
**ВОДНАЯ ФЛОРА
И ФАУНА**

УДК 574.5

**ДИАТОМОВЫЕ КОМПЛЕКСЫ ИЗ СЕДИМЕНТАЦИОННЫХ ЛОВУШЕК
В ОНЕЖСКОМ ОЗЕРЕ**

© 2023 г. А. В. Лудикова*

^aИнститут озераедения Российской академии наук – Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: ellerbeckia@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.05.2022 г.

После доработки 10.11.2022 г.

Принята к публикации 14.11.2022 г.

Впервые исследованы состав и структура диатомовых комплексов из седиментационных ловушек, установленных в разных частях акватории Онежского озера. Обнаружен 171 вид и внутривидовой таксон диатомовых водорослей из 59 родов. Преобладанию планктонных диатомей способствуют большие глубины водоема при незначительной площади литорали. Доминируют *Aulacoseira islandica* и *A. subarctica*, в массе развивающиеся весеннем фитопланктоне Онежского озера. В заливах, подверженных антропогенному воздействию, отмечена высокая численность *Aulacoseira ambigua*. Численности субдоминантов на отдельных станциях достигают *Lindavia radiosa* и *Pantocsekiella tripartita*, менее многочисленны *P. schumannii*, *Stephanodiscus neoastraea* и *Stephanodiscus* sp. В пробах из заливов, характеризующихся наибольшими площадями зарастания макрофитами, отмечено повышенное содержание перифитонной *Tabellaria fenestrata*. Для изученных станций характерно преобладание видов-нейтрофилов, олиго-мезотрофных и олиго-эвтрофных диатомей. Доминирование двух-трех таксонов в составе диатомовых комплексов обуславливает низкие значения индекса флористического разнообразия. Более разнообразный состав диатомовых комплексов характерен для относительно изолированных от основной акватории заливов. Рассчитано количественное содержание створок диатомовых и цист золотистых водорослей в осадочном материале седиментационных ловушек.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, седиментационные ловушки, Онежское озеро

DOI: 10.31857/S0320965223030142, **EDN:** PNDJJG

ВВЕДЕНИЕ

Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) вносят значительный вклад в сообщества фитопланктона и фитобентоса континентальных водоемов умеренных широт (Давыдова, 1985; The Diatoms..., 2010). В Онежском озере, втором по величине озере Европы, диатомовые водоросли доминируют в течение всего сезона вегетации, почти целиком (в среднем 75–96%) определяя биомассу фитопланктона (Чекрыжева, 2015). При этом неоднородность термических и гидродинамических условий обуславливает пространственные и сезонные различия состава диатомового планктона. В свою очередь, большое разнообразие бентосных местообитаний обеспечивает высокое видовое разнообразие перифитонных и донных диатомей.

Начало изучению диатомовых водорослей Онежского озера было положено в первой трети

XX в. (Вислоух, Кольбе, 1927). Масштабные исследования планктонных и бентосных сообществ этого водоема, включая диатомовые водоросли, проведены в 1970-х гг. (Петрова, 1971, 1975; Рычкова, 1971, 1975). Также исследованы танатоценозы диатомовых водорослей Онежского озера. Получены сведения о “современном” (к началу 1970-х гг.) систематическом составе диатомовых водорослей из поверхностного слоя донных осадков, их экологической и фитогеографической характеристике (Давыдова, 1971, 1975). Изменения состава диатомовых комплексов в колонках донных отложений позволили проследить развитие диатомовой флоры Онежского озера на протяжении последних 10 тыс. лет (Давыдова, 1976), включая ее недавние изменения под воздействием антропогенного фактора (Давыдова, 1985; Davydova et al., 1993). Ряд исследований посвящен современному составу фитопланктонных сообществ Онежского озера, включая диатомовые водоросли (Чекрыжева, 2008, 2012, 2015), и их изменениям в результате антропогенного эвтрофирования

Сокращения: ИФР – индекс флористического разнообразия, СЛ – седиментационные ловушки.

Таблица 1. Характеристика станций пробоотбора и диатомовых комплексов

Район озера	Станция	Глубина, м	Число створок в пробе	Число видов в пробе	ИФР	Концентрация, млн экз./г сухого осадка	
						створок диатомовых водорослей	цист золотистых водорослей
Южное Онего	19–08	29	526	40	0.08	101.68	5.80
Петрозаводская губа	19–10	29	602	46	0.08	115.02	5.54
	19–11	27	575	47	0.08	88.86	2.94
Кондопожская губа	19–04	77	608	45	0.07	171.02	4.50
	19–02	34	572	31	0.05	117.18	2.87
	19–03	12	556	30	0.05	107.91	4.08
Залив Большое Онего	19–15	90	564	44	0.08	125.42	8.67
Лижемская губа	19–06	65	571	44	0.08	259.13	7.71
Уницкая губа	19–07	30	568	67	0.12	171.54	15.40
Залив Малое Онего	19–25	39	532	54	0.10	74.26	5.86
Заонежский залив	19–19	20	582	58	0.10	124.84	8.37
Повенецкий залив	19–17	96	627	81	0.13	111.79	20.33

(Вислянская, 1999; Тимакова и др., 2014). Результаты многолетних исследований структуры створок диатомовых водорослей Онежского озера с использованием электронной микроскопии отражены в монографии “Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии” (Генкал и др., 2015).

Цель работы – изучить современный состав и структуру диатомовых комплексов Онежского озера на основе материала из СЛ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Онежское озеро – крупный холодноводный и глубоководный димиктический водоем, второе по величине, после Ладожского, пресноводное озеро Европы. Площадь водной поверхности озера 9720 км², максимальная глубина 120 м, средняя – 30 м, объем водной массы 295 м³, общая минерализация 39–46 мг/л. Средняя концентрация биогенных элементов варьирует в пределах: P 10–14 мг/л, N 0.52–0.65 мг/л, Si 0.3–0.5 мг/л. Современное состояние экосистемы Онежского озера определяют природно-климатические и антропогенные факторы. В настоящее время озеро в целом характеризуется как олиготрофное, низкопродуктивное. Однако отдельные заливы (Петрозаводская и Кондопожская губы) подвержены антропогенному эвтрофированию (Онежское..., 2010).

Для сбора взвешенного вещества, оседающего на дно, использовали седиментационные ловушки УСЛ-100 (Страховенко и др. 2022), установленные в аккумуляционных зонах основных районов озера на глубине 1 м от поверхности дна. Время экспозиции – 1 год (сентябрь 2018 г.–сентябрь 2019 г.).

В работе использовали материал, собранный на 12 станциях, расположенных преимущественно в заливах и различающихся по характеру сообщения с основной акваторией, гидродинамическому, гидрохимическому режимам, степени освоенности побережий и антропогенного воздействия (рис. 1, табл. 1). Пробоподготовку для диатомового анализа проводили по стандартной методике с применением 30% H₂O₂ (Давыдова, 1985). Для идентификации диатомей использовали определители (Krammer, Lange-Bertalot, 1986–1991), номенклатуру приводили в соответствие с электронной базой данных “Algae-Base” (Guiry M.D., Guiry G.M., 2022). В каждом образце подсчитывали ≥500 створок. Виды с процентным содержанием створок <1% относили к единичным, 1–5% – к обычным, 5–10% – к субдоминантам, >10% – к доминантам (Давыдова, 1985). Параллельно со створками диатомей подсчитывали цисты золотистых водорослей без определения видовой принадлежности, которое в световом микроскопе весьма затруднительно. Концентрацию створок диатомовых и цист золотистых водорослей в сухом осадке рассчитывали по формуле Н.Н. Давыдовой (Давыдова, 1985). ИФР вычисляли через отношение числа видов, идентифицированных в пробе, к общему количеству створок, подсчитанных в этой пробе (Venipion, 1995). Выделены экологические группировки видов по местообитанию, отношению к pH среды и трофности (Давыдова, 1985; Van Dam et al., 1994). Построение диаграмм выполнено в программе C2 version 1.5 (Juggins, 2007).

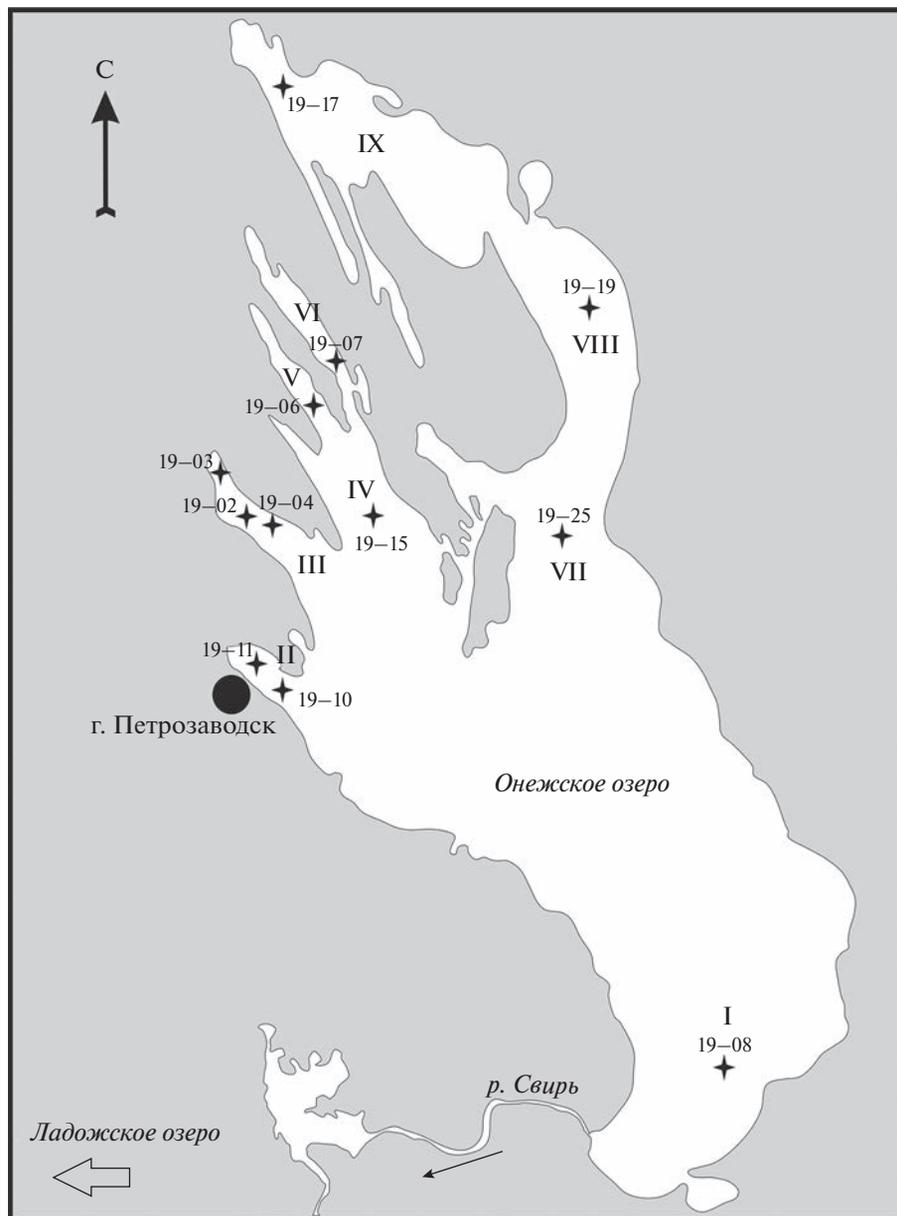


Рис. 1. Схема расположения седиментационных ловушек в Онежском озере. Здесь и на рис. 2 и 3 районы озера: I – Южное Онего, II – Петрозаводская губа, III – Кондопожская губа, IV – залив Большое Онего, V – Лижемская губа, VI – Уницкая губа, VII – залив Малое Онего, VIII – Заонежский залив, IX – Повенецкий залив. Арабскими цифрами даны номера станций.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В пробах из 12 СЛ обнаружен 171 таксон рангом ниже рода (включая таксоны, не определенные достоверно (cf. и sp.)) из 59 родов (доп. мат. табл. S1). Хотя планктонные диатомеи таксономически менее разнообразны, чем бентосные (33 вида и внутривидовых таксонов против 138), количественно они преобладают на всех 12 станциях (62–92%) (рис. 2). Их минимальное содержание отмечено в глубоководной части Повенецкого залива (ст. 19–17), максимальное – в Кондо-

пожской губе (станции от 19–02 до 19–04). В основном это центрические диатомеи, из которых наибольшей численности достигают представители рода *Aulacoseira*, в первую очередь *A. islandica* (15–44%) и *A. subarctica* (13–41%), доминирующие в составе диатомовых комплексов на всех станциях (рис. 1). В зал. Большое Онего (ст. 19–15) и Лижемской губе (ст. 19–06) *A. subarctica* заметно превосходит по численности *A. islandica*. В Кондопожской губе в доминирующий комплекс входит также *A. ambigua* (23–31%). В Петрозаводской губе она присутствует среди субдоми-

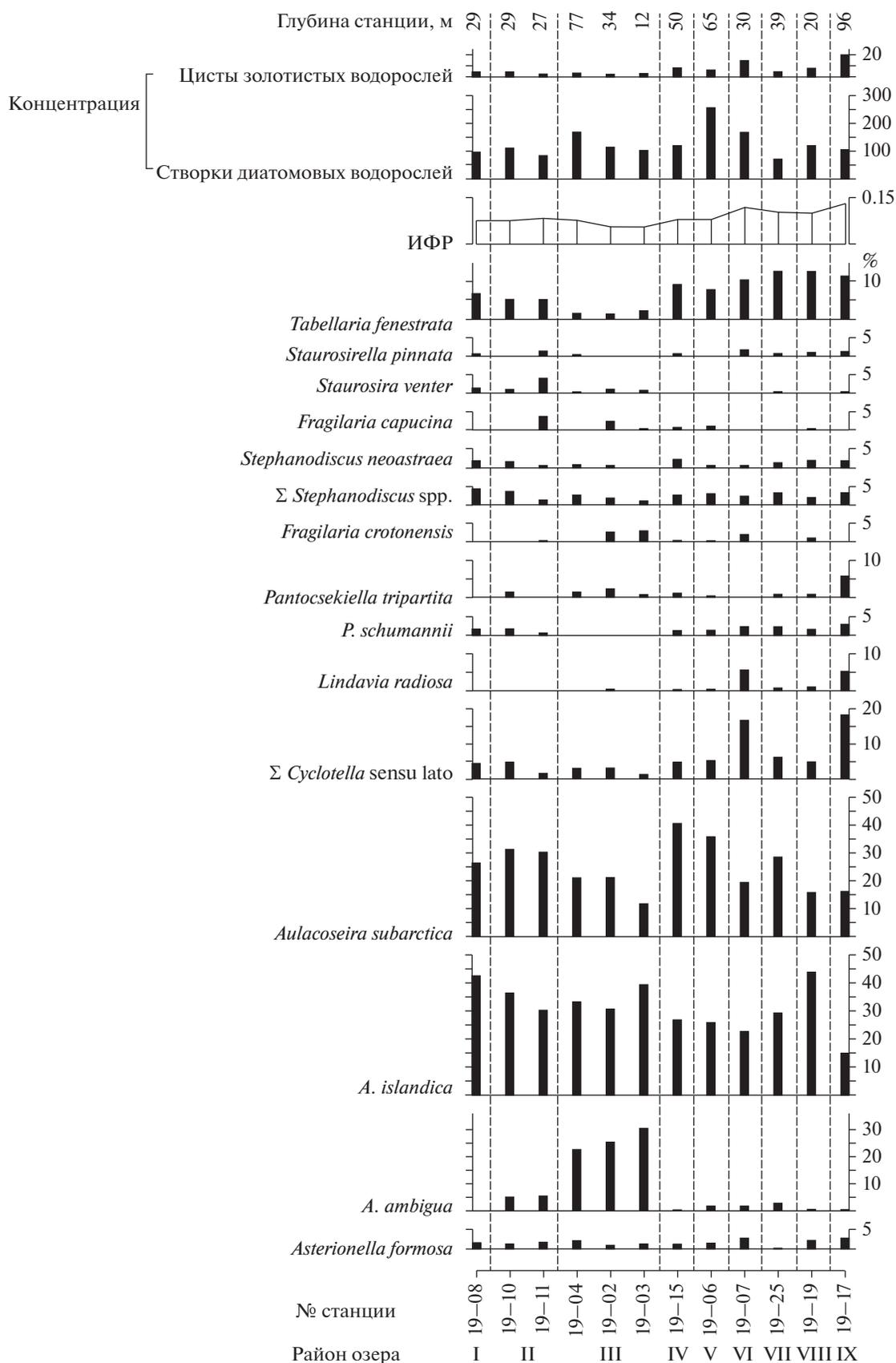


Рис. 2. Относительное содержание (%) основных видов диатомей, ИФР, концентрация створок диатомовых и цист золотистых водорослей (млн экз./г сухого осадка) в пробах из СЛ в Онежском озере.

нантов (5–6%), на остальных станциях отмечается с численностью “обычных” или “единичных” видов. На большинстве станций на долю этих трех представителей рода *Aulacoseira* приходится от 33% (Повенецкий залив) до 83% (Кондопожская губа) общей суммы диатомей. Другие виды *Aulacoseira* отмечены единично.

Во всех изученных пробах среди “обычных” видов встречаются центрические *Stephanodiscus neoastraea* (<3%) и *Stephanodiscus* sp. (<2%). В большинстве проб единично отмечены *S. minutulus* и *S. hantzschii*. Повсеместно присутствуют представители рода *Cyclotella* sensu lato (рис. 2), максимальное суммарное содержание которых зарегистрировано в пробах из Уницкой губы (ст. 19–07) и Повенецкого залива (ст. 19–17) – 17 и 19% соответственно. Из них наиболее многочисленны *Lindavia radiosa* (до 6%), *Pantocsekiella tripartita* (до 6%), *Cyclotella* cf. *iris* (до 4.5%) и *Pantocsekiella schumannii* (<3.5%).

Пеннатные планктонные диатомей *Asterionella formosa* и *Fragilaria crotonensis* достигают численности обычных видов (1–3.5%) на 11-ти и четырех станциях соответственно (рис. 2). *Diatoma tenuis* присутствует в пробах семи станций, в основном с численностью <1%.

На долю бентосных диатомей приходится 8–39% общего числа створок (рис. 3). Наиболее многочисленны виды, обитающие в перифитоне, на долю донных диатомей приходится лишь 0.4–6%. Минимальное содержание бентосных диатомей (8–11.5%) отмечено в пробах из Кондопожской губы, максимальное (25–39%) – в заливах Большое и Малое Онего, Лижемской губе, Заонежском и Повенецком заливах. Наиболее характерный вид – *Tabellaria fenestrata*, присутствующая в статистически значимых количествах (>1%) на всех станциях (рис. 2). В Кондопожской губе ее численность минимальна (1.5–2.5%), на остальных станциях она выступает субдоминантом или содоминантом (Уницкая губа, Малое Онего, Заонежский и Повенецкий заливы). На 9 станциях отмечен *Achnantheidium minutissimum* с численностью 1–4%. На 10 станциях среди “единичных” и “обычных” видов присутствуют *Fragilaria capucina*, *Staurosira venter* и *Staurosirella pinnata*. Обитатели донного субстрата – представители родов *Diploneis*, *Navicula* sensu lato, *Nitzschia*, *Pinnularia*, отмечены в составе диатомовых комплексов единично.

По отношению к активной реакции среды преобладают нейтрофилы (58–84%), предпочитающие водоемы с pH ~ 7 (рис. 3). Из них наиболее многочисленны планктонные *Aulacoseira islandica*, *A. subarctica* и бентосная *Tabellaria fenestrata*. Вторая по численности группа – алкалифилы (6–39%), предпочитающие pH > 7. Высокое содержание алкалифилов достигается преимуще-

ственно за счет планктонных *Aulacoseira ambigua* и *Lindavia radiosa*. Доли ацидофилов и алкалибионтов незначительны (<2 и <5% соответственно).

По отношению к трофности наиболее многочисленны олиго-мезотрофные (16–53%) и олиго-эвтрофные (21–47%) диатомей (рис. 3). Наиболее характерные представители первой группы – *Aulacoseira subarctica* и *Tabellaria fenestrata*, в меньшей степени *Pantocsekiella schumannii*. Основной вклад в состав второй группы вносит *Aulacoseira islandica*. На отдельных станциях в число “обычных” видов входят также олиго-эвтрофные *Achnantheidium minutissimum* и *Staurosirella pinnata*, остальные представители этой группы отмечены единично. Эвтрофные диатомей на большинстве станций сравнительно немногочисленны (5–14%), однако, в Кондопожской губе, их доля достигает 27–32% за счет высокого содержания *Aulacoseira ambigua*. Олиготрофные, мезотрофные и мезо-эвтрофные виды менее характерны для диатомовых комплексов Онежского озера (максимальная суммарная численность – 9, 7 и 7.5% соответственно). На долю гиперэвтрофных диатомей в основном приходится <1% общего числа створок.

Количество видов, определенных в изученных пробах варьирует от 30 (Кондопожская губа, ст. 19–03) до 81 (Повенецкий залив, ст. 19–17) (табл. 1). Для большинства станций характерны низкие значения ИФР (0.05–0.08). Наибольшие значения ИФР (0.10–0.13) получены для станций, расположенных в изолированных от основной акватории заливах (Повенецкий, Уницкая губа), и для заливов Заонежского и Малое Онего (рис. 2).

На 10 из 12 станций концентрации створок диатомей превышают 100 млн экз./г сухого осадка (рис. 2). Наибольшее значение (259 млн экз.) зарегистрировано в Лижемской губе (ст. 19–06), наименьшие – 89 и 74 млн соответственно, в Петрозаводской губе (ст. 19–11) и зал. Малое Онего (ст. 19–25). Концентрации цист хризифитов варьируют от 2.9 до 20.3 млн цист/г сухого осадка. Минимальные их значения отмечены на отдельных станциях Петрозаводской (ст. 19–11) и Кондопожской (ст. 19–02) губ, более высокие – в Лижемской губе, заливах Большое Онего и Заонежском, максимальные – в Уницкой губе (ст. 19–07) и Повенецком заливе (ст. 19–17).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Диатомовые комплексы из СЛ представляют интегрированную пространственно-временную характеристику диатомовой флоры водоема или отдельных его районов за период экспозиции. Увеличение продолжительности времени экспозиции способствует сглаживанию и усреднению сезонных различий и эффектов от краткосрочных

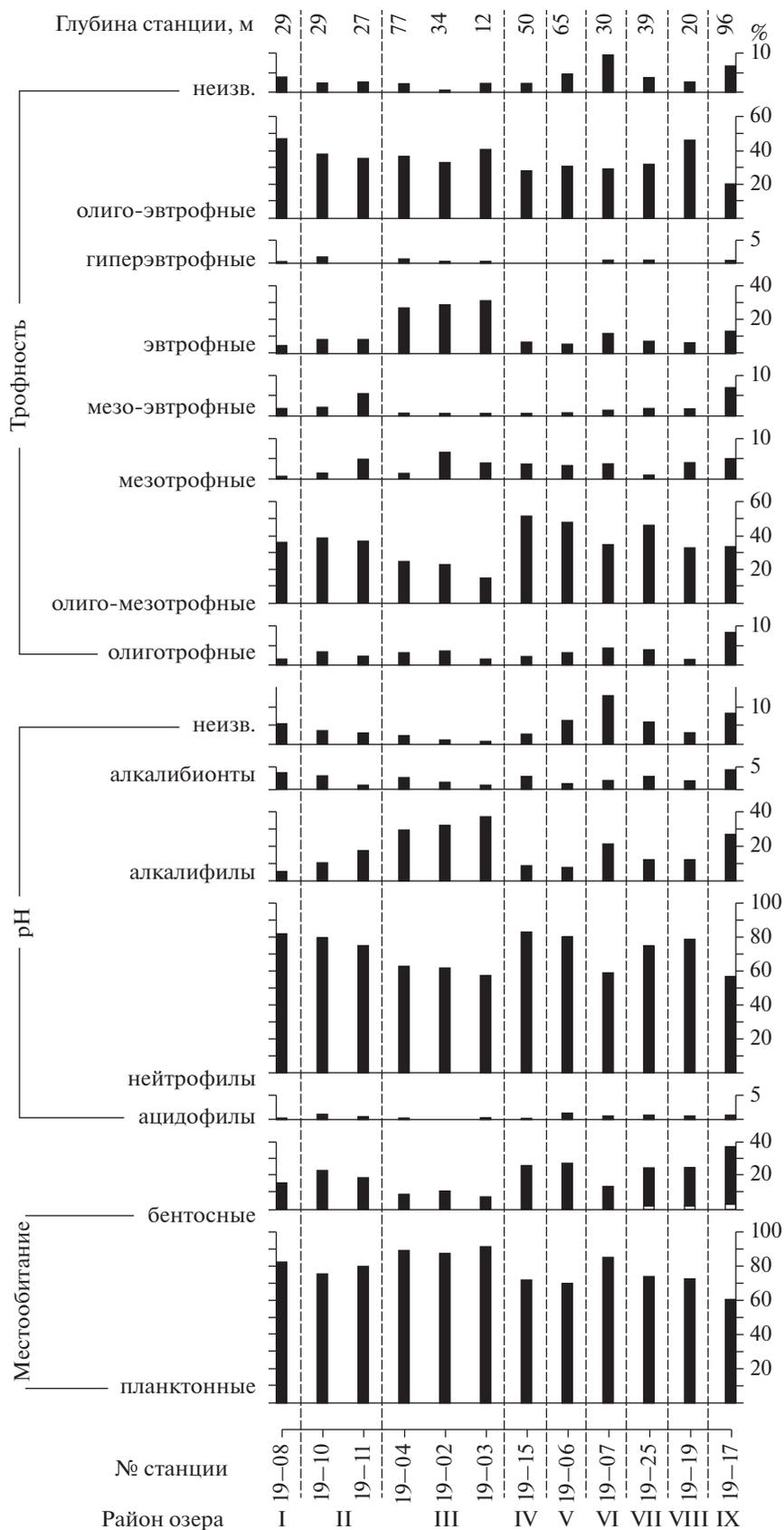


Рис. 3. Относительное содержание (%) представителей различных экологических групп в пробах из СЛ в Онежском озере.

или “точечных” внешних воздействий. Помимо доминирующих таксонов, диатомовые комплексы из СЛ включают также виды менее многочисленные или имеющие ограниченное распространение.

В пробах из СЛ обнаружен 171 таксон рангом ниже рода. Однако в пробах из поверхностного слоя донных отложений определено 434 вида и внутривидовых таксона диатомей (Давыдова, 1985). Такие различия, очевидно, обусловлены разным территориальным охватом исследований: пробы наилка (жидкого неконсолидированного осадка) были собраны со 138 станций по всей площади Онежского озера (Давыдова, 1985), тогда как в настоящей работе изучен материал лишь 12 станций, расположенных преимущественно в его северной части (рис. 1). Кроме того, в результате различия скоростей осадконакопления в разных частях онежской котловины, временной интервал, охватываемый пробами из поверхностного слоя донных отложений, может в несколько раз превышать время экспонирования СЛ.

Преобладание планктонных диатомей во всех изученных пробах отражает вклад данной экологической группы в состав живых сообществ диатомовых водорослей Онежского озера. Массовому развитию планктонных водорослей здесь благоприятствуют большие глубины водоема при незначительной площади литорали (Онежское..., 2010).

Во всех изученных пробах в доминирующий комплекс входят представители рода *Aulacoseira*. Это соответствует их роли в составе весеннего фитопланктона Онежского озера, где на их долю приходится до 98% общей биомассы (Теканова, Сярки, 2015). Из наиболее многочисленных видов, встреченных в пробах из СЛ – *A. islandica*, массовый вид весенне-осеннего комплекса онежского фитопланктона (Чекрыжева, 2012). Холодолюбивая природа этого вида и адаптация к широкому диапазону трофических условий дают ему конкурентные преимущества, благодаря которым его массовое развитие начинается еще в период ледостава (Петрова, 1971). Этот вид доминирует также в весенне-осеннем фитопланктоне Ладожского озера (Петрова, 1968, 1990).

Второй доминант диатомовых комплексов из СЛ – *A. subarctica*, в отдельных случаях превосходящая по численности *A. islandica*. На долю этих двух видов приходится в среднем >50% общей суммы диатомей в пробах из СЛ. Ранее в составе планктонных сообществ и диатомовых комплексов из донных отложений Онежского озера среди наиболее многочисленных диатомей, помимо *A. islandica* и *A. subarctica* (ранее *A. italica* ssp. *subarctica*), указывали также *Aulacoseira (distans* var.) *alpigena* и *A. italica* (Давыдова, 1971, 1976, 1985; Петрова, 1971, 1990; Вислянская, 1999; Чекрыже-

ва, 2012, 2015; Теканова, Сярки, 2015). Эти же виды упоминались среди доминирующих таксонов диатомового планктона и танатоценозов Ладожского озера (Петрова, 1968; Давыдова, 1968, 1985). Однако результаты изучения проб из СЛ в Онежском озере и поверхностного слоя донных отложений Ладожского озера (Ludikova, 2021) показали, что численность *A. alpigena* в осадочном материале редко превышает 1%, а *A. italica* полностью отсутствует. Применение электронной микроскопии также не выявило представителей указанных видов в составе живых водорослевых сообществ Онежского и Ладожского озер (Генкал, Трифонова, 2009; Генкал и др., 2015). Исследования колоннок донных отложений Ладожского и Онежского озер (Лудикова, Кузнецов, 2021 и неопубликованные данные автора) показали, что в прошлом данные таксоны также не были характерны для диатомовой флоры этих водоемов. Отмеченное противоречие с результатами предыдущих исследований объясняется высокой морфологической изменчивостью *Aulacoseira subarctica* (Gibson et al., 2003). Из-за этого ее морфотипы, различающиеся соотношением диаметра и высоты створки, ранее определяли как три разных таксона: *Aulacoseira (distans* var.) *alpigena*, *A. italica* и *A. italica* ssp. *subarctica* (= *A. subarctica*) (Генкал, 1996). Таким образом, второй массовый вид диатомового планктона в Онежском озере – именно *A. subarctica*.

В изученных пробах из СЛ наиболее высокое содержание *A. subarctica* отмечено в Петрозаводской и Лижемской губах и зал. Большое Онего. Этот вид широко распространен в олиго-мезотрофных водоемах умеренных и субарктических широт северного полушария (Gibson et al., 2003). При повышении трофности ее, как правило, вытесняют другие виды *Aulacoseira*, более адаптированные к таким условиям – *A. islandica*, *A. granulata* или *A. ambigua* (Lund, 1954). По-видимому, это произошло в ходе антропогенного эвтрофирования в Кондопожской губе. В настоящее время эвтрофная *A. ambigua* заметно превосходит здесь *A. subarctica* по численности, в особенности в кутовой части залива, характеризующейся наиболее высокой фосфорной нагрузкой (Онежское..., 2010). Следствием антропогенного эвтрофирования является также присутствие *A. ambigua* в качестве субдоминанта диатомовых комплексов Петрозаводской губы, находящейся под влиянием сточных вод Петрозаводского промышленного узла (Онежское..., 2010). Таким образом, высокая численность этого вида в пробах из наиболее подверженных антропогенному воздействию заливов соответствует их высокому трофическому статусу.

По данным (Чекрыжева, 2012), в Петрозаводской и Кондопожской губах в составе фитопланктона отмечали повышенное содержание *Diatoma*

tenuis и *Fragilaria crotonensis*, массовому развитию которых также способствует антропогенное эвтрофирование. Однако во всех изученных пробах из СЛ эти виды весьма малочисленны, их доля в диатомовых комплексах редко превышает 2.5–3%. Также низка в пробах из СЛ доля *Asterionella formosa*, массового вида поздневесеннего и летнего фитопланктона Онежского озера. Это связано с плохой сохранностью тонких, легко разрушающихся створок этих диатомей. Кроме того, стратификация водной толщи, существующая в период массового развития *A. formosa*, а также хорошая плавучесть ее колоний замедляют погружение створок на дно. В результате растворение створок начинается еще в воде (Давыдова, 1971). Таким образом, низкое содержание створок этих видов в осадочном материале, по-видимому, не отражает их истинной роли в составе фитопланктонных сообществ.

По данным изучения диатомовых комплексов поверхностного слоя донных отложений (Давыдова, 1971), виды *Cyclotella sensu lato* и *Stephanodiscus* spp. к началу 1970-х гг. были широко распространены, но, как правило, не входили в число массовых видов. Та же ситуация характерна для диатомовых комплексов из СЛ. Максимальная суммарная численность *Cyclotella sensu lato* характерна для Повенецкого залива, где ранее в поверхностном слое донных осадков фиксировали наибольшее содержание и видовое разнообразие этих диатомей (Давыдова, 1971).

Также отмечено возрастание роли *Cyclotella sensu lato* и *Stephanodiscus* spp. в танатоценозах по сравнению с живыми фитопланктонными сообществами Онежского озера. Это позволило предположить, что, не будучи массовыми видами, они, тем не менее, вегетируют в течение довольно продолжительного времени (Давыдова, 1971).

В составе диатомей бентоса в изученных пробах преобладает перифитонная *Tabellaria fenestrata*, один из самых многочисленных видов в сообществах диатомей-обрастателей Онежского озера (Рычкова, 1971, 1975). Она также считается характерным компонентом летнего и осеннего фитопланктона вследствие разноразмерности ее лентовидных колоний по акватории озера из мелководных районов, где она обитает в сообществах макрофитов (Петрова, 1971). Наиболее высокое содержание обрастателей (>20%) характерно для проб из Лижемской и Уницкой губ, заливов Малое Онего, Заонежского и Повенецкого (рис. 1). Для данных районов характерны также наибольшие площади зарастания макрофитами (Онежское..., 2010).

Следует отметить, что максимальная численность обрастателей и донных диатомей (33 и 6% соответственно) зарегистрирована на самой глубоководной станции (96 м) – в вершинной части Повенецкого залива. Очевидно, массовому развитию бентосных диатомей на мелководьях благоприятствует здесь высокая прозрачность водной толщи (Онежское..., 2010). Вследствие разноразмерности придонными течениями их створки в дальнейшем аккумулируются в наиболее глубоководной части залива.

Минимальное содержание бентосных диатомей, отмечаемое в Кондопожской губе, особенно в ее мелководной (12 м) кутовой части, по-видимому, отражает состояние экосистемы залива, характеризующееся угнетением бентосных сообществ в результате антропогенного загрязнения (Тимакова и др., 2014). Кроме того, воды в верховьях Кондопожской губы имеют низкую прозрачность (Онежское..., 2010), что создает дополнительные неблагоприятные условия для развития бентосных диатомей.

Преобладание видов-нейтрофилов в пробах из СЛ связано с рН воды Онежского озера, которая в течение вегетационного периода меняется в диапазоне 7.1–7.8 (Онежское..., 2010). Наибольшая доля диатомей-алкалифилов, массово развивающихся при рН > 7, зарегистрирована в пробах из Кондопожской губы за счет высокой численности *A. ambigua*. На остальных станциях их содержание распределено неравномерно. Низкое содержание ацидофилов и алкалибионтов объясняется ограниченностью местообитаний с соответствующими условиями среды. Следует отметить, что к ацидофилам, предпочитающим рН < 7, иногда относят *Aulacoseira subarctica* (Van Dam et al., 1994). Однако в Онежском и Ладожском озерах, характеризующихся в среднем нейтральной реакцией среды, она является одним из массовых видов фитопланктона, что позволяет отнести ее к нейтрофилам. Так, в Ладожском озере пик численности *A. subarctica* в весеннем фитопланктоне соответствует значениям рН 7.3–7.7 (Ладожское..., 2015).

Доминирование олиго-мезотрофных и олиго-эвтрофных диатомей обусловлено высоким содержанием *A. subarctica* и *A. islandica*, наиболее многочисленных представителей этих экологических групп. Их массовое развитие приурочено к стадии биологической весны, когда за счет активного перемешивания водных масс происходит обогащение водной толщи биогенными элементами из придонных слоев (Петрова, 1971). Высокое суммарное содержание эвтрофных диатомей в Кондопожской губе обусловлено доминирующей

щей ролью планктонной *A. ambigua* и отражает экологическое состояние этого залива.

Низкие значения ИФР характеризуют структуру диатомовых комплексов, в которых доминируют два-три таксона, в несколько раз превосходящие по численности остальные виды. К таким таксонам отнесены планктонные *A. islandica* и *A. subarctica*, на станциях Кондопожской губы к ним присоединяется *A. ambigua*. Возрастание значений ИФР отмечено в Уницкой губе, отделенной от основной акватории мелководным порогом, и Повенецком заливе, почти изолированном от основной водной массы озера. Очевидно, формированию здесь более разнообразных по составу диатомовых комплексов способствуют затрудненное сообщение этих заливов с основной акваторией и локальные условия среды.

Концентрации створок диатомовых и цист золотистых водорослей в осадочном материале определяются такими факторами, как их количественное развитие в озере (или в данном районе озера), эффективность транспортировки в осадок, растворение в водной толще или осадочном материале и скорость осадконакопления (Давыдова, 1971; Battarbee et al., 2001).

В Онежском озере диатомовые водоросли преобладают в планктоне в течение всего периода вегетации (Петрова, 1971; Чекрыжева, 2012). Динамические процессы (плотностные и ветровые течения) способствуют разносу живых и отмерших клеток по акватории и распределению их в осадочном материале. При этом тонкие створки некоторых видов начинают растворяться уже в водной толще (Давыдова, 1971).

В изученных пробах из СЛ концентрации створок диатомей распределены неравномерно. Для Петрозаводской и Кондопожской губ можно предположить существование зависимости абсолютного содержания створок от глубины станции, поскольку с уменьшением последней уменьшаются и их количество (рис. 2). Однако в целом для изученных проб эта связь не прослеживается. Например, сопоставимые значения содержания створок в материале СЛ (108 и 112 млн в 1 г сухого осадка (рис. 2) отмечены на самой мелководной станции (№ 19–03) в Кондопожской губе и на самой глубоководной станции (№ 19–17) в Повенецком заливе. Также на станциях с одинаковыми глубинами (29 м в открытом Южном Онего и 30 м в изолированной Уницкой губе) концентрации заметно различаются (102 и 171 млн соответственно). Существенные различия в содержании створок на близких глубинах отмечены ранее в поверхностном слое донных отложений (Давыдо-

ва, 1971). Вероятно, помимо глубины станции, различия в значениях концентраций створок могут быть обусловлены ее близостью или удаленностью от берега, а также гидродинамическими условиями данного района озера.

Золотистые водоросли (Chrysophyta) в Онежском озере представлены семью семействами, наибольшее число видов принадлежит родам *Dinobryon* и *Mallomonas* (Чекрыжева, 2012). В отличие от диатомовых, массово развивающихся в фитопланктоне Онежского озера в течение всего периода вегетации, начиная с ранней весны, золотистые водоросли входят в летний фитопланктонный комплекс (Петрова, 1971). Формирование цист зачастую происходит в результате изменений химических или физических параметров водной среды, однако, факторы, способствующие инцистированию у золотистых водорослей, исследованы недостаточно. Представители рода *Dinobryon* и некоторые виды *Mallomonas* образуют цисты после максимума развития и в конце вегетационного периода, тогда как у некоторых других родов цисты встречаются в течение всего периода вегетации (Волошко, 2016).

Содержание цист золотистых водорослей, как и содержание створок диатомей, в осадочном материале СЛ не демонстрирует связи с глубиной станции. Их наибольшие значения отмечены в Уницкой и Лижемской губах, заливах Большое Онего и Повенецком. По данным гидробиологических исследований, для этих районов характерно интенсивное развитие золотистых водорослей рода *Dinobryon*, вносящих существенный вклад в биомассу мелкоразмерного литорального фитопланктона (Чекрыжева, 2008). По-видимому, высокое содержание цист в осадочном материале отражает здесь высокую продуктивность живых сообществ золотистых водорослей. Кроме того, значения концентраций цист в осадках, как и створок диатомовых водорослей, вероятно, во многом определяются местоположением станции и гидродинамическими условиями.

Концентрации створок диатомовых и цист золотистых водорослей традиционно используют в палеоэкологических исследованиях, (например, Elner et al., 1978; Wolfe et al., 2013), поскольку они косвенно отражают продуктивность альгологических сообществ и особенности условий осадконакопления в прошлом. Исследования колонки донных отложений из Уницкой губы показали, что значения концентраций створок и цист, сопоставимые с современными, характерны для данного района, начиная со второй половины голоцена (Ludikova et al., 2022). Таким образом, можно говорить о том, что в это время в данном

районе установились лимнологические условия и состав гидробиологических сообществ, близкие к современным.

Выводы. Преобладание планктонных диатомей в пробах из СЛ отражает существенный вклад данной экологической группы в состав живых сообществ диатомовых водорослей Онежского озера. В число доминантов на всех станциях входят *Aulacoseira islandica* и *A. subarctica*, массовые виды весеннего онежского фитопланктона. Высокая численность *Aulacoseira ambigua*, отмечаемая в Кондопожской и Петрозаводской губах, является результатом антропогенного воздействия. Численности субдоминантов на отдельных станциях достигают *Lindavia radiosa* и *Pantocsekiella tripartita*. Низкое содержание планктонных пенистых диатомей в СЛ не отражает истинной роли данной группы в составе фитопланктонных сообществ из-за плохой сохранности в осадках их тонких створок, частично растворяющихся еще при погружении на дно. Наиболее высокая численность перифитонных диатомей (в первую очередь, *Tabellaria fenestrata*) отмечена в пробах из заливов с наибольшими площадями зарастания макрофитами. Преобладание видов-нейтрофилов в СЛ соответствует рН вод Онежского озера в течение сезона вегетации. Доминирование олиго-мезотрофных и олиго-эвтрофных диатомей обусловлено высоким содержанием *Aulacoseira subarctica* и *A. islandica*, массовое развитие которых происходит на стадии биологической весны, когда активное перемешивание водных масс способствует обогащению водной толщи биогенными элементами из придонных слоев. Низкие значения ИФР характеризуют структуру диатомовых комплексов, в которых доминируют два–три таксона, в несколько раз превосходящие по численности остальные виды. Более разнообразный состав диатомовых комплексов характерен для относительно изолированных от основной акватории заливов. Концентрации створок диатомей и цист золотистых водорослей в изученных пробах распределены неравномерно. Их значения определяются комплексом факторов, роль каждого из которых в разных районах озера может быть различной. Можно предположить, что повышенное содержание цист в осадочном материале некоторых заливов отражает высокую продуктивность живых сообществ золотистых водорослей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность анонимному рецензенту за критическое прочтение статьи и конструктивные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института озероведения РАН – Санкт-Петербургского Федерального исследовательского центра РАН по теме № 0154-2019-0001 при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований 19-05-50014 “Микромир”.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (доп. мат. табл. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>.

Табл. S1. Таксономический состав диатомовых водорослей и процентное содержание в пробах из седиментационных ловушек в Онежском озере.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вислоух С.М., Кольбе Р.Р. 1927. Материалы по диатомовым Онежского и Лососинского озер // Тр. Онеж. науч. экспед. Ч. 5 (Ботаника). Вып. 1.
- Вилянская И.Г. 1999. Структура и динамика биомассы фитопланктона // Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск. С. 146.
- Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли (Chrysophyta) водоемов северо-запада России. Разнообразие стоматоцист // Ботан. журн. Т. 101. № 11. С. 1257.
- Генкал С.И. 1996. О морфологической изменчивости диатомовой водоросли *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) Haworth // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль: без изд-ва С. 19.
- Генкал С.И., Трифонова И.С. 2009. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна. Рыбинск: Рыбинский Дом печати.
- Генкал С.И., Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф. 2015. Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии. М.: Науч. мир.
- Давыдова Н.Н. 1968. Состав и условия формирования диатомовых комплексов в поверхностном слое донных отложений Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Л.: Наука. С. 131.
- Давыдова Н.Н. 1971. Диатомовые водоросли в поверхностном слое донных отложений Онежского озера // Растительный мир Онежского озера. Л.: Наука. С. 140.
- Давыдова Н.Н. 1975. Диатомей донных отложений литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Л.: Наука. С. 192.
- Давыдова Н.Н. 1976. Комплексы диатомей в донных отложениях Онежского озера. // Палеолимнология Онежского озера. Л.: Наука. С. 130.
- Давыдова Н.Н. 1985. Диатомовые водоросли – индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л.: Наука.

- Ладожское озеро и достопримечательности его побережья. Атлас. 2015. Санкт-Петербург: Нестор-История.
- Лудикова А.В., Кузнецов Д.Д. 2021. Кремнистые микроводоросли в донных отложениях Ладожского озера и их роль в палеолимнологических реконструкциях // Изв. Рус. географ. об-ва. Т. 153. № 6. С. 46.
- Онежское озеро. Атлас. 2010. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Петрова Н.А. 1968. Фитопланктон Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та. С. 73.
- Петрова Н.А. 1971. Фитопланктон Онежского озера // Растительный мир Онежского озера. Л.: Наука. С. 88.
- Петрова Н.А. 1975. Фитопланктон литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Л.: Наука. С. 138.
- Петрова Н.А. 1990. Сукцессия фитопланктона при антропогенном эвтрофировании озер. Л.: Наука.
- Рычкова М.А. 1971. Некоторые данные о перифитоне Онежского озера // Растительный мир Онежского озера. Л.: Наука. С. 130.
- Рычкова М.А. 1975. Перифитон литоральной зоны Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Ленинград: Наука. С. 123.
- Страховенко В.Д., Белкина Н.А., Ефременко Н.А. и др. 2022. Первые данные по минералогии и геохимии взвеси Онежского озера // Геология и геофизика. Т. 63. № 1. С. 68. <https://doi.org/10.15372/GiG2020198> (Strakhovenko V.D., Belkina N.A., Efremenko N.A. et al. 2022. The First Data on the Mineralogy and Geochemistry of the Suspension of Lake Onego // Russian Geology and Geophysics. V. 63. № 1. P. 55). <https://doi.org/10.2113/RGG20204280>
- Теканова Е.В., Сярки М.Т. 2015. Особенности фенологии первично-продукционного процесса в пелагиали Онежского озера // Изв. РАН. Сер. биол. № 6. С. 645.
- Тимакова Т.М., Куликова Т.П., Литвинова И.А. и др. 2014. Изменение биоценозов Кондопожской губы Онежского озера под влиянием сточных вод целлюлозно-бумажного комбината // Вод. ресурсы. Т. 41. № 1. С. 74.
- Чекрыжева Т.А. 2008. Фитопланктон как компонент биоресурсной базы озера // Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН. С. 24.
- Чекрыжева Т.А. 2012. Таксономическая и экологическая характеристика фитопланктона Онежского озера // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 1. С. 56.
- Чекрыжева Т.А. 2015. Диатомовые водоросли в планктоне Онежского озера // Тр. Карельск. науч. центра РАН. № 4. С. 110. <https://doi.org/10.17076/bg10>
- Battarbee R.W., Carvalho L., Jones V.J. et al. 2001. Diatoms // Tracking environmental change using lake sediments. V. 3. Terrestrial, algal and siliceous indicators. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 155.
- Bennion H. 1995. Surface-sediment diatom assemblages in shallow, artificial, enriched ponds, and implication for reconstructing trophic status // Diatom Res. V. 10. P. 1.
- Davydova N.N., Kalmykov M., Sandman O. et al. 1993. Recent paleolimnology of Kondopoga Bay, Lake Onega, reflecting pollution by a large pulp mill // Verh. Internat. Verein. Limnol. V. 25. P. 1086.
- Elner J.K., Happey-Wood C.M. 1978. Diatom and chrysophycean cyst profiles in sediment cores from two linked but contrasting Welsh lakes // Brit. Phycol. J. V. 13. P. 341. <https://doi.org/10.1080/00071617800650411>
- Gibson Ch.E., Anderson N.J., Haworth E.Y. 2003. *Aulacoseira subarctica*: taxonomy, physiology, ecology and palaeoecology // Eur. J. Phycol. V. 38. P. 83. <https://doi.org/10.1080/0967026031000094102>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org> searched on 6 May 2022.
- Juggins S. 2007. C2 Vsrion 1.5 User guide. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. Newcastle upon Tyne: Newcastle Univ.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986–1991. Bacillariophyceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fisher. Bd 2/1–4.
- Ludikova A.V. 2021. Long-term studies of surface-sediment diatom assemblages in assessing the ecological state of Lake Ladoga, the largest European lake // Geogr. Environ. Sustain. V. 14. № 1. P. 251. <https://doi.org/10.24057/2071-9388-2020-174>
- Ludikova A.V., Belkina N.A., Strakhovenko V.D., Subetto D.A. 2022. The evolution of the ecosystem of the Unitskaya Bay (Lake Onega) in the late and postglacial times as inferred from the siliceous microalgae study // Limnol. Fresh. Biol. № 4. P. 1476. <https://doi.org/10.31951/2658-3518-2022-A-4-1476>
- Lund J.W.G. 1954. The seasonal cycle of the plankton diatom, *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. subsp. *subarctica* O. Müll. // J. Ecol. V. 42. P. 151.
- The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences. 2010. Cambridge: Cambridge Univ. Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511763175>
- Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. 1994. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands // Netherlands J. of Aquat. Ecol. V. 28. № 1. P. 117.
- Wolfe A.P., Siver P.A. 2013. A hypothesis linking chrysophyte microfossils to lake carbon dynamics on ecological and evolutionary time scales // Glob. Planet. Change. V. 111. P. 189. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2013.09.014>

Diatom Assemblages in the Sediment Traps in Lake Onega

A. V. Ludikova*

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

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

The paper presents the first study of the composition and structure of the diatom assemblages from sediment traps installed in different parts of Lake Onega. 171 species and intraspecific diatom taxa were observed belonging to 59 genera. The predominance of planktonic diatoms is favored by large depths of the lake and a small area of the littoral zone. *Aulacoseira islandica* and *A. subarctica*, the most abundant species in spring phytoplankton in Lake Onega dominate in the sediment-traps diatom assemblages. In the sites subject to anthropogenic eutrophication, *Aulacoseira ambigua* is numerous as well. In a number of sites *Lindavia radiosa* and *Pantocsekiella tripartita* are among the subdominating species, while *P. schumannii*, *Stephanodiscus neo-astraea* and *Stephanodiscus* sp. are less common. Higher proportions of periphytic *Tabellaria fenestrata* were recorded in the sites with the largest areas colonized by macrophytes. In all sampling sites, neutrophilous oligo-mesotrophic and oligo-hypereutrophic taxa prevail in the diatom assemblages. The predominance of two or three species in the diatom assemblage results in low values of the floristic diversity index. More diverse diatom assemblages were found in rather isolated bays. Concentrations of diatom valves and chrysophyte cysts in sediment traps material were also calculated.

Keywords: diatoms, sediment traps, Lake Onega