem of Lake Ladoga in the Holocene. *Mikropaleontologiya: fundamental'nye problemy i vklad v regional'noe geologicheskoe izuchenie nedr. Trudy XVIII Vserossiiskogo mikropaleontologicheskogo soveshchaniya (Sankt-Peterburg, 2023 g.) = Micropaleontology: fundamental problems and contribution to the regional geological study of the subsoil. Proceedings XVIII All-Russian micropaleontological meeting (St. Petersburg, 2023)*. St. Petersburg: VSEGEI; 2023. P. 373–376. (In Russ.)

Ludikova A. V. The use of siliceous microfossils from the buried archaeological site in reconstructing the Lake Ladoga transgression. *Paleolimnology of Northern Eurasia. Proceedings of the International Conference. Petrozavodsk, 21–25 September, 2014*. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2014. P. 84.

Ludikova A. V. The use of subfossil diatom assemblages in assessing the ecological state of Lake Ladoga. *Sovremennoe sostoyanie i problemy antropogennoi transformatsii ekosistemy Ladozhskogo ozera v usloviyakh izmenyayushchegosya klimata = The current state and problems of anthropogenic transformation of the ecosystem of Lake Ladoga in a changing climate*. Moscow; 2021. P. 84–90. (In Russ.)

Ludikova A. V., Kuznetsov D. D. Siliceous microalgae in bottom sediments of Lake Ladoga and their role in paleolimnological reconstructions. *Izvestiya RGO = Proceedings of the Russian Geographical Society*. 2021;153(6):46–64. (In Russ.)

Ludikova A. V., Kuznetsov D. D., Fedorov I. A., Dobyshch V. V. Sediments of the Ladoga transgression in the valley of the Neva River. *Po Russkomu Severu: ot paleozoya do chetvertichnogo perioda: Mat-ly nauch. konf. «Peribaltik-2024» = Proceedings of the scientific conference Peribaltik-2024: "In the Russian North: from the Paleozoic to the Quaternary period"*. Vologda; 2024. P. 47–50 (In Russ.)

Ludikova A. V., Kuznetsov D. D., Subetto D. A., Sapelko T. V. The use of isolation basins approach in reconstructing Lake Ladoga level changes. *Vserossii-*

skaya konferentsiya po krupnym vnutrennim vodoemam (V Ladozhskii simpozium): Sb. nauch. trudov = All-Russian conference on large inland reservoirs (V Ladoga Symposium). Proceedings of the conference. St. Petersburg: Lema; 2016. P. 247–253. (In Russ.)

Ludikova A. V., Subetto D. A., Andreev A. A., Gromig R., Fedorov G. B., Melles M. The first dated preglacial diatom record in Lake Ladoga: long-term marine influence or redeposition story? *J. Paleolimnol.* 2021;65:85–99. doi: 10.1007/s10933-020-00150-0

Ludikova A. V., Subetto D. A., Davydova N. N., Sapelko T. V., Arslanov H. A. Fluctuations in the level of Lake Ladoga in the Holocene (based on paleolimnological studies of Lake St. Sergius on the Putsaari Island). *Izvestiya RGO = Proceedings of the Russian Geographical Society*. 2005;137(6):34–41. (In Russ.)

Ludikova A. V., Subetto D. A., Kuznetsov D. D., Orlov A. V., Shatalova A. E. New diatom and sedimentary data confirm the existence of the Northern paleo-outlet from Lake Ladoga to the Baltic Sea. *Quaternary*. 2024;7(3):31. doi: 10.3390/quat7030031

Raspletina G. F. Regime of biogenic elements. *Anthropogenic eutrophication of Lake Ladoga*. Leningrad: Nauka; 1982. P. 79–101. (In Russ.)

Rusakov A., Fedorova M., Makeev A., Ludikova A., Savelieva L., Golyeva A., Lebedeva M., Sorokin P. Rusakova E., Subetto D. Pedocomplex buried under the Cabin of Peter the Great in St. Petersburg (1703): Genesis, properties and paleoenvironmental inferences. *Quat. Int.* 2022;630:97–109. doi: 10.1016/j.quaint.2021.07.001

Sapelko T. V., Gazizova T. Yu., Moiseenko A. D., Ludikova A. V., Kuznetsov D. D., Rusanov A. G. Lake Vitalievskoye (Valaam Island) isolation process and vegetation dynamics due to changes in the level of Lake Ladoga during the Late Holocene. *Geomorfologiya i Paleogeografiya = Geomorphology and Paleogeography*. 2023;54(4):72–89. (In Russ.). doi: 10.31857/S2949178923040126

Sapelko T. V., Ignatyeva N. V., Kuznetsov D. D., Ludikova A. V., Guseva M. A., Revunova A. V., Zazovskaya E. P., Pozdnyakov Sh. R. Natural and anthropogenic impacts on Lake Ladoga and its catchment area through the Lateglacial and Holocene according to a new paleolimnological record. *J. Paleolimnol.* 2024;72:241–259. doi: 10.1007/s10933-024-00329-9

Sapelko T. V., Ludikova A. V., Kuznetsov D. D., Ignatieva N. V., Guseva M. A., Terekhov A. V. Reflection of climatic and anthropogenic changes. Late Glacial and Holocene in the columns of bottom sediments of Lake Ladoga. *Sovremennoe sostoyanie i problemy antropogennoi transformatsii ekosistemy Ladozhskogo ozera v usloviyakh izmenyayushchegosya klimata = Current state and problems of anthropogenic transformation of the ecosystem of Lake Ladoga in a changing climate*. Moscow; 2021. P. 59–81. (In Russ.)

Sapelko T., Pozdnyakov Sh., Kuznetsov D., Ludikova A., Ivanova E., Guseva M., Zazovskaya E. Holocene sedimentation in the central part of Lake Ladoga. *Quat. Int.* 2019;524:67–75. doi: 10.1016/j.quaint.2019.05.028

Semenovich N. I. Bottom sediments of Lake Ladoga. Moscow; Leningrad: Nauka; 1966. 124 p. (In Russ.)

Skorikov A. S. Biological analysis of soil samples of Lake Ladoga. *Izvestiya RGO = Proceedings of the Russian Geographical Society*. 1905;41(4):748–751. (In Russ.)

Slepukhina T., Belyakova I., Chichikalyuk Y., Davydova N., Frumin G., Kruglov E., Kurashov E., Rubleva E., Sergeeva L., Subetto D. Bottom sediments and biocoenoses of northern Ladoga and their changes under human impact. *Hydrobiologia*. 1996; 322:23–28.

Smol J. P. The ratio of diatom frustules to chrysophycean statospores: a useful paleolimnological index. *Hydrobiologia*. 1985;123:199–208.

Ulsky A. F. Microscopic analysis of the soils of Lake Ladoga. *Morskoj sbornik = Marine Collection*. 1864;72(8):115–126. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 04.05.2024; принята к публикации / accepted: 13.08.2024.
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Лудикова Анна Валерьевна

канд. геогр. наук, старший научный сотрудник

e-mail: ellerbeckia@yandex.ru

CONTRIBUTOR:

Ludikova, Anna

Cand. Sci. (Geog.), Senior Researcher