

DOI: 10.7868/S2949179726010103
УДК 551.89:556.55.551.8:574(470.25)

Оригинальная статья

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМЫ ОСТРОВНОГО ОЗЕРА КУЙККАЛАМПИ ВО ВРЕМЯ РЕГРЕССИИ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА В ПОЗДНЕМ ГОЛОЦЕНЕ

© 2026 г. Т. В. Сапелко¹, *, Т. Ю. Газизова¹, Н. Г. Мазей², А. Н. Цыганов³, Ю. А. Пастухова³,
А. А. Комаров⁴, Н. Ю. Корнеенкова¹, Ю. А. Мазей³

¹Институт озероведения РАН – СПб ФИЦ РАН, Санкт-Петербург, Россия

²Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, географический факультет, Москва, Россия

³Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, Россия

⁴Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

* E-mail: tsapelko@mail.ru

Поступила в редакцию 24.07.2025

После доработки 14.09.2025

Принята к публикации 17.10.2025

Аннотация. Формирование оз. Куйккалампи, расположенного на о-ве Лункулансаари в СВ части Ладожского озера, связано с началом регрессии озера в позднем голоцене после завершения Ладожской трансгрессии. Изучение донных отложений озера путем анализа спорово-пыльцевых спектров, растительных макроостатков, раковинных амёб и кладоцер позволило реконструировать динамику наземной растительности и этапы формирования и зарастания озера. Изоляция оз. Куйккалампи (17 м над у. м.) в связи с понижением уровня Ладоги произошла ~3200 кал. л. н. После стадии зарастания водоема на рубеже ~2200 кал. л. н. начала формироваться прибрежная сплавина, в последние ~700 лет отмечается усиление эвтрофирования озера. Результаты кладоцерного и ризоподного анализов подтвердили возможность использования пыльцы макрофитов для индикации изменений уровня озера.

Ключевые слова: изоляция озера; зарастание озера; макрофиты; пыльца; ботанический состав; кладоцеры; раковинные амёбы

Финансирование. Исследование выполнено в рамках темы Государственного задания ИНОЗ РАН – СПб ФИЦ РАН № FFZF-2024-0001 и при поддержке гранта Российского научного фонда № 24-14-00065 (ризоподный и кладоцерный анализы).

Ссылка для цитирования: Сапелко Т. В., Газизова Т. Ю., Мазей Н. Г., Цыганов А. Н., Пастухова Ю. А., Комаров А. А., Корнеенкова Н. Ю., Мазей Ю. А. (2026) Динамика экосистемы островного озера Куйккалампи во время регрессии Ладожского озера в позднем голоцене. *Геоморфология и палеогеография*. Т. 57. № 1. С. 193–210. <https://doi.org/10.7868/S2949179726010103>

ECOSYSTEM DYNAMICS OF THE RECURSIVE LAKE KUIKKALAMPI DURING THE LATE HOLOCENE REGRESSION OF LAKE LADOGA

T. V. Sapelko^{a, #}, T. Yu. Gazizova^a, N. G. Mazei^b, A. N. Tsyganov^c, Yu. A. Pastukhova^c, A. A. Komarov^d,
N. Yu. Korneenkova^a, and Yu. A. Mazei^c

^a*Institute of Limnology of the Russian Academy of Sciences – St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

^b*Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Moscow, Russia*

^c*Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow, Russia*

^d*Penza State University, Penza, Russia*

E-mail: tsapelko@mail.ru

Received July 24, 2025

Revised September 14, 2025

Accepted October 17, 2025

Abstract. The formation of Lake Kuikkalampi, located on Lunkulansaari Island in the north-eastern part of Lake Ladoga, is associated with the beginning of the regression of Lake Ladoga in the late Holocene after the end of the Ladoga transgression. Dynamics of terrestrial vegetation and the processes of lake formation and development were reconstructed by means of pollen, plant macrofossils, testate amoebae and cladocerans analyses of lake bottom sediments. Lake Kuikkalampi was isolated at 3,200 cal. BP. After the period of initial overgrowing, coastal paludification started at 2,200 cal. BP. In the last 700 years, an increase in the eutrophication of the lake has been noted. The results of cladoceran and testate amoebae analyses confirmed the possibility of using macrophyte pollen to indicate lake level changes.

Keywords: lake isolation; lake overgrowing; macrophytes; pollen; plant macrofossils; Cladocera; testate amoebae

Funding. The study contributes to the State Research Program of the Institute of Limnology – St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences on topic No. FMNG-2024-0001 and was financially supported by a grant of Russian Science Foundation No. 24-14-00065 (testate amoeba and cladoceran analyses).

For citation: Sapelko T. V., Gazizova T. Yu., Mazei N. G., Tsyganov A. N., Pastukhova Yu. A., Komarov A. A., Korneenkova N. Yu., and Mazei Yu. A. (2026) Ecosystem dynamics of the recursive Lake Kuikkalampi during the Late Holocene regression of Lake Ladoga. *Geomorfologiya i Paleogeografiya*. Vol. 57. No. 1. P. 193–210 (in Russ). <https://doi.org/10.7868/S2949179726010103>

1. ВВЕДЕНИЕ

Островные озера являются ценным источником информации об истории более крупного водоема, на котором расположен остров. Изучение островных озер Ладожского озера, расположенных на разных абсолютных отметках, позволяет провести реконструкцию изменения уровня Ладоги. Значительным событием в истории развития Ладожского озера является трансгрессивная фаза озера суббореального периода, впервые выделенная в 1893 г. Де Геером и обоснованная Ю. Айлио (Ailio, 1915). Около 5.7 тыс. л. н., в связи с изостатическим поднятием территории, произошло изменение направления водного стока в Балтику озерной системы Сайма в ЮВ части Финляндии, что способствовало образованию р. Вуоксы, через которую вода начала поступать в Ладожское озеро (Субетто, 2009 г.; Saarnisto, Grunlund 1996; Dolukhanov et al. 2009). По имеющимся данным, максимального уровня озеро достигло около 3.35 тыс. л. н. (Saarnisto 2012; Virtasalo et al., 2014 и др.), что привело к прорыву ладожских вод в южной части озера и образованию р. Невы. При этом ранее в течение голоцена сток из Ладоги существовал в северной части Карельского перешейка через Хейниокский пролив (Александровский и др., 2009; Субетто, 2009; Dolukhanov et al., 2009 и др.). Несмотря на длительную историю исследований Ладожской трансгрессии, до сих пор остается множество дискуссионных вопросов о самом существовании этой трансгрессии, ее возрастных рамках, уровнях, площади распространения и причинах возникновения. Проведенные к настоящему времени исследования показывают, что развитие трансгрессии носило сложный характер (Сапелко и др., 2018). В связи с неодинаковыми скоростями поднятия берегов трансгрессия в северной и южной частях Ладоги происходила с разной скоростью и амплитудой. Максимальный уровень Ладожской трансгрессии разные авторы определяют в 14–15 м над у. м. — в Южном Приладожье и около 20–21 м над у. м. — в Северном. Исходя из этих данных, наибольший градиент изменения высоты береговой линии, сформированный Ладожской трансгрессией, от северной части озерной котловины к южной по восточному берегу составляет 4 см/км, а дополнительный, сформированный в ходе регрессии, — 2,3 см/км. По западному берегу Ладоги на Карельском перешейке высота береговой линии также уменьшается с СЗ на ЮВ, но с градиентом 3–4 см/км (Лийва и др., 1971; Кошечкин, 1990; Амантов, 2014; Субетто, 2009; Сапелко и др., 2019).

Предыдущие палеолимнологические исследования островных озер с использованием ботанических методов позволили прояснить ряд вопросов,

связанных с Ладожской трансгрессией и последующим периодом регрессии. Изучение донных отложений озер о-ва Путсаари методом спорово-пыльцевого анализа показало распространение макрофитов на всех этапах развития озер (Сапелко и др., 2014; Сапелко, Корнеевкова, 2017). На примере озер о-ва Лункулансаари удалось установить связь изменений таксономического состава и обилия пыльцы макрофитов с трансгрессивно-регрессивными фазами развития Ладожского озера (Газизова, Сапелко, 2020). Установлено исчезновение макрофитов или снижение их распространения в переходный период изоляции островного озера. Для подтверждения полученных выводов по использованию макрофитов для реконструкции изменения уровня Ладожского озера на одном из озер о-ва Валаам было проведено комплексное исследование колонки донных отложений, в результате которого связь динамики пыльцы макрофитов с изменением уровня Ладожского озера была подтверждена с помощью анализа растительных макроостатков, диатомовых водорослей и литологических характеристик (Сапелко и др., 2023).

Помимо ботанических индикаторов состояния озер в прошлом, важную роль в понимании этих процессов играют зоологические индикаторы, такие как остатки кладоцер и раковинных амёб (Смирнов, 2010). Кладоцеры являются одними из наиболее массовых компонентов озерных экосистем. Высокое экологическое разнообразие позволяет им занимать практически все водные биотопы, включая пелагиаль, открытые мелководья и заросли водных и частично погруженных растений (Коровчинский и др., 2021). Часть таксонов ведет планктонный образ жизни, другие связаны с различными субстратами. Соотношение остатков планктонных и литорально-зарослевых таксонов кладоцер в донных отложениях позволяет судить об изменениях уровня воды, а также о степени развития зарослей макрофитов (Hofmann, 1998; Nevalainen et al., 2011), что уже показало свою эффективность в предварительных исследованиях донных отложений озер о-ва Лункулансаари (Pastukhova et al., 2024).

В отличие от кладоцер, раковинные амёбы являются преимущественно бентосными организмами (планктонные формы редки и немногочисленны). Раковинки амёб зачастую инкрустированы минеральными частицами и обладают более высоким удельным весом, по сравнению с покровами кладоцер, в результате чего их раковинки в гораздо меньшей степени перемещаются после гибели животного и интегрируются в тафоценоз вблизи мест их обитания (Tsyganov et al., 2018; Zharov et al., 2024). Совместное использование кладоцер

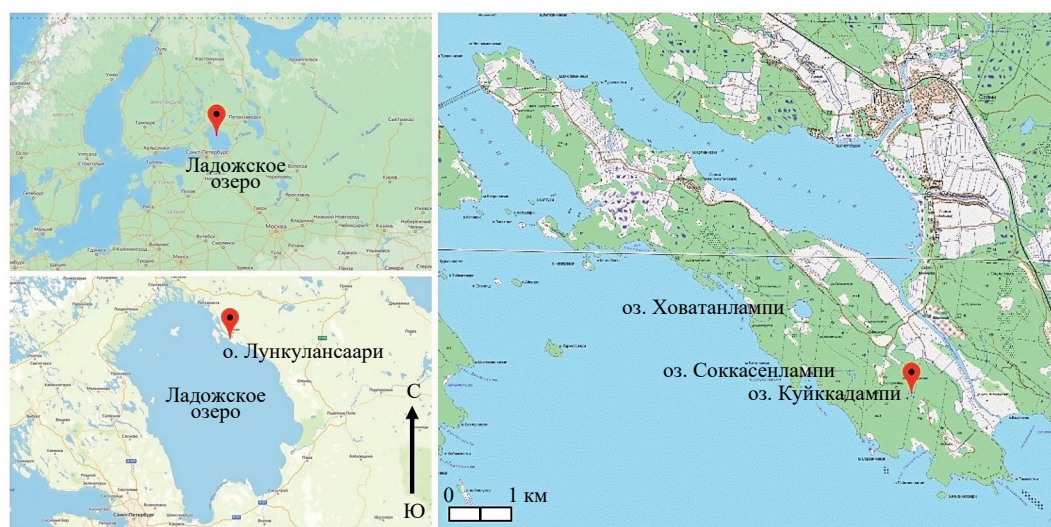


Рис. 1. Район исследования с расположением оз. Куйккалампи. Источник картографической основы — https://yandex.ru/maps/10933/republic-of-karelia/geo/ostrov_lunkulansaari/1575039967/?ll=31.812427%2C61.313796&z=11.11

Fig. 1. The study area with the location of Lake Kuikkalampi. Source of the base map — https://yandex.ru/maps/10933/republic-of-karelia/geo/ostrov_lunkulansaari/1575039967/?ll=31.812427%2C61.313796&z=11.11

и раковинных амёб в качестве палеоиндикаторов дает более полное представление о динамике экосистем и изменениях отдельных факторов среды в прошлом (Mazei et al., 2020).

Целью настоящего исследования на о-ве Лункулансаари является реконструкция этапов изоляции оз. Куйккалампи от Ладожского озера и его дальнейшего развития, что вносит вклад в дискуссионную проблему изменения уровня Ладожского озера во второй половине голоцена. Важной составляющей исследования также является методическая оценка возможности использования пыльцы макрофитов для изменения уровня озер. Для подтверждения выводов, сделанных на основе палинологического анализа, впервые для островных озер Ладожского озера привлечены кладоцерный и ризоподный методы.

2. РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Остров Лункулансаари расположен в СВ части Ладожского озера (рис. 1) в подзоне средней тайги. Он вытянут с СЗ на ЮВ и имеет длину около 17 км и максимальную ширину около 4 км. В настоящее время среднегодовая температура на островах северной части Ладожского озера составляет около +3.6°C. Средняя зимняя температура воздуха здесь колеблется от –6.5 до –10.0°C, летняя — +16.0–18.5°C. Среднегодовое количество осадков составляет от 600 до 850 мм/год (Степанова и др., 2021). На острове преобладают сосновые (*Pinus sylvestris*) и еловые леса (*Picea abies*) с примесью березы

(*Betula pubescens*). Характерны подзолистые почвы. На острове расположено пять озер.

Озеро Куйккалампи находится в южной части острова. В настоящее время оно представляет собой небольшой зарастающий водоем площадью 12 тыс. м и максимальной глубиной около 2.8 м. Урез оз. Куйккалампи расположен на абс. отметке 17 м над у. м., при современном уровне Ладожского озера — 5 м над у. м. Озеро окружено сплавной в большей части маломощной и образующей аапа-комплексы. Водно-болотная растительность представлена в основном *Rhododendron tomentosum*, *Andromeda polifolia* и *Eriophorum angustifolium*. Встречаются также *Menyanthes trifoliata*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium oxycoccus*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Lysimachia thyrsiflora*, *Drosera rotundifolia*, *Scheuchzeria palustris*, *Carex rostrata*, *Carex limosa*.

3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

В рамках палеолимнологических исследований Института озероведения РАН островных озер Ладожского озера (Sapelko et al., 2020) на о-ве Лункулансаари в 2017 г. Русским буром отобраны колонки донных отложений и сплавны оз. Куйккалампи (17 м над у. м.). Колонка донных отложений мощностью 50 см (61°18.1824' с. ш.; 31°52.0062' в. д.) с глубины 2.8 м (рис. 1) изучена с помощью спорово-пыльцевого, ризоподного и кладоцерного анализов, а также радиоуглеродного датирования. Растительные макроостатки в донных отложениях озера

Таблица 1. Радиоуглеродный возраст донных отложений оз. Куйккалампи
Table 1. Radiocarbon age of Lake Kuikkalampi sediments

Лабораторный номер	Глубина, м	Материал датирования	Возраст		
			¹⁴ C л. н.	калиброванный (кал. л. н.)	
GZ10836	2.93–2.95	Органогенная гиттия	1110±20	1057–1017 (40.9%) 1013–959 (53.7%)	1010±30
GZ10835	3.19–3.21	Органогенная гиттия	2865±20	3066–2926 (90.7%) 2900–2885 (4.2%)	2985±45
GZ10834	3.26–3.28	Органогенная гиттия	3150±35	3450–3330 (83.7%) 3290–3258 (11.2%)	3370±50

встречались в очень незначительных количествах, в связи с чем отдельно был отобран керн мощностью 65 см со сплавины в 6 м от берега озера для проведения анализа растительных макроостатков.

Для определения возраста отложений отобрано три образца (табл. 1). Радиоуглеродное датирование проведено с использованием ускорительной масс-спектрометрии (AMS ¹⁴C). Анализ выполнен в Государственной ключевой лаборатории изотопной геохимии Институт геохимии в Гуанчжоу Китайской Академии Наук (State Key Laboratory of Isotope Geochemistry, Guangzhou Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, China). Радиоуглеродные даты откалиброваны с помощью калибровочной кривой IntCal20 (Reimer и др., 2020) в пакете “clam” (Blaauw, 2010) с использованием языковой среды R (R Core Team, 2023). Модель “возраст–глубина” построена с использованием байесовского подхода в пакете “rbacon” (Blaauw, Christen, 2011). Возраст отложений в тексте указан в виде калиброванных лет назад (кал. л. н., 2σ).

Образцы донных отложений для спорово-пыльцевого анализа отбирались с интервалом 2 см. Всего было изучено 25 образцов. Техническая подготовка проводилась по модифицированной в Институте озероведения РАН сепарационной методике В. П. Гричука (Гричук, 1940) с использованием калий-кадмиевой тяжелой жидкости с удельным весом 2.28. Определение пыльцы и спор проводилось с помощью микроскопа МИКМЕД-6 с 40-кратным увеличением и атласов (Куприянова, Алешина, 1972, 1978; Бобров и др., 1983), а также коллекции ИНОЗ РАН. Для каждого образца было подсчитано не менее 250 пыльцевых зерен древесных пород. Построение спорово-пыльцевой диаграммы осуществлялось с помощью программы Tilia (Grimm, 2004). Проценты рассчитывались от общей суммы пыльцы деревьев, трав и спор. Также было проанализировано 6 поверхностных проб донных

отложений, отобранных из трех изучаемых озер острова (Газизова, Сапелко, 2020) (рис. 1). На оз. Куйккалампи с помощью лота Воронкова отобраны поверхностные пробы с глубин 2.2, 2.48 и 2.80 м.

Образцы донных отложений для клadoцерного и ризоподного анализов отбирались с интервалом 2 см. Всего было изучено 18 образцов. Для клadoцерного анализа к навеске массой 1 г добавляли дистиллированную воду, аккуратно перемешивали, после чего с помощью дозатора 0.05 мл смеси переносили на предметное стекло, добавляли каплю глицерина, накрывали покровным стеклом и просматривали при 100–400-кратном увеличении (Gannon, 1971). Учет клadoцер велся до обнаружения 200 остатков. Двойные створки засчитывались как один остаток. Предпочтения среды обитания определялись по данным Bjerring et al. (2009) и Bledzki, Rybak (2016).

Для ризоподного анализа подготовка образцов для микроскопирования проводилась по методике, основанной на приготовлении суспензии в деионизированной воде (в течение 24 ч), перемешивании, фильтровании (размер ячеек 500 мкм) и последующем осаждении и концентрировании (Mazei et al., 2007). Концентрированные пробы изучались при 200-кратном увеличении с помощью световой микроскопии до тех пор, пока в каждом образце было подсчитано не менее 150 особей. Раковинные амебы определялись по руководствам (Мазей, Цыганов, 2006; Tsyganov et al., 2016). Диаграммы распределения клadoцер и раковинных амеб построены с использованием языка программирования R (R Core Team 2022) и пакетных приложения к нему: “rioja” (Juggins 2017) и “analogue” (Simpson, Oksanen 2020).

Образцы для ботанического анализа сплавины отбирались с интервалом 5 см. Определение растительных макроостатков выполнялось под микроскопом с 80-кратным увеличением с использованием атласов-определителей (Домбровская и др.,

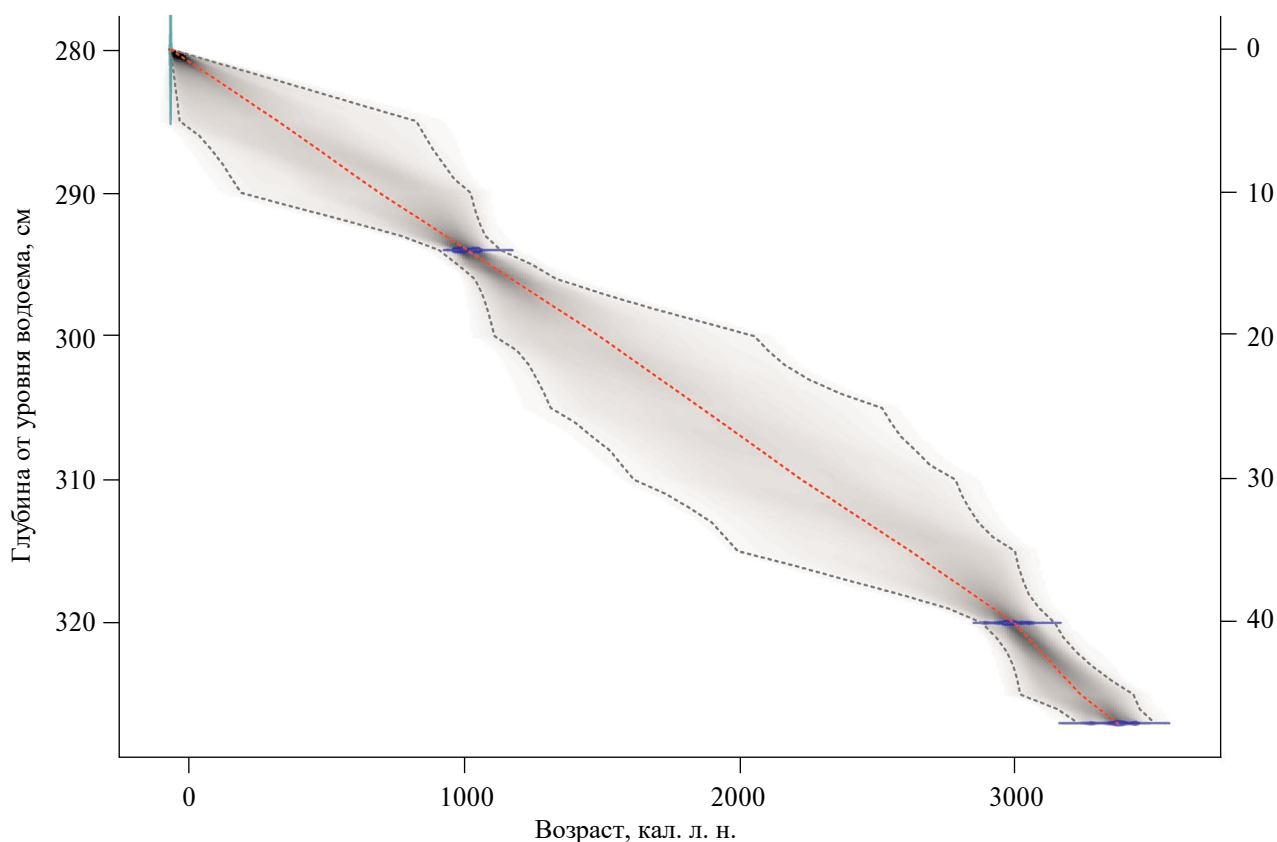


Рис. 2. Модель “возраст–глубина” для отложений оз. Куйккалампи.

Fig. 2. Depth–age model for sediments of Lake Kuikkalampi.

1959; Кац и др., 1977). Виды торфов определялись по классификации С. Н. Тюремнова (Тюремнов, 1976). Оценка гидрологического режима проведена с применением индекса влажности. Данная методика базируется на присвоении растениям-торфообразователям баллов в зависимости от их отношения к условиям водного режима (Елина, Юрковская, 1992). Наименьшим баллом оцениваются деревья, кустарники, кустарнички, наибольшим – гипергидрофильные растения (отдельные виды гипновых и сфагновых мхов и трав). Серия количественных показателей индекса влажности позволяет получить представление о динамике гидрологического режима на болоте.

4. РЕЗУЛЬТАТЫ

4.1. Литология и радиоуглеродное датирование донных отложений

В колонке донных отложений оз. Куйккалампи выделено три основных литологических горизонта (сверху вниз):

2.80–3.23 м – черная органогенная обводненная гиттия;

3.23–3.28 м – зеленовато-коричневая гиттия, верхняя граница постепенная;

3.28–3.30 м – серая опесчаненная глина с гравием, верхняя граница резкая.

Ниже лежащие отложения (предположительно моренные) содержат большое количество грубобломочного материала.

Хронология формирования озерных отложений определена методом радиоуглеродного анализа (табл. 1, рис. 2). Отложения стратифицированные, без инверсий.

4.2. Спорово-пыльцевой анализ донных отложений

Практически во всех образцах отмечено довольно высокое содержание пыльцы. На протяжении всего периода осадконакопления в колонке доминирует пыльца древесных пород (*Pinus* sp., *Picea* sp., *Betula* sp.). По результатам изучения колонки донных отложений выделено три палинозоны (рис. 3).

Палинозона 1 (330–324 см, >3300 кал. л. н.). Доля пыльцы травянистых растений наибольшая за весь период осадконакопления (9–17%). Среди деревьев доминирует пыльца *Pinus* sp. (30%). Также преобладает пыльца *Picea* sp. (15–20%), *Betula* sp. (15%) и *Alnus glutinosa* (13–15%). Спорадическое

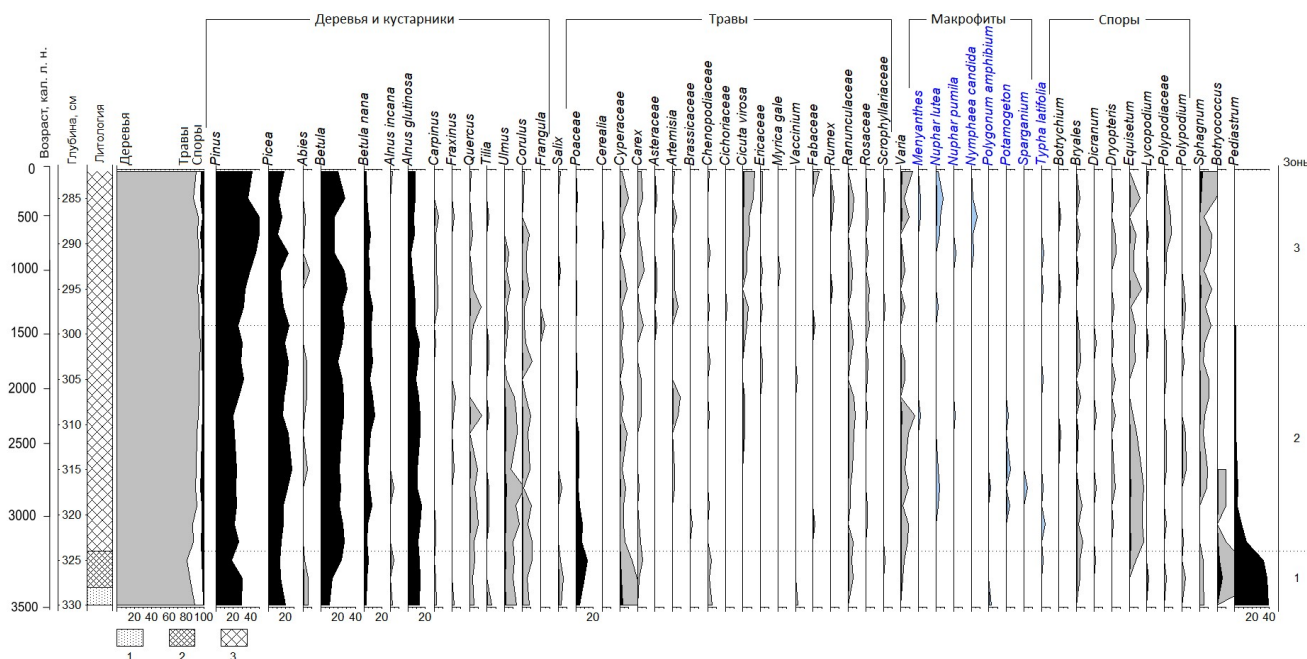


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма донных отложений оз. Куйккалампи. Шкала глубин – от уровня озера.
1 – опесчаненная глина; 2 – зеленовато-буря гиттия; 3 – темно-буря гиттия.

Fig. 3. Pollen diagram of Lake Kuikkalampi sediments. Depth scale starts from the lake level.
1 – sandy clay; 2 – greenish brown gyttja; 3 – dark brown gyttja.

присутствие пыльцы *Abies* sp. в палинозоне 1 (>1%) и по всему разрезу является следствием дальнего заноса. Пыльца широколиственных пород встречается на протяжении всей палинозоны; преобладает пыльца *Ulmus* sp. (1–1.5%), реже встречается пыльца *Quercus* sp., *Carpinus* sp., *Fraxinus* sp., *Tilia* sp. (>1%). Постоянно присутствует пыльца *Corylus avellana* также (~1%). Среди кустарников встречается пыльца *Betula nana* (3–4%), реже *Alnus incana* и *Salix* sp. В травяно-кустарничковом ярусе существенно преобладает пыльца *Poaceae* (10–13%), встречена пыльца разнотравья, *Cyperaceae* (2–3%), *Ranunculaceae*, *Chenopodiaceae*, *Scrophyllariaceae*, *Carex* sp., *Vaccinium* sp. Среди макрофитов отмечена пыльца *Polygonum amphibium* и *Typha latifolia*. Среди споровых растений встречаются споры *Sphagnum* sp., *Equisetum* sp., *Bryales* (>1%). В больших количествах встречаются зеленые водоросли *Pediastrum* sp., реже – *Botryococcus* sp. В конце палинозоны в больших количествах стали встречаться споры грибов *Glomus*.

Палинозона 2 (324–299 см; ~3200–1400 кал.л.н.). Пыльца древесных растений составляет >90%. В группе древесных пород практически в равной степени представлена пыльца *Pinus* sp. (в среднем 25%), *Betula* sp. (в среднем 25%), *Picea* sp. (в среднем 20%). Также преобладает пыльца *Alnus glutinosa* (11–14%). Обилие пыльцы широколиственных пород возрастает, преобладает пыльца *Ulmus* sp.

(до 2%) и *Quercus* sp. (~1%), реже отмечена пыльца *Carpinus* sp., *Fraxinus* sp., *Tilia* sp. Доля пыльцы *Corylus avellana* остается неизменной в сравнении с палинозоной 1. Среди кустарников важную роль играет пыльца *Betula nana* (до 10–12%), пыльца *Salix* sp. (>1%), *Alnus incana*, *Alnus* sp. Роль представителей семейства *Poaceae* заметно снижается по сравнению с предыдущим периодом (1–3%). Среди трав и кустарничков преобладает пыльца *Cyperaceae* (>1%), *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Carex* sp., *Artemisia* sp. Также встречается пыльца *Chenopodiaceae*, *Fabaceae*, *Ericaceae*, *Brassicaceae*, *Cicuta virosa*, *Vaccinium* sp. Среди водных растений отмечена пыльца *Potamogeton* sp., *Nuphar lutea*, *N. pumila*, *Polygonum amphibium*, *Sparganium* sp., *Menyanthes trifoliata* и *Typha latifolia*. Среди споровых растений преобладают споры *Equisetum* sp. (1–1.5%) и *Sphagnum* sp. (~1%), встречаются споры *Bryales*, *Dicranum* sp., *Dryopteris* sp. и *Polypodiaceae* (включая *Polypodium* sp.). Содержание зеленых водорослей *Pediastrum* sp. постепенно снижается, к середине палинозоны они исчезают, как и *Botryococcus* sp. Споры *Glomus* стабильно отмечены в больших количествах.

Палинозона 3 (299–282 см; ~1400 кал.л.н. – настоящее время). Доминирующую роль играет пыльца *Pinus* sp. (до 50% во второй половине зоны). Количество пыльцы *Betula* sp. снижается

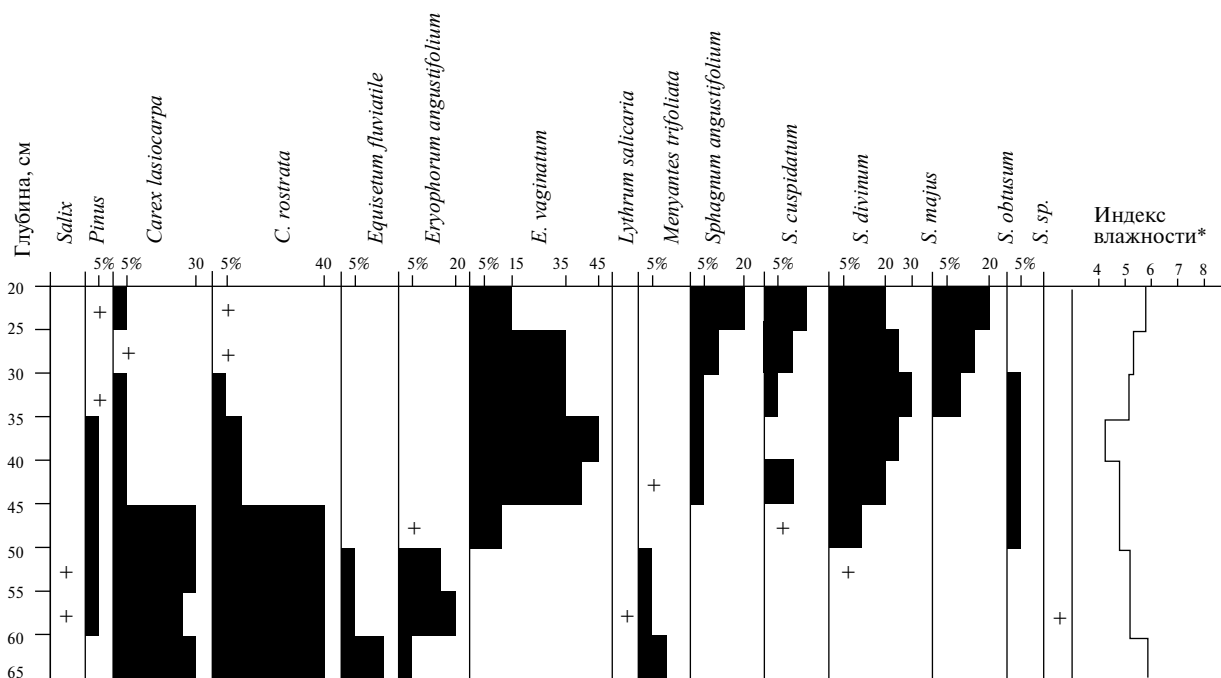


Рис. 4. Диаграмма ботанического состава торфа сплавины и индекса влажности осадков оз. Куйккалампи (рассчитано по (Елина, Юрковская, 1992)).

Fig. 4. Diagram of the plant macrofossils composition of quagmire and the moisture index of Lake Kuikkalampi (calculated according to (Elina, Yurkovskaya, 1992)).

и составляет в среднем 20%. Содержание пыльцы *Picea* sp. падает до 15%. Доля пыльцы *Alnus glutinosa* также снижается (6–8%). Содержание пыльцы широколиственных пород уменьшается, но она по-прежнему стабильно встречается. Доля пыльцы *Corylus avellana* снижается (>1%). Среди кустарников преобладает пыльца *Betula nana*, однако ее роль снижается до 3–6%; отмечена пыльца *Salix* sp., *Alnus incana* и *Frangula* sp. Таксономическое разнообразие и встречаемость пыльцы травянистых растений возрастает. Преобладает пыльца разнотравья, Poaceae, Cyperaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, *Cicuta virosa*, *Artemisia* sp., *Carex* sp., встречается пыльца Asteraceae, Chenopodiaceae, Ericaceae, Fabaceae, Scrophyllariaceae, *Rumex* sp. Единично отмечена пыльца группы культурных злаков Cerealia. Пыльца макрофитов практически не встречается в первой половине палинозоны, однако во второй половине ее содержание заметно возрастает. Преобладает пыльца *Nuphar lutea* и *Nymphaea candida*. Реже встречается пыльца *Menyanthes trifoliata*, *Nuphar pumila* и *Typha latifolia*. Среди споровых растений преобладают споры *Sphagnum* sp. (1–1.5%, пик 3%) и *Equisetum* sp. (1–1.5%); отмечены споры Bryales, Polypodiaceae (включая *Polypodium* sp.), *Botrychium* sp. и *Lycopodium* sp. Присутствие спор *Glomus* на прежнем уровне.

Палиноспектры поверхностных проб адекватно отражают современную растительность. Во всех пробах абсолютно доминирует пыльца древесных пород (90%), среди которой преобладает *Pinus sylvestris* (50%). Наблюдается значительное содержание пыльцы ели и березы в палиноспектрах. Количество пыльцы *Betula nana* составляет 8%. Отмечена пыльца пихты, ольхи (*Alnus incana* и *A. glutinosa*) широколиственных пород (*Tilia* и *Ulmus*). Травы представлены преимущественно пылью осоковых (до 26%) и зонтичных (в основном *Cicuta virosa* (до 18%)). Среди пыльцы макрофитов отмечены *Nuphar lutea* и *Lemna*. Споры представлены Bryales, *Lycopodium*, *Equisetum*, *Sphagnum*.

4.3. Ботанический анализ торфяной залежи сплавины

Согласно результатам ботанического анализа состава торфяной залежи прибрежной сплавины оз. Куйккалампи (рис. 4), нижний слой на глубине 50–65 см представлен низинными осоковым и пушицево-осоковым торфами, содержащими в значительном количестве остатки *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*. Рассчитанный индекс влажности составляет 5.1–5.8, что позволяет предположить уровень болотных вод в пределах 20–25 см ниже поверхности. Индекс влажности на глубинах 50–35 см понижается. С глубины 35 см в растительном

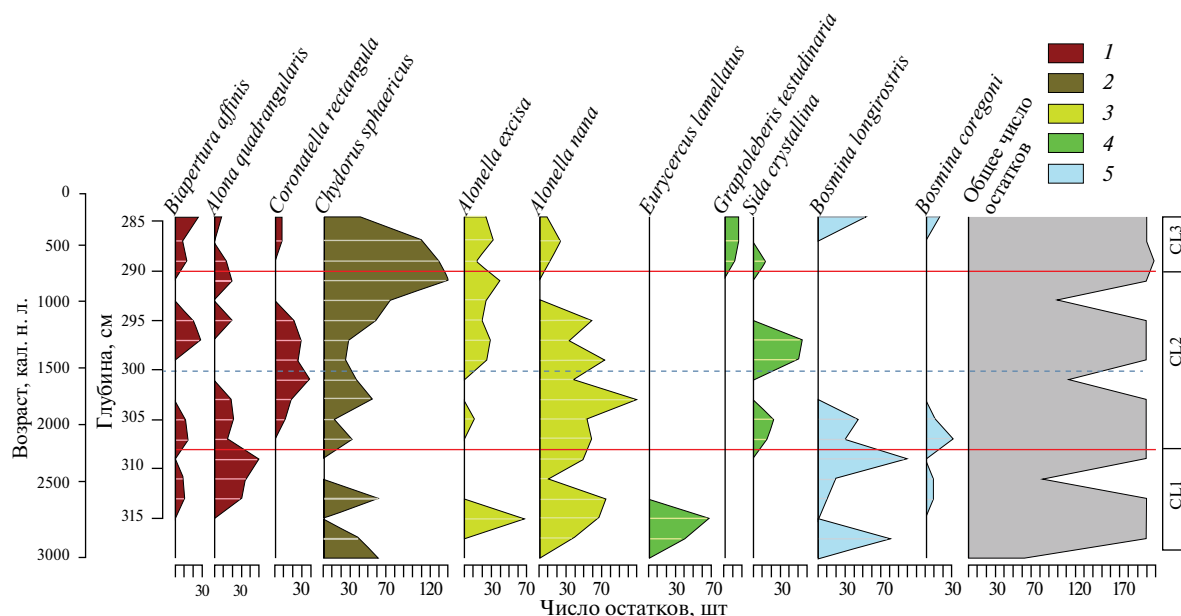


Рис. 5. Диаграмма тафокомплексов кладоцер в донных отложениях оз. Куйккалампи. Шкала глубин – от уровня озера. CL1–CL3 – биостратиграфические зоны по результатам кладоцерного анализа.

Виды: 1 – бентосные, 2 – эврибионтные, 3 – ацидофильные, 4 – фитофильные, 5 – пелагические.

Fig. 5. Diagram of cladoceran taphocomplexes in the sediments of Lake Kuikkalampi. Depth scale starts from the lake level. CL1–CL3 – biostratigraphic zones based on the results of cladoceran analysis.

Species: 1 – benthic, 2 – eurybiont, 3 – acidophilic, 4 – phytophilic, 5 – pelagic species.

покрове начинают преобладать сфагновые мхи – *Sphagnum divinum*, *Sph. majus*, *Sph. cuspidatum*, *Sph. angustifolium*. В травянистом ярусе по-прежнему в большом количестве присутствует *Eriophorum vaginatum*. Здесь же происходит постепенное увеличение индекса влажности и распространение мезотрофных пушицево-сфагновых сообществ.

С помощью ботанического анализа торфа, судя по корреляции кернов с помощью соответствия пыльцы, спор и макроостатков *Pinus* sp., *Carex* spp., *Menyanthes trifoliata*, *Equisetum* sp., *Sphagnum* sp., удалось уточнить изменение растительности озера за последнюю тысячу лет. Начало периода формирования сплавины, откуда отобран керн, фиксирует прежде всего появление *Menyanthes trifoliata*, макроостатки которой обнаружены на первом этапе появления сплавины (рис. 4), а ее пыльца появляется после длительного перерыва в верхней части разреза озерных отложений (рис. 3). Остальные используемые для корреляции таксоны практически одновременно с появлением *Menyanthes trifoliata* увеличивают свое присутствие, что отразилось как в увеличении процентного содержания пыльцы и спор этих растений, так и в обнаруженных макроостатках. В связи с этим мы можем приблизительно сопоставить керн, изученный с помощью ботанического анализа торфа, с изученной

с помощью спорово-пыльцевого анализа верхней частью колонки донных отложений озера (282–299 см), которая сформировалась примерно за последнюю тысячу лет.

4.4. Кладоцерный анализ донных отложений

Всего в донных отложениях было обнаружено 11 таксонов кладоцер, относящихся к четырем семействам. По результатам кластерного анализа данных по видовой структуре субфоссильных сообществ кладоцер в донных отложениях может быть выделено три зоны (рис. 5), в нижней части отложений (330–319 см) кладоцеры не были выявлены.

В начале зоны CL1 (319–307 см, ~2900–2000 кал. л. н.) остатков кладоцер было мало, в тафокомплексе преобладали литорально-зарослевые таксоны *Eurycercus lamellatus* и *Alonella nana*, и группы эвритопных видов *Chydorus sphaericus* s.l. К середине зоны CL1 обилие остатков кладоцер увеличилось, в тафокомплексе появились придонные виды. На глубине 313 см (~2500 кал. л. н.) число остатков было очень низким с преобладанием *Chydorus sphaericus* s.l. и бентосного вида *Alona quadrangularis*, что может свидетельствовать о понижении уровня воды. К концу зоны CL1 обилие остатков кладоцер снова возросло, а максимальную долю в тафокомплексе занял пелагический

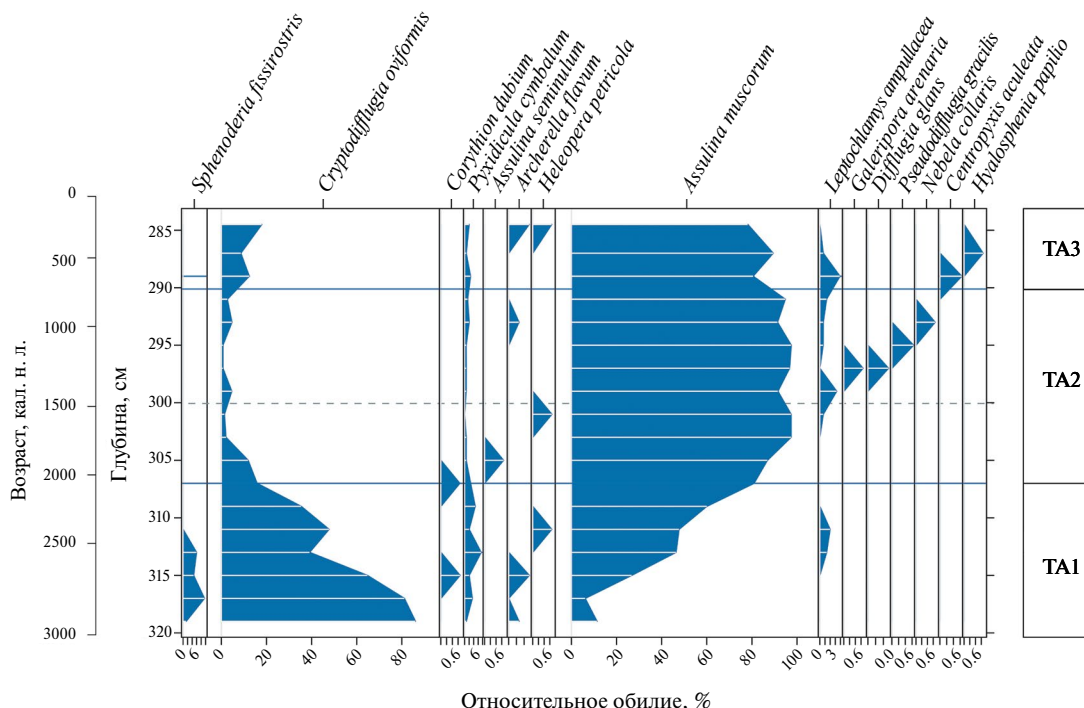


Рис. 6. Диаграмма видовой структуры сообществ раковинных амёб в донных отложениях оз. Куйккалампи. Шкала глубин — от уровня озера. TA1–TA3 — биостратиграфические зоны, выделенные по результатам ризоподного анализа.

Fig. 6. Diagram of the species structure of testate amoeba assemblages in the sediments of Lake Kuikkalampi. Depth scale starts from the lake level. TA1–TA3 — biostratigraphic zones identified based on the results of testate amoeba analysis.

таксон *Bosmina longispina*, что, вероятно, указывает на повышение уровня воды в водоеме.

В начале зоны CL2 (307–290 см, ~2000–730 кал. л. н.) пелагические представители рода *Bosmina* доминируют, однако, к середине зоны они полностью исчезают. На протяжении зоны CL2 в тафо-комплексе преобладает ацидофильный вид *Alonella nana*, это говорит о закислении водоема. Начиная с глубины 300 см (~1400 кал. л. н.), полностью исчезают пелагические виды, а доля фитофильных таксонов возрастает.

Зона CL3 (290–280 см, ~730 кал. л. н. — настоящее время) характеризуется преобладанием эвритопной группы видов *Chydorus sphaericus*, что может свидетельствовать о сильной эвтрофикации водоема. Однако в конце зоны доля этого таксона снизилась, появились пелагические *Bosmina coregoni* и *B. longispina*.

4.5. Ризоподный анализ донных отложений

В образцах донных отложений было обнаружено 15 видов и подвидов раковинных амёб, относящихся к 14 родам, при этом в нижней части отложений (ниже 320 см) раковины амёб выявлены не были. На диаграмме может быть выделено три биостратиграфические зоны (рис. 6). Основные отличия между зонами связаны с динамикой двух

наиболее обильных видов *Cryptodiffugia oviformis* и *Assulina muscorum*. В зоне TA1 (319–307 см, 2900–2000 кал. л. н.) преобладал мелкий эврибионтный вид *Cryptodiffugia oviformis*, относительное обилие которого снижалось в конце зоны, в основном, за счет увеличения сфагнобионтного ксерофильного *Assulina muscorum*. Однако совместно с ними в зоне встречаются и водные виды *Sphenoderia fissirostris* и *Pyxidicula cymbalum*. Это может быть интерпретировано как понижение уровня водоема и развитие сфагновых сообществ в прибрежной части. Зона TA2 (307–290 см, 2000–730 кал. л. н.) преобладает вид *A. muscorum*, однако с глубины 300 см отмечается повышение видового разнообразия амёб. Интересно появление водного вида *Leptochlamys ampullacea*. В зоне TA3 (290–280 см, ~730 кал. л. н. — настоящее время) снова отмечается незначительное увеличение доли *C. oviformis*.

5. ОБСУЖДЕНИЕ

5.1. Динамика наземной растительности и климата

На протяжении времени формирования изученных отложений озера на окружающей территории развивались сосновые и елово-березово-сосновые леса с черной ольхой. По всему разрезу преобладающей лесобразующей породой была сосна,

в отдельные периоды ель и береза выступали в роли созидификаторов.

>3200 кал. л. н. Нижняя часть разреза (палинозона 1) относится ко второй половине суббореального периода голоцена. В это время основной лесобразующей породой являлась сосна. Роль ели и березы также была довольно велика. На изучаемой территории развивались сосновые леса с елью и березой. На влажных участках широко распространялась ольха черная. Встречались широколиственные породы — вяз, граб, ясень, дуб и липа. В подлеске росли лещина обыкновенная, ивы, ольха серая; на заболоченных участках — карликовая береза. Велика была и роль открытых травянистых сообществ, сложенных преимущественно злаковыми растениями. Под пологом леса росли различные представители лесного разнотравья, лютиковых. Среди сорных растений встречались маревые и норичниковые. На заболоченных участках распространялись осоково-сфагновые сообщества, встречались представители вересковых. Среди споровых растений были развиты бриевые мхи и хвощи. В конце периода в больших количествах встречались грибы *Glomus*, индикаторы почвенной эрозии, что могло свидетельствовать об активных эрозионных процессах на водосборе озера. Климат был довольно сухой и теплый, о чем свидетельствует присутствие пыльцы широколиственных деревьев, таких как вяз и лещина, а также дуб, граб, ясень и липа.

~3200–1400 кал. л. н. Период, соответствующий палинозоне 2, охватывает конец суббореального периода и первую половину субатлантического периода. В это время в лесном покрове преобладали сразу несколько древесных пород — сосна, ель и береза. На изучаемой территории продолжали развиваться сосновые леса, получили распространение еловые леса. Состав широколиственных пород оставался неизменным, преобладали вяз и дуб. Роль черной ольхи была по-прежнему высокой, что может свидетельствовать о широком распространении переувлажненных территорий, как и возросшая роль карликовой березы. В подлеске встречались лещина обыкновенная, ольха серая, ивы. Роль открытых злаковых сообществ снижается, однако, в травяно-кустарничковом ярусе были распространены разнотравно-злаковые сообщества с представителями лесного разнотравья, лютиковых, розоцветных, бобовых и крестоцветных. Возрастает роль рудеральных растений — в частности, полыней. На увлажненных и заболоченных участках распространены осоково-сфагновые сообщества с представителями сфагновых мхов, осоковых, вересковых (включая род *Vaccinium*). В моховом ярусе произрастали бриевые мхи, дикранумы, щитовники и многоножковые; велика роль

хвощей. Доля грибов *Glomus* по-прежнему очень высокая. В лесном покрове отмечалось практически равное присутствие сосны, ели и березы. Высокая роль березы, вероятно, связана с вторичным зарастанием освободившихся от воды территорий. В конце периода распространение сосновых лесов увеличилось, а присутствие широколиственных пород снизилось, практически исчезли макрофиты. Вышеперечисленные факторы могут свидетельствовать о некотором похолодании климата.

~1400 кал. л. н. — настоящее время. Верхняя часть разреза (палинозона 3) относится преимущественно ко второй половине субатлантического периода. В это время основной доминантой в лесном покрове выступает сосна. Береза и ель являются созидификаторами. На территории исследования распространялись сосновые леса с елью и вторичные березовые леса. Роль черной ольхи в составе леса заметно уменьшилась. Доля широколиственных пород, среди которых преобладали вяз, дуб и граб, также снижалась. В подлеске встречались лещина обыкновенная, ивы, крушина и ольха серая. Немного возросло разнообразие травянистых сообществ, под пологом леса развивались разнотравно-злаковые сообщества с представителями лесного разнотравья, лютиковых, розоцветных, сложноцветных, бобовых. Среди рудеральных растений встречались маревые, щавель, полыни, норичниковые и цикориевые. Впервые отмечены культурные злаки, что может свидетельствовать об аграрной деятельности человека. О распространении земледелия в этот период свидетельствуют палинологические данные и других островов Ладожского озера, таких как Валаам (Сапелко и др., 2023; Vuorela et al., 2001), Путсаари (Сапелко, Корнеева, 2017), Риеккалансари (Miettinen et al., 2002). Водно-болотные сообщества были сложены сфагновыми и бриевыми мхами, осоковыми, вересковыми. Среди споровых растений также преобладали хвощи, в меньшей степени представлены многоножковые, гроздовники и плауны. Споры грибов *Glomus*, индикаторов почвенной эрозии, встречались в больших количествах, что также может свидетельствовать о земледелии. Распространение елово-сосновых и березовых лесов с преобладающей ролью сосны при заметном сокращении роли широколиственных пород может свидетельствовать о прохладном климате, при этом влажность его к концу периода немного увеличивается, о чем свидетельствует повышение индекса влажности (рис. 4).

Динамика растительности описанного периода сходна с ранее реконструированной для других островов, расположенных в северной части Ладожского озера, таких как о-в Валаам (Сапелко и др., 2023; Vuorela et al., 2001), о-в Мانتсинсари

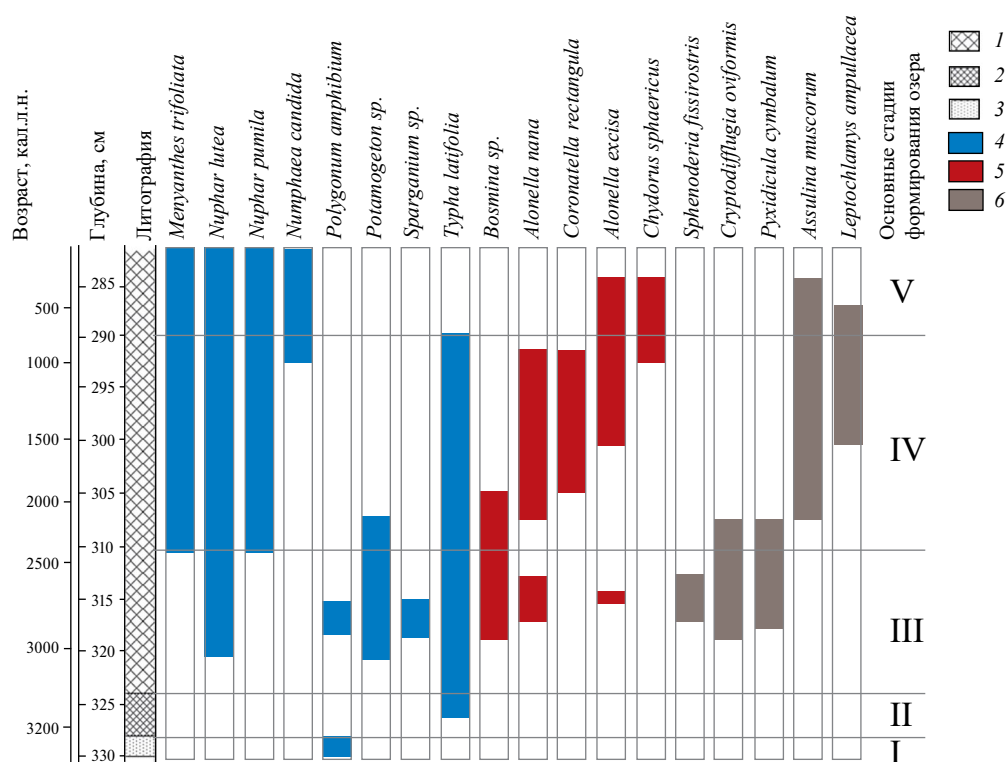


Рис. 7. Этапы развития оз. Куйккалампи и динамика основных компонентов сообщества гидробионтов. Шкала глубин — от уровня озера. Для видов, представленных на всем протяжении колонки донных отложений, отмечены только стадии, в течение которых они преобладали: I — залив Ладожского озера; II — изоляция оз. Куйккалампи; III — начальная стадия обособленного водоема; IV — прибрежное зарастание водоема; V — эвтрофикация водоема. 1 — темно-бурая гиттия; 2 — зеленовато-бурая гиттия; 3 — опесчаненная глина; 4 — пыльца; 5 — кладоцеры; 6 — раковинные амёбы.

Fig. 7. Stages of development of Lake Kuikkalampi and the dynamics of the main components of the hydrobiont community. Depth scale starts from the lake level. For species present throughout the entire sediments, only the stages during which they predominated are noted: I — bay of Lake Ladoga; II — isolation of Lake Kuikkalampi; III — initial stage of an isolated significant lake; IV — coastal overgrowing of lake; V — eutrophication of lake.

1 — dark brown gyttja; 2 — greenish brown gyttja; 3 — sandy clay; 4 — pollen; 5 — cladocerans; 6 — testate amoebae.

(Delusin, Donner, 1995) и о-в Путсаари (Сапелко и др., 2014; Сапелко, Корнеевкова, 2017). Различия связаны в основном с локальными условиями каждого из островов. Так, при общем доминировании сосны соотношения других древесных пород различны.

5.2. Изоляция озера и последующее его зарастание

Изменения основных компонентов сообщества гидробионтов, связанных с формированием и дальнейшим развитием оз. Куйккалампи, показаны на рис. 7.

Залив Ладожского озера (>3200 кал. л. н.). На первом этапе во второй половине суббореального периода оз. Куйккалампи являлось частью Ладожского озера. Донные отложения были представлены опесчаненными глинами. Изучаемая территория была покрыта водами залива Лункуланлахти, в которых произрастала довольно бедная водная растительность, представленная рдестами. С началом

накопления темно-бурой однородной гиттии глубина залива уменьшалась, и постепенно появлялись макрофиты. В водоеме произрастал гореч земноводный, по берегам — заросли рогоза широколистного, прибрежные представители семейства Роасеае; обильно встречались зеленые водоросли *Pediastrum* sp., реже — *Botryococcus* sp. По берегам широкое распространение имели сосновые и еловые леса. Среди трав преобладали осоки и злаки. Распространение среди споровых растений бриевых мхов и разных видов хвощей может свидетельствовать о постепенном заболачивании залива Ладожского озера. В конце суббореального периода голоцена произошла регрессия Ладожского озера. На данном этапе остатки раковинных амёб и кладоцер не были выявлены в отложениях, что может быть связано с неблагоприятными условиями для их сохранности в крупных водоемах из-за высокой волновой нагрузки в прибрежной зоне.

Изоляция залива и образование озера оз. Куйккалампи (~3200–3000 кал. л. н.). Обособление происходило постепенно по мере того, как залив терял связь с Ладогой после трансгрессии и началом его зарастания; водоем характеризовался лагунными условиями осадконакопления. На данном этапе формировалась зеленовато-коричневая гиттия. Первоначальное резкое падение уровня Ладоги вызвало дестабилизацию экосистемы, что сопровождалось отсутствием пыльцы водных растений. Остатки кладоцер и раковинных амёб в этой зоне также не обнаружены, что может указывать на нестабильность среды. Прибрежно-водные экосистемы быстрее адаптируются к новым условиям, о чем свидетельствовало начало постепенного заселения берегов обособляющегося оз. Куйккалампи рогозом широколистным (рис. 7). Появились представители семейства вересковых, при этом временно практически исчезла водная и прибрежно-водная растительность, что вероятно связано с перестройкой экосистемы. Также отмечалось резкое увеличение количества грибов *Glomus* вплоть до максимальных значений, что свидетельствует об эрозионных процессах на еще не закрепленных растительностью осушающихся берегах вследствие регрессии Ладожского озера.

Примерно в это же время около ~3300–2940 кал. л. н. на о-ве Валаам начало отделяться от Ладожского озера островное оз. Витальевское (Сапелко и др., 2023). Период изоляции также сопровождался практически полным исчезновением пыльцы водной растительности.

Начальная стадия обособленного существования водоема (~3000–2200 кал. л. н.). После отделения Куйккалампи в самостоятельное озеро наблюдалось преобладание вересковых и осок, присутствие макрофитов (в том числе рогоза широколистного) как показателей постепенного зарастания озера, наблюдаемого и в настоящее время. Несмотря на преобладание в тафокомплексе кладоцер литорально-зарослевых видов, присутствие пелагических видов рода *Bosmina* указывает на наличие открытой воды в водоеме. В отложениях присутствовали водные раковинные амёбы, однако, их доля незначительна. Около 2500 л. н. увеличилась доля ксерофильного вида (*A. muscorum*), что также может указывать на понижение уровня водоема и развитие сфагнобионтных сообществ на берегах водоема или в прибрежной зоне. В субатлантическом периоде в оз. Куйккалампи постепенно формировалась собственная водная растительность. После окончательной изоляции от Ладоги меняются условия осадконакопления, о чем свидетельствует и изменение цвета донных отложений (с зеленовато-булой на темно-коричневую органогенную гиттию),

что, видимо, связано с увеличением поступления органического вещества. В водоеме повторно появляются рдесты, а также кубышка желтая, которая становится одним из доминантных видов и обитает в озере и в настоящее время. Практически сразу появляются ежеголовники и горец земноводный. Прибрежные территории были заняты зарослями рогоза широколистного, вахтой трехлистной, вехом ядовитым и околотовидными представителями семейства Роасеае. Снижение роли зеленых водорослей, видимо, также связано с зарастанием водоема.

Прибрежное зарастание водоема (~2200–700 кал. л. н.). Озеро Куйккалампи активно заселялось кубышкой малой, а по берегам активно развивалась вахта трехлистная, что, наряду с увеличением зарослей рогоза широколистного, свидетельствует о зарастании водоема и формировании сплавины. После этого около 2000 кал. л. н. исчезает пыльца рдестов. Появляется кувшинка чисто-белая, а немного позднее исчезают кубышка малая и рогоз широколистный, что может говорить об образовании по берегам оз. Куйккалампи довольно мощной сплавины. В конце периода доминантами являлись кубышка желтая и кувшинка чисто-белая; на сплаvine активно развивалась вахта трехлистная. Зеленые водоросли исчезают совсем. В тафокомплексе кладоцер преобладает ацидофильный вид *Alonella nana*, что говорит о закислении водоема. Среди раковинных амёб преобладает ксерофильный сфагнобионтный вид *Assulina muscorum*. Это свидетельствует о формировании сухих сфагновых местообитаний, таких как кочки или ровные участки с низким залеганием болотных вод (Tsyganov et al., 2017). Начиная с ~1400 кал. л. н. полностью исчезают пелагические виды, возрастает доля фитофильных таксонов, увеличивается разнообразие раковинных амёб, что свидетельствует о высокой пространственной неоднородности сплавины в результате формирования нанорельефа. По мере развития болота на месте эвтрофных осоковых и пушицево-осоковых сообществ развиваются мезотрофные сфагново-пушицевые сообщества. Однако существенных изменений в составе водной растительности отмечено не было, что может указывать на преобладающее влияние автохтонных факторов по сравнению с климатом.

Эвтрофикация водоема (~700 кал. л. н. — настоящее время). В этот период отмечается преобладание эвритопной группы кладоцер *Chydorus sphaericus*, что указывает на эвтрофикацию водоема. Однако в конце зоны доля этого таксона снизилась, появились пелагические виды. Среди раковинных амёб увеличивается доля эврибионтного вида *Cryptodiffugia oviformis*, что может свидетельствовать

о нестабильности условий окружающей среды. В настоящее время оз. Куйккалампи представляет собой небольшой зарастающий водоем с мощной сплавиной и аапа-комплексами. Его водная растительность представлена кубышкой желтой и ряской. По данным анализа растительных макроостатков прибрежной сплавины, развиты пушицево-вахтово-сфагновые сообщества.

6. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По данным комплексных исследований проведена реконструкция динамики растительности, а также процесса изоляции и дальнейшего развития оз. Куйккалампи на протяжении последних ~3500 лет.

На раннем этапе (до ~3200 кал. л. н.) в водах залива на месте будущего озера произрастала немногочисленная водная растительность, представленная горцем земноводным. По берегам широкое распространение имели сосновые леса с елью и березой, с существенной ролью ольхи черной. Были развиты открытые травянистые сообщества с преобладанием злаков, осок и лесного разнотравья. Среди споровых растений были распространены сфагновые и бриевые мхи, а также хвощи. Климат был довольно сухой и теплый, о чем свидетельствует присутствие широколиственных деревьев. В конце этого периода происходило понижение уровня Ладожского озера, постепенное заболачивание залива. Начинает постепенно формироваться экосистема оз. Куйккалампи. Из-за перестройки экосистемы водная растительность практически исчезает, что фиксирует переходный период изоляции озера. Только после этого в озерных отложениях появляются кладоцеры и раковинные амёбы. Их отсутствие на более ранних этапах может быть связано с минеральным составом отложений либо с неблагоприятными условиями накопления.

В течение ~3200–1400 кал. л. н. отмечается стабильное присутствие широколиственных деревьев и активное развитие водной растительности, что, вероятно, говорит о теплых климатических условиях. В лесном покрове отмечается практически равное присутствие сосны, ели и березы. Повышение роли березы, вероятно связано с вторичным зарастанием освободившихся от воды территорий. В конце периода начинает расти роль сосны, а широколиственных пород — снижаться, практически исчезают макрофиты. Все это может свидетельствовать о некотором похолодании климата. После отделения оз. Куйккалампи от Ладоги наблюдается преобладание вересковых и осок, появление макрофитов (в том числе рогоза широколистного) как показателей постепенного зарастания озера, наблюдаемого и в настоящее время.

Продолжающаяся регрессия Ладожского озера также подтверждается увеличением в составе остатков бентосных видов кладоцер и уменьшение пелагических. Среди раковинных амёб преобладают сфагнобионтные ксерофиты.

С ~1400 кал. л. н. по настоящее время произрастают елово-березово-сосновые леса с преобладающей ролью сосны, при этом заметно сокращается роль широколиственных пород. В целом, к концу периода происходит увеличение роли трав и споровых растений, что свидетельствует о постепенном процессе зарастания изолированного озера. Увеличение в травянистом покрове роли осок, вересковых, вежа ядовитого, сфагновых мхов и хвощей говорит об усилении темпов зарастания оз. Куйккалампи. Об этом свидетельствует и состав водной и прибрежно-водной растительности (кубышка желтая и кувшинка чисто-белая), заросли рогоза широколистного, сменяющиеся доминированием вахты трехлистной по берегам и на сплаvine. Увеличение в растительном покрове доли трав (в частности, сорных видов) и появление культурных злаков связано с началом земледелия. Увеличение доли эвритопного вида кладоцер, свидетельствующее о сильной эвтрофикации водоема, подтверждает активное антропогенное воздействие. Нестабильность условий окружающей среды подтверждает и увеличение доли эврибионтного вида среди раковинных амёб. Снижение доли эвритопного вида кладоцер и появление пелагических видов может свидетельствовать о снижении антропогенной нагрузки.

Подробная реконструкция водной растительности и микрофауны, их динамики и видового разнообразия на разных этапах развития оз. Куйккалампи дала дополнительные данные для характеристики условий трансгрессивных и регрессивных этапов Ладожского озера. Результаты ботанического анализа торфа помогли определить видовое разнообразие макрофитов на последнем этапе развития озера. Данные об изменении разнообразия кладоцер и раковинных амёб в озере подтвердили результаты, полученные по динамике пыльцы водной растительности, и обоснованность использования пыльцы макрофитов для оценки изменения уровней водоемов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александровский А.Л., Арсланов Х.А., Давыдова Н.Н. и др. (2009) Новые данные относительно трансгрессии Ладожского озера, образования реки Невы и земледельческого освоения Северо-Запада России. *Доклады академии наук*. Т. 424. № 5. С. 682–687.
- Амантов А.В. (2014) Геология дочетвертичных образований и тектоника Ладожского озера. *Региональная геология и металлогения*. № 58. С. 22–32.

- Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева М.В., Тарасевич В.Ф. (1983) Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука. 208 с.
- Газизова Т.Ю., Сапелко Т.В. (2020) Обоснование значения пыльцы макрофитов для палеолимнологических реконструкций на примере озер о. Лункулансаари на северо-востоке Ладожского озера. *Биосфера*. Т. 12. № 4. С. 231–241.
<https://doi.org/10.24855/biosfera.v12i4.566>
- Гричук В.П. (1940) Методика обработки осадочных пород, бедных органическими остатками, для целей пыльцевого анализа. *Проблемы физической географии*. № 8. С. 53–58.
- Домбровская Ф.В. Коренева М.М., Тюремнов С.Н. (1959) Атлас растительных остатков, встречаемых в торфе. М.-Л.: Госэнергоиздат. 90 с.
- Елина Г.А., Юрковская Т.Г. (1992) Методы определения палеогидрологического режима как основа объективизации причин сукцессий растительности болот. *Ботанический журнал*. Т. 77. № 7. С. 120–124.
- Кац Н.Я., Кац С.В., Скобеева Е.И. (1977) Атлас растительных остатков в торфах. М.: Недра. 376 с.
- Кошечкин Б.И. (1989) Геоморфология береговой зоны. В сб.: *История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского, Байкала и Ханки (Серия: История озер СССР)*. Л.: Наука. С. 22–26.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А. (1972) Пыльца и споры растений флоры Европейской части СССР. Том 1. Л.: Наука. 171 с.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А. (1978) Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука. 184 с.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Бойкова О.С., Смирнов Н.Н. (2021) Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Том I. М.: Товарищество научных изданий КМК. 481 с.
- Лийва А.А., Сарв А.А., Экман И.М. (1971) К истории послеледникового (голоценового) развития Ладоги по данным новых исследований в северо-восточном Приладожье. В сб.: *Природа, береговые образования и история развития внутренних водоемов и морей Восточной Прибалтики и Карелии*. Петрозаводск: Карелия. С. 23–26.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. (2006) Пресноводные ракообразные амёбы. М.: Товарищество научных изданий КМК. 300 с.
- Сапелко Т.В., Кузнецов Д.Д., Корнеев Н.Ю. и др. (2014) Палеолимнология внутренних озер острова Путсаари (Ладожское озеро). *Известия Русского географического общества*. Т. 146. № 3. С. 29–40.
- Сапелко Т.В., Корнеев Н.Ю. (2017) Реконструкция истории островных озер по данным палинологического и ботанического анализов. В сб.: *Актуальные проблемы современной палинологии: Материалы XIV Всероссийской палинологической конференции*. М.: Географический факультет МГУ. С. 311–315.
- Сапелко Т.В., Терехов А.В., Амантов А.В. (2018) Ладожская трансгрессия: реконструкция финальной стадии и последующего спада в северной части озера. *Региональная геология и металлогения*. № 75. С. 23–34.
- Сапелко Т.В., Гусенцова Т.М., Кулькова М.А. и др. (2019) Ладожская трансгрессия и ландшафты второй половины голоцена в Южном Приладожье (по данным изучения археологического памятника Подолье-1). *Известия Российской академии наук. Серия географическая*. № 5. С. 78–95.
<https://doi.org/10.31857/S2587-55662019578-95>
- Сапелко Т.В., Газизова Т.Ю., Моисеенко А.Д. и др. (2023) Особенности процесса изоляции озера Витальевского (остров Валаам) и динамика растительности в связи с изменением уровня Ладожского озера в позднем голоцене. *Геоморфология и палеогеография*. Т. 54. № 4. С. 72–89.
<https://doi.org/10.31857/S2949178923040126>
- Смирнов Н.Н. (2010) Историческая экология пресноводных зооценозов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 225 с.
- Степанова А.Б., Воякина Е.Ю., Зуева Н.В. и др. (2021) Водная система Валаамского архипелага. Малые лесные озера. В сб.: *Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата*. СПб.: ИНОЗ РАН – СПб ФИЦ РАН. С. 477–485.
- Субетто Д.А. (2009) Донные отложения озер: палеолимнологические реконструкции. СПб.: Изд. РГПУ им А.И. Герцена. 344 с.
- Тюремнов С.Н. (1976) Торфяные месторождения. М.: Недра. 488 с.
- Цыганов А.Н., Бабешко К.В., Мазей Ю.А. (2016) Определитель родов ракообразных амёб. Пенза: Изд-во ПГУ. 132 с.
- Ailio J. (1915) Die geographische Entwicklung des Ladogasees in Postglaziales Zeit und ihre Beziehung zur steinzeitlichen Besiedelung. *Fennia*. Vol. 38 (3). 157 p.
- Bjerring R., Becares E., Declerck S. et al (2009) Subfossil Cladocera in relation to contemporary environmental variables in 54 Pan-European lakes. *Freshwater Biol.* Vol. 54. Iss. 11. P. 2401–2417.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02252.x>
- Blaauw M. (2010) Methods and code for 'classical' age-modelling of radiocarbon sequences. *Quat. Geochronology*. Vol. 5. Iss. 5. P. 512–518.
<https://doi.org/10.1016/j.quageo.2010.01.002>
- Blaauw M., Christen J.A. (2011) Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Anal.* Vol. 6. Iss. 3. P. 457–474.
<https://doi.org/10.1214/11-BA618>
- Bledzki L.A., Rybak J.I. (2016) Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe: Cladocera & Copepoda (Calanoida, Cyclopoida) Key to species identification, with notes on ecology, distribution, methods and introduction to data analysis. Springer Cham.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-29871-9>

- Delusin I., Donner J. (1995) Additional evidence of the Holocene transgression in Lake Ladoga on the basis of an investigation of the beach deposits on the island of Mantinsinsaaari. *Bull. Geol. Soc. Finl.* Vol. 67. Part II. P. 39–50. <https://doi.org/10.17741/bgsf/67.2.003>
- Dolukhanov P.M., Subetto D.A., Arslanov Kh.A. et al. (2009) The Baltic Sea and Ladoga Lake transgressions and early human migrations in North-Western Russia. *Quat. Int.* Vol. 203. Iss. 1–2. P. 33–51. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2008.04.021>
- Gannon J.E. (1971) Two Counting Cells for the Enumeration of Zooplankton Micro-Crustacea. *Trans. Am. Microsc. Soc.* Vol. 90. P. 486–490. <https://doi.org/10.2307/3225467>
- Grimm E.C. (2004) TGVView, Version 2.0.2. Springfield: Illinois State Museum, Research and Collections Center.
- Hofmann W. (1998). Cladocerans and chironomids as indicators of lake level changes in north temperate lakes. *J. of Paleolimnology.* Vol. 19. P. 55–62. <https://doi.org/10.1023/A:1007999419765>
- Juggins S. (2017) Package ‘rioja’: analysis of Quaternary science data, R package version (0.9–15.1). <https://cran.r-project.org/package=rioja>
- Mazei Yu.A., Tsyganov A.N., Bubnova O.A. (2007) Structure of a community of testate amoebae in a Sphagnum dominated bog in upper sura flow (Middle Volga Territory). *Biol. Bulletin.* Vol. 34. P. 382–394. <https://doi.org/10.1134/S1062359007040115>
- Mazei Yu., Tsyganov A., Bobrovsky M. et al. (2020) Peatland development, vegetation history, climate change and human activity in Valdai Uplands (Central European Russia) during the Holocene: A multi-proxy palaeoecological study. *Diversity.* Vol. 12. Iss. 12. Art. No. 46. <https://doi.org/10.3390/d12120462>
- Miettinen J., Grönlund E., Simola H., Huttunen P. (2002) Palaeolimnology of Lake Pieni-Kuopalanlampi (Kurkijoki, Karelian Republic, Russia): isolation history, lake ecosystem development and long-term agricultural impact. *J. of Paleolimnology.* Vol. 27. P. 29–44. <https://doi.org/10.1023/A:1013550811858>
- Nevalainen L., Sarmaja-Korjonen K., Luoto T.P. (2011) Sedimentary Cladocera as indicators of past water-level changes in shallow northern lakes. *Quat. Res.* Vol. 75. Iss. 3. P. 430–437. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2011.02.007>
- Pastukhova Yu.A., Tsyganov A.N., Sapelko T.V. et al. (2024) Paleoeological reconstruction of water level changes in a cascade of the lakes on Lunkulansaari Island (Lake Ladoga) based on the results of the analysis of Cladocera remains in lake sediments. *Limnology and Freshwater Biology.* Vol. 4 (SI: Paleo2024). P. 574–579. <https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-4-574>
- R Core Team (2023) R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Reimer P.J., Austin W.E.N., Bard E. et al. (2020) The IntCal20 Northern Hemisphere Radiocarbon Age Calibration Curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon.* Vol. 62. Iss. 4. P. 725–757. <https://doi.org/10.1017/RDC.2020.41>
- Saarnisto M., Grönlund T. (1996) Shoreline displacement of Lake Ladoga – new data from Kilpolansaari. *Hydrobiologia.* Vol. 322. P. 205–215. <https://doi.org/10.1007/BF00031829>
- Saarnisto M. (2012) Late Holocene land uplift/neotectonics on the island of Valamo (Valaam), Lake Ladoga, NW Russia. *Quat. Int.* Vol. 260. P. 143–152. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.09.005>
- Sapelko T., Kuznetsov D.D., Ludikova A.V. et al. (2020) The development of island lakes of Lake Ladoga during the Late Pleistocene Holocene. *Limnology and Freshwater Biology.* No. 4. P. 470–471. <https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-470>
- Simpson G.L., Oksanen J. (2020) analogue: Analogue and weighted averaging methods for palaeoecology. R Package Version. 0.6–8. <https://cran.r-project.org/package=analogue>
- Tsyganov A.N., Babeshko K.V., Novenko E. Yu. et al. (2017) Quantitative reconstruction of peatland hydrological regime with fossil testate amoebae communities. *Russ. J. Ecol.* Vol. 48. P. 191–198. <https://doi.org/10.1134/S1067413617020084>
- Tsyganov A.N., Malysheva E.A., Zharov A.A. et al. (2019). Distribution of benthic testate amoeba assemblages along a water depth gradient in freshwater lakes of the Meshchera Lowlands, Russia, and utility of the microfossils for inferring past lake water level. *J. of Paleolimnology.* Vol. 62. P. 137–150. <https://doi.org/10.1007/s10933-019-00080-6>
- Vuorela I., Lempiäinen T., Saarnisto M. (2001) Land use pollen record from the Island of Valamo, Russian Karelia. *Ann. Bot. Fenn.* Vol. 38. P. 139–165.
- Virtasalo J.J., Ryabchuk D., Kotilainen A.T. et al. (2014) Middle Holocene to present sedimentary environment in the easternmost Gulf of Finland (Baltic Sea) and the birth of the Neva River. *Mar. Geol.* Vol. 350. P. 84–96. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2014.02.003>
- Zharov A.A., Tchabovsky A.V., Nepliyukhina A.A. et al. (2024) Changes in the composition of subfossil algae and invertebrate assemblages along the depth gradient in dimictic Lake Valdayskoye (Novgorod Area, Russia). *J. of Paleolimnology.* Vol. 72. P. 429–442. <https://doi.org/10.1007/s10933-024-00344-w>

REFERENCES

- Ailio J. (1915) Die geographische Entwicklung des Lado-gasees in Postglaziales Zeit und ihre Beziehung zur steinzeitlichen Besiedelung. *Fennia.* Vol. 38 (3). 157 p.
- Aleksandrovskii A.L., Arslanov Kh.A., Savel'eva L.A. et al. (2009) New data on the Ladoga transgression, the Neva River formation, and agricultural development of North-western Russia. *Doklady Earth Sci.* Vol. 424. No. 1. P. 274–278. <https://doi.org/10.1134/S1028334X09020226>

- Amantov A.V. (2014) Geology of pre-Quaternary formations and tectonics of Lake Ladoga. *Regional'naya geologiya i metallogeniya*. No. 58. P. 22–32 (in Russ).
- Bjerring R., Becares E., Declerck S. et al (2009) Subfossil Cladocera in relation to contemporary environmental variables in 54 Pan-European lakes. *Freshwater Biol.* Vol. 54. Iss. 11, P. 2401–2417.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02252.x>
- Blaauw M. (2010) Methods and code for 'classical' age-modelling of radiocarbon sequences. *Quat. Geochronology*. Vol. 5. Iss. 5. P. 512–518.
<https://doi.org/10.1016/j.quageo.2010.01.002>
- Blaauw M., Christen J.A. (2011) Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process. *Bayesian Anal.* Vol. 6. Iss. 3. P. 457–474.
<https://doi.org/10.1214/11-BA618>
- Bledzki L.A., Rybak J.I. (2016) Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe: Cladocera & Copepoda (Calanoida, Cyclopoida) Key to species identification, with notes on ecology, distribution, methods and introduction to data analysis. Springer Cham.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-29871-9>
- Bobrov A.E., Kuprijanova L.A., Litvinceva M.V., Tarasovich V.F. (1983) Spory paprotnikoobraznykh i pyl'tsa golosemennykh i odnodol'nykh rastenii flory evropeiskoi chasti SSSR (Spores of ferns and pollen of gymnosperms and monocots of the flora of the European part of the USSR). Leningrad: Nauka (Publ.). 208 p (in Russ).
- Delusin I., Donner J. (1995) Additional evidence of the Holocene transgression in Lake Ladoga on the basis of an investigation of the beach deposits on the island of Mantinsaari. *Bull. Geol. Soc. Finl.* Vol. 67. Part II. P. 39–50.
<https://doi.org/10.17741/bgsf/67.2.003>
- Dolukhanov P.M., Subetto D.A., Arslanov Kh.A. et al. (2009) The Baltic Sea and Ladoga Lake transgressions and early human migrations in North-Western Russia. *Quat. Int.* Vol. 203. Iss. 1–2. P. 33–51.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2008.04.021>
- Dombrovskaja F.V. Koreneva M.M., Tjureninov S.N. (1959) Atlas rastitel'nykh ostatkov, vstrechaemykh v torfe (Atlas of plant remains found in peat). Moscow-Leningrad: Gosenergoizdat (Publ.). 90 p (in Russ).
- Elina G.A., Jurkovskaya T.G. (1992) Methods of determining the paleohydrological regime as a basis for objectifying the causes of succession of swamp vegetation. *Botanicheskii zhurnal*. Vol. 77. No. 7. P. 120–123 (in Russ.).
- Gannon J.E. (1971) Two Counting Cells for the Enumeration of Zooplankton Micro-Crustacea. *Trans. Am. Microsc. Soc.* Vol. 90. P. 486–490.
<https://doi.org/10.2307/3225467>
- Gazizova T. Ju., Sapelko T.V. (2020) Substantiation of the importance of macrophyte pollen for paleolimnological reconstructions using the example of the lakes of Lunkulansaari Island in the north-east of Lake Ladoga. *Biosfera*. Vol. 12. No. № 4. P. 231–241 (in Russ).
- Grichuk V.P. (1940) Methodology for processing sedimentary rocks poor in organic residues for pollen analysis. *Problemy fizicheskoi geografii*. No. 8. P. 53–58 (in Russ).
- Grimm E.C. (2004) TGVView, Version 2.0.2. Springfield: Illinois State Museum, Research and Collections Center.
- Hofmann W. (1998). Cladocerans and chironomids as indicators of lake level changes in north temperate lakes. *J. of Paleolimnology*. Vol. 19. P. 55–62.
<https://doi.org/10.1023/A:1007999419765>
- Juggins S. (2017) Package 'rioja': analysis of Quaternary science data, R package version (0.9–15.1).
<https://cran.r-project.org/package=rioja>
- Kats N. Ja., Kats S.V., Skobeeva E.I. (1977) Atlas rastitel'nykh ostatkov v torfakh (Atlas of plant remains in peat). Moscow: Nedra (Publ.). 376 p (in Russ).
- Korovchinskii N.M., Kotov A.A., Boikova O.S., Smirnov N.N. (2021) Vetvistousye rakoobraznye (Crustacea: Cladocera) Severnoi Yevrazii. Tom I (Cladocera (Crustacea: Cladocera) of Northern Eurasia. Volume I.). Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK (Publ.). 481 p (in Russ).
- Koshechkin B.I. (1990) Geomorphology of the coastal zone. In: *Istoriya Ladozhskogo, Onezhskogo, Pskovsko-Chudskogo, Baikala i Khanki (Seriya: Istoriya ozer SSSR)*. Leningrad: Nauka (Publ.). P. 22–26 (in Russ).
- Kuprijanova L.A., Aleshina L.A. (1972) Pyl'tsa i spory rastenii flory Evropeiskoi chasti SSSR. Tom 1 (Pollen and spores of plants of the flora of the European part of the USSR. Volume 1.). Leningrad: Nauka (Publ.). 171 p. (in Russ.).
- Kuprijanova L.A., Aleshina L.A. (1978) Pyl'tsa dvudol'nykh rastenii flory evropeiskoi chasti SSSR (Pollen of dicotyledonous plants of the flora of the European part of the USSR). Leningrad: Nauka (Publ.). 184 p (in Russ).
- Lijva A.A., Sarv A.A., Jekman I.M. (1971) On the history of postglacial (Holocene) development of Ladoga according to new research in the north-eastern Priladozhye. In: *Priroda, beregovye obrazovaniya i istoriya razvitiya vnutrennikh vodoemov i morei Vostochnoi Pribaltiki i Karelii*. Petrozavodsk: Karelia (Publ.). P. 23–26 (in Russ).
- Mazei Yu., Tsyganov A., Bobrovsky M. et al. (2020) Peatland development, vegetation history, climate change and human activity in Valdai Uplands (Central European Russia) during the Holocene: A multi-proxy palaeoecological study. *Diversity*. Vol. 12. Iss. 12. Art. No. 46.
<https://doi.org/10.3390/d12120462>
- Mazei Yu.A., Tsyganov A.N., Bubnova O.A. (2007) Structure of a community of testate amoebae in a Sphagnum dominated bog in upper sura flow (Middle Volga Territory). *Biol. Bulletin*. Vol. 34. P. 382–394.
<https://doi.org/10.1134/S1062359007040115>
- Mazei Ju.A., Tsyganov A.N. (2006) Presnovodnye rakovinnye ameby (Freshwater testate amoebae). Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK (Publ.). 300 p (in Russ).
- Miettinen J., Grönlund E., Simola H., Huttunen P. (2002) Palaeolimnology of Lake Pieni-Kuopalanlampi (Kurkijoki, Karelian Republic, Russia): isolation history, lake ecosystem development and long-term agricultural impact. *J. of Paleolimnology*. Vol. 27. P. 29–44.
<https://doi.org/10.1023/A:1013550811858>

- Nevalainen L., Sarmaja-Korjonen K., Luoto T.P. (2011) Sedimentary Cladocera as indicators of past water-level changes in shallow northern lakes. *Quat. Res.* Vol. 75. Iss. 3. P. 430–437.
<https://doi.org/10.1016/j.yqres.2011.02.007>
- Pastukhova Yu.A., Tsyganov A.N., Sapelko T.V. et al. (2024) Paleoeological reconstruction of water level changes in a cascade of the lakes on Lunkulansaari Island (Lake Ladoga) based on the results of the analysis of Cladocera remains in lake sediments. *Limnology and Freshwater Biology*. Vol. 4 (SI: Paleo2024). P. 574–579.
<https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-4-574>
- R Core Team (2023) R Core Team, 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
<https://www.R-project.org/>
- Reimer P.J., Austin W.E.N., Bard E. et al. (2020) The IntCal20 Northern Hemisphere Radiocarbon Age Calibration Curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon*. Vol. 62. Iss. 4. P. 725–757.
<https://doi.org/10.1017/RDC.2020.41>
- Saarnisto M. (2012) Late Holocene land uplift/neotectonics on the island of Valamo (Valaam), Lake Ladoga, NW Russia. *Quat. Int.* Vol. 260. P. 143–152.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.09.005>
- Saarnisto M., Grönlund T. (1996) Shoreline displacement of Lake Ladoga – new data from Kilpolansaari. *Hydrobiologia*. Vol. 322. P. 205–215.
<https://doi.org/10.1007/BF00031829>
- Sapelko T., Kuznetsov D.D., Ludikova A.V. et al. (2020) The development of island lakes of Lake Ladoga during the Late Pleistocene Holocene. *Limnology and Freshwater Biology*. No. 4. P. 470–471.
<https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-470>
- Sapelko T.V., Gazizova T. Ju., Moiseenko A.D. et al. (2023) Lake Vitalievskoye (Valaam Island) isolation process and vegetation dynamics due to changes in the level of the Lake Ladoga during the Late Holocene. *Geomorfologiya i Paleogeografiya*. Vol. 54. No. 4. P. 72–89 (in Russ).
<https://doi.org/10.31857/S2949178923040126>
- Sapelko T.V., Gusentsova T.M., Kulkova M.A. et al. (2019) Ladoga Transgression and Landscapes of the Holocene Second half in the Southern Ladoga area (according to the Study of the archaeological Site Podolje-1). *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*. No. 5. P. 78–95.
<https://doi.org/10.31857/S2587-55662019578-95>
- Sapelko T.V., Korneenkova N. Ju. (2017) Reconstruction of the history of island lakes based on palynological and botanical analyses. In: *Aktual'nye problemy sovremennoi palinologii: Materialy XIV Vserossiiskoi palinologicheskoi konferentsii*. Moscow: Geograficheskii fakul'tet MGU (Publ.). P. 311–315 (in Russ).
- Sapelko T.V., Kuznetsov D.D., Korneenkova N. Ju. et al. (2014) Palaeolimnology of inland lakes of Putsaari Island (Lake Ladoga). *Proceedings of the Russian Geographical Society*. Vol. 146. No. 3. P. 29–40.
- Sapelko T.V., Terehov A.V., Amantov A.V. (2018) Ladoga transgression: reconstruction of the final stage and subsequent recession in the northern part of the lake. *Regional'naya geologiya i metallogeniya*. No. 75. P. 23–34 (in Russ).
- Simpson G.L., Oksanen J. (2020) analogue: Analogue and weighted averaging methods for pal-aeoecology. R Package Version. 0.6–8. <https://cran.r-project.org/package=analogue>
- Smirnov N.N. (2010) Istoricheskaya ekologiya presnovodnykh zootsenozov (Historical ecology of freshwater zoocenoses). Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK (Publ.). 225 p (in Russ).
- Stepanova A.B., Vojakina E. Ju., Zueva N.V. et al. (2021) Water system of the Valaam archipelago. Small forest lakes. In: *Sovremennoe sostoyanie i problemy antropogennoi transformatsii ekosistemy Ladozhskogo ozero v usloviyakh izmenyayushchegosya klimata*. Sankt-Peterburg: INOZ RAN – SPb FIC RAN (Publ.). P. 477–485 (in Russ).
- Subetto D.A. (2009) Donnye otlozheniya ozer: paleolimnologicheskie rekonstruktsii (Bottom sediments of lakes: paleolimnological reconstructions). Sankt-Peterburg: RGPU im. A.I. Gertsena (Publ.). 344 p (in Russ).
- Tjuremnov S.N. (1976) Torfyanye mestorozhdeniya (Peat deposits). Moscow: Nedra (Publ.). 488 p (in Russ).
- Tsyganov A.N., Babeshko K.V., Mazei Y.A. (2016) A Guide to Testate Amoebae with the Keys to Genera. Penza: PSU Press. 132 p.
- Tsyganov A.N., Babeshko K.V., Novenko E. Yu. et al. (2017) Quantitative reconstruction of peatland hydrological regime with fossil testate amoebae communities. *Russ. J. Ecol.* Vol. 48. P. 191–198.
<https://doi.org/10.1134/S1067413617020084>
- Tsyganov A.N., Malysheva E.A., Zharov A.A. et al. (2019). Distribution of benthic testate amoeba assemblages along a water depth gradient in freshwater lakes of the Meshchera Lowlands, Russia, and utility of the microfossils for inferring past lake water level. *J. of Paleolimnology*. Vol. 62. P. 137–150.
<https://doi.org/10.1007/s10933-019-00080-6>
- Virtasalo J.J., Ryabchuk D., Kotilainen A.T. et al. (2014) Middle Holocene to present sedimentary environment in the easternmost Gulfof Finland (Baltic Sea) and the birth of the Neva River. *Mar. Geol.* Vol. 350. P. 84–96.
<https://doi.org/10.1016/j.margeo.2014.02.003>
- Vuorela I., Lempiäinen T., Saarnisto M. (2001) Land use pollen record from the Island of Valamo, Russian Karelia. *Ann. Bot. Fenn.* Vol. 38. P. 139–165.
- Zharov A.A., Tchabovsky A.V., Neplyukhina A.A. et al. (2024) Changes in the composition of subfossil algae and invertebrate assemblages along the depth gradient in dimictic Lake Valdayskoye (Novgorod Area, Russia). *J. of Paleolimnology*. Vol. 72. P. 429–442.
<https://doi.org/10.1007/s10933-024-00344-w>