

УДК 582.26+581.9

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ КРАСНОЯРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2024 г. С. И. Генкал^{а,*}, А. Н. Шаров^а, Е. И. Калеева^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: genkal47@mail.ru

Поступила в редакцию 15.02.2024 г.

После доработки 14.03.2024 г.

Принята к публикации 05.04.2024 г.

В фитопланктоне Красноярского водохранилища с помощью сканирующей электронной микроскопии обнаружено 53 вида, разновидности и формы водорослей. Среди них 24 – новых для водохранилища, в том числе три – для флоры России (*Achnanthidium minutissimum* var. *inconspicua*, *A. pseudolineare*, *Sellaphora obesa*), что увеличило видовой состав р. Енисея до 184 таксонов. Найдены байкальских эндемиков *Didymosphenia geminata* и *Hannaea baicalensis*, а также обской формы *Aulacoseira ambiguа* f. *curvata* позволили расширить ареалы этих водорослей.

Ключевые слова: Красноярское водохранилище, фитопланктон, диатомовые водоросли, электронная микроскопия

DOI: 10.31857/S0320965224060019, EDN: WYYHQJ

Река Енисей – главная водная артерия Сибири и наиболее многоводная река России, входит в число семи самых крупных рек мира. Первые сведения о водорослях р. Енисея появились в конце XIX в. (Cleve and Grunow, 1880; Boldt, 1885; Borge, 1891). Следующий этап в изучении фитопланктона связан с рыбохозяйственным освоением реки. Большое значение имеет работа П.И. Усачева (1928), заложившая основы дальнейшего исследования р. Енисея. По мнению автора, в период исследования по руслу реки распределение планктона было равномерным. Среди массовых планктонных видов П.И. Усачев отмечал два вида диатомовых – *Asterionella formosa* Hassall и *Melosira italica* (Ehrenberg) Kützing. Кроме них, доминировали и другие диатомовые водоросли: *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) Schmidt, *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenberg, *Diatoma hyemale* (Roth) Heiberg, *Ceratoneis arcus* (Ehrenberg) Kützing. Особую ценность имеют данные о количественном развитии фитопланктона и его структуре, полученные в период незначительной антропогенной нагрузки на реку (Грезе, 1957). В последующие годы фитопланктон изучали в верхнем течении реки, где проводили интенсивное гидростроительство. До зарегулирования р. Енисея фитопланктон в верхнем и среднем течении был беден и состоял преимущественно из водорослей дна и обрастателей, трофический статус соответствовал олиготрофному типу (Баженова, 1992).

Наиболее активный период изучения альгофлоры р. Енисея пришелся на период с 50-х

по 70-е годы XX в. Фитопланктон и фитобентос реки до и на стадии формирования Красноярского водохранилища изучали В.Н. Грезе (1957, 1959), И.С. Трифонова (1972), А.Е. Кузьмина (1973), Т.С. Чайковская и Г.Д. Левадная с коллегами (Чайковская, 1972–1974, 1975а, 1975б, 1977; Левадная, 1975; Левадная, Чайковская, 1977; Куксн, Чайковская, 1979; Левадная и др., 1980), О.П. Баженова (1992) и А.Д. Приймаченко (Приймаченко и др., 1993).

Сопоставляя результаты исследований 1974 г. (Чайковская, 1977) по фитопланктону верховья р. Енисея (от истока до Красноярского водохранилища) с имеющимися ранними данными по реке до зарегулирования (от г. Абакан до г. Красноярск) (Усачев, 1928; Грезе, 1957; Чайковская, 1972), Т.С. Чайковская (1977) установила, что для обоих периодов наблюдений характерен один и тот же доминирующий комплекс водорослей, их невысокая численность, межгодовые колебания в содержании отдельных видов и значительная роль бентосных форм ($\geq 50\%$). Сводные данные литературных и собственных исследований представлены в работе (Левадная, 1986), в которой отмечено 472 представителя отдела Bacillariophyta в фитобентосе р. Енисея, в том числе 158 для Красноярского водохранилища. Результаты первых исследований диатомовых водорослей в фитопланктоне Среднего и Нижнего Енисея (материал 1972–1973 гг.) с использованием трансмиссионной электронной микроскопии были опубликованы в работе

(Генкал, Кузьмина, 1984), обнаружено шесть новых для флоры р. Енисея центрических диатомовых водорослей из родов *Cyclotella*, *Stephanodiscus* и *Thalassiosira*. Исследования диатомовых в 1984–1987 гг. (Приймаченко и др., 1993) выявили 174 таксона: 28 представителей класса *Centrophyceae* и 146 *Pennatophyceae*. При этом отмечено, что диатомовые уступали в количестве таксонов лишь зеленым водорослям. Исследования А.Д. Приймаченко и О.П. Баженовой (1990) посвящены изменениям структуры фитопланктона в результате антропогенного воздействия. О.П. Баженовой (1992) проведены крупномасштабные систематические исследования фитопланктона р. Енисея в условиях зарегулированного стока, изучены сезонная и межгодовая динамика количественных показателей. Обнаружено 460 внутривидовых таксонов: Cyanobacteria – 45, Dinophyta – 9, Chrysophyta – 21, Euglenophyta – 13, Bacillariophyta – 174, Chlorophyta – 189 (Баженова, 1992). Сравнение данных, приведенных в работе Грэзе (1957) до зарегулирования р. Енисея с таковыми в 1984–1987 гг. (Баженова, 1992) показало, что в Верхнем и Среднем Енисее биомасса фитопланктона увеличилась в 4–5 раз, численность – в 10–23 раза. Это свидетельствует о преобразовании структуры фитопланктона и преобладании мелкоклеточных видов.

Исследования фитоперифитона (Глущенко, 2010) различных плесов Красноярского водохранилища в августе 2000–2002 и 2005 гг. выявили 88 видов водорослей, по числу видов доминировали диатомовые (52 вида). Фитоперефитон характеризовался как диатомово-зеленый с присутствием цианобактерий и эвгленовых водорослей. Такой характер фитобентоса отмечали и ранее (Левадная, 1975, 1986).

Современные исследования на участке нижнего бьефа Красноярской ГЭС показали в составе альгофлоры наличие 65 таксонов диатомовых водорослей, в их числе 12 центрических диатомей и 53 пеннатных (Пономарева, 2015). В связи с низкой обеспеченностью минеральным питанием развитие фитопланктона в р. Енисее характеризуется невысокими показателями – средняя биомасса <1 мг/л, среднее содержание хлорофилла *a* <5 мкг/л (Пономарева, 2013; Минеева, Шур, 2014). Изучен фитопланктон, собранный в верхнем, среднем и нижнем течении р. Енисея в июне–июле 1984–1987 гг. для уточнения видового состава с учетом современных представлений о систематике и экологии отдельных видов *Bacillariophyta* (Генкал, Баженова, 2015). Авторы составили список из 58 таксонов диатомовых водорослей, из них 17 – новые для альгофлоры р. Енисея (5 определены только до рода), 6 – для альгофлоры России (Генкал, Баженова, 2015).

Исследования фитопланктона в 2008–2014 гг. на 34-м км ниже Красноярской ГЭС (Пономарева,

Постникова, 2017) показали, что его основу составляют диатомовые водоросли (66% общего видового состава), преобладающие в планктоне во все сезоны года. Авторами выявлено 99 видов и внутривидовых таксонов водорослей: диатомовые (65 таксонов рангом ниже рода), зеленые (22), цианобактерии (8), динофитовые (2), золотистые (1) и криптофитовые (1). Наибольший вклад в общую численность и биомассу фитопланктона вносили нанофитопланктон (2–20 мкм) и микрофитопланктон (20–64 мкм). В комплекс доминантов в ранневесенний период входили *Diatoma vulgare* Bory и *Hannaea arcus* (Ehrb.) Patr., в летний – *Aulacoseira islandica* и *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm., позднелетний – *Fragilaria crotonensis* (Пономарева, Постникова, 2017).

Цель работы – изучить видовое разнообразие диатомовых водорослей Красноярского водохранилища с помощью сканирующей электронной микроскопии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Красноярское водохранилище – крупный глубоководный водоем комплексного назначения, созданный зарегулированием стока плотиной Красноярской ГЭС на границе верхнего и среднего течений р. Енисея в 40 км от г. Красноярск. Время заполнения водохранилища – 1967–1970 гг., площадь водного зеркала 2000 км², объем водных масс 73.3 км³, протяженность 396 км, коэффициент водообмена 0.5–1.0, средняя глубина 37 м, максимальная глубина 105 м, годовое колебание уровня воды 18 м. Водоем мезо-эвтрофного типа.

Пробы фитопланктона отбирали 26–31 июля 2023 г. двухлитровым батометром Руттнера на 19 станциях по всему водохранилищу интегрально из слоя 0–5 м. Пробы с каждого горизонта сливалась в ведро, перемешивали, затем из этого объема отбирали 0.5 л. Пробу фитопланктона фиксировали 1.5 мл раствора Люголя с добавлением 40% формалина, ледяной уксусной и хромовой кислот (Садчиков, 2003).

Створки диатомей освобождали от органических веществ методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) JSM-6510 LV.

При определении водорослей использовали современные систематические сводки и определители (Krammer, 1997a, 1997b, 2000, 2002, 2003; Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, 1991b; 2011, 2017; Reichardt, 1999; Lange-Bertalot, 2001; Levkov, 2009, 2016; Levkov et al., 2013; Melzeltin, Lange-Bertalot, 2014; Куликовский и др., 2016; Houk et al., 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В исследованном материале доминировали *Fragilaria crotensis* Kitton, *Handmannia comta* (Ehrenberg) Kociolek et Khursevich emend. Genkal (= *Cyclotella radiososa* (Grun.) Lemm.), *Pantocsekiella ocellata* (Pantocsek) K.T. Kiss et Acs (= *Cyclotella ocellata* (Pantocsek)). Всего выявлено 53 вида, разновидностей и форм из 28 родов: *Acanthoceras zachariasii* (Brun) Simonsen; *Achnanthidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki; *A. minutissimum* var. *inconspicua* Østrup**; *A. pseudolineare* Van de Vijver, Novais et Ector**; *A. species*; *Amphora pediculus* (Kützing) Grunow; *Asterionella formosa* Hassall; *Aulacoseira ambigua* f. *ambigua* (Grunow) Simonsen*; *A. ambiguaf. curvata* (Skabitsch.) Genkal*; *A. granulata* (Ehrenberg) Simonsen; *A. islandica* (D. Müller) Simonsen; *A. pusilla* (F. Meistor) Tuji et Houki emend. Genkal*; *Cocconeis euglypta* Ehrenberg*; *C. lineata* Ehrenberg*; *C. species*; *Cyclostephanos makarovae* (S.I. Genkal) K. Schultz*; *Cyclotella meneghiniana* Kützing; *Cymbella affins* Kützing; *Diatoma tenuis* Agardh; *D. vulgaris* Bory; *Didymosphenia grunowii* Lange-Bertalot et Metzeltin*; *Encyonema minutum* (Hilse) D.G. Mann*; *Fragilaria crotensis* Kitton; *F. vaucheriae* (Kützing) Petersen; *Frustulia vulgaris* (Thwaites) De Toni*; *Geissleria paludosa* (Hustedt) Lange-Bertalot et Metzeltin*; *Gomphonema paludosum* E. Reichardt*; *G. species 1*; *G. species 2*; *G. species 3*; *G. species 4*; *G. species 5*; *Gyrosigma spencerii* (Quekett) Griffith et Henfrey; *Handmannia comta* (Ehrenberg) Kociolek et Khursevich emend. Genkal; *Hannaea baicalensis* Genkal, Popovskaya et Kulikovskiy*; *Hippodonta coxiae* Lange-Bertalot*; *Melosira varians* Agardh; *Navicula cryptotenelloides* Lange-Bertalot*; *N. cryptotenella* Lange-Bertalot*; *N. cari* Ehrenberg*; *N. reichardtiana* Lange-Bertalot*; *N. species*; *Nitzschia graciliformis* Lange-Bertalot et Simonsen emend. Genkal et Popovskaya*; *N. pumila* Hustedt*; *Pantocsekiella ocellata* (Pantocsek) K.T. Kiss et Ács; *P. species*; *Pinnularia parvulissima* Krammer*; *Rhoicosphenia abbreviata* (Agardt) Lange-Bertalot; *Sellaphora obesa* D. G. Mann et Bayer**; *S. species*; *Stephanodiscus triporus* Genkal et Kuzmin*; *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing emend. Genkal; *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère. Среди них – новые для флоры Красноярского водохранилища (* – 24 таксона) и России (** – 3) и водоросли, определенные только до рода. Ниже приведены иллюстрации таксонов, новых для водохранилища и краткие диагнозы и иллюстрации новых для флоры России и определенных только до рода (рис. 1, рис. 2).

Achnanthidium minutissimum var. *inconspicua* Østrup (рис. 1а). Длина створки 11 мкм, ширина 2.6 мкм, штрихов 30 в 10 мкм.

A. pseudolineare Van de Vijver, Novais et Ector (рис. 1б). Длина створки 12.2 мкм, ширина 2.8 мкм, штрихов 35 в 10 мкм.

A. species (рис. 1в). Длина створки 12.2 мкм, ширина 2.8 мкм, штрихов 35 в 10 мкм.

Cocconeis species (рис. 1л). Длина створки 18.7 мкм, ширина 10.6 мкм, штрихов 16 в 10 мкм.

Gomphonema species 1 (рис. 1т). Длина створки 40 мкм, ширина 10 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

Gomphonema species 2 (рис. 2а). Длина створки 16 мкм, ширина 2.8 мкм, штрихов 14 в 10 мкм.

Gomphonema species 3 (рис. 2б). Длина створки 39 мкм, ширина 4 мкм, штрихов 14 в 10 мкм.

Gomphonema species 4 (рис. 2в). Длина створки 21.5–24 мкм, ширина 4.2–5.4 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

Gomphonema species 5 (рис. 2г). Длина створки 15 мкм, ширина 3 мкм, штрихов 12 в 10 мкм.

Navicula species (рис. 2м). Длина створки 14.6 мкм, ширина 5 мкм, штрихов 20 в 10 мкм, ли-неол 40 в 10 мкм.

Pantocsekiella species (рис. 2п). Диаметр створок 2.6–4.2 мкм, штрихов 25–30 в 10 мкм.

Sellaphora obesa D. G. Mann et Bayer (рис. 2с). Длина створки 23.3 мкм, ширина 7.4 мкм, штрихов 21 в 10 мкм.

Sellaphora species (рис. 2т). Длина створки 19 мкм, ширина 6.8 мкм, штрихов 22 в 10 мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В указанных выше публикациях по р. Енисею и Красноярскому водохранилищу в качестве доминирующих приводятся виды, которые были зарегистрированы и нами (*Fragilaria crotensis*, *Handmannia comta* и *Pantocsekiella ocellata*). Согласно данным (Чайковская, 1973, 1975; Левадная, 1986), в фитопланктоне водохранилища и микрофитобентосе р. Енисея было выявлено 160 таксонов *Bacillariophyta* из 36 родов. По результатам изучения фитопланктона р. Енисея с помощью электронной микроскопии (Генкал, Кузьмина, 1984; Генкал, Баженова, 2015) видовой список был расширен на 23 таксона. В фитоперифитоне Красноярского водохранилища выявлено 88 видов водорослей, доминировали диатомовые (52 вида). Среди них по числу родов преобладали *Fragilariaeae* (5) *Naviculaceae* (4), по два рода было в *Cymbellaceae*, *Diatomaceae*, *Achnanthaceae* и *Surellaceae* (Глущенко, 2010). В нашем материале обнаружено 53 таксона диатомовых водорослей из 28 родов, из них 12 представителей центрических диатомей. Также нами выявлено 19 новых видов для Красноярского водохранилища и три новых вида для флоры России. Увеличение видового богатства и появление новых для водоема внутри видовых таксонов свидетельствуют об интенсивно идущей сукцессии фитопланктона (Баженова, Михайлов, 2021). Наибольшее видовое богатство

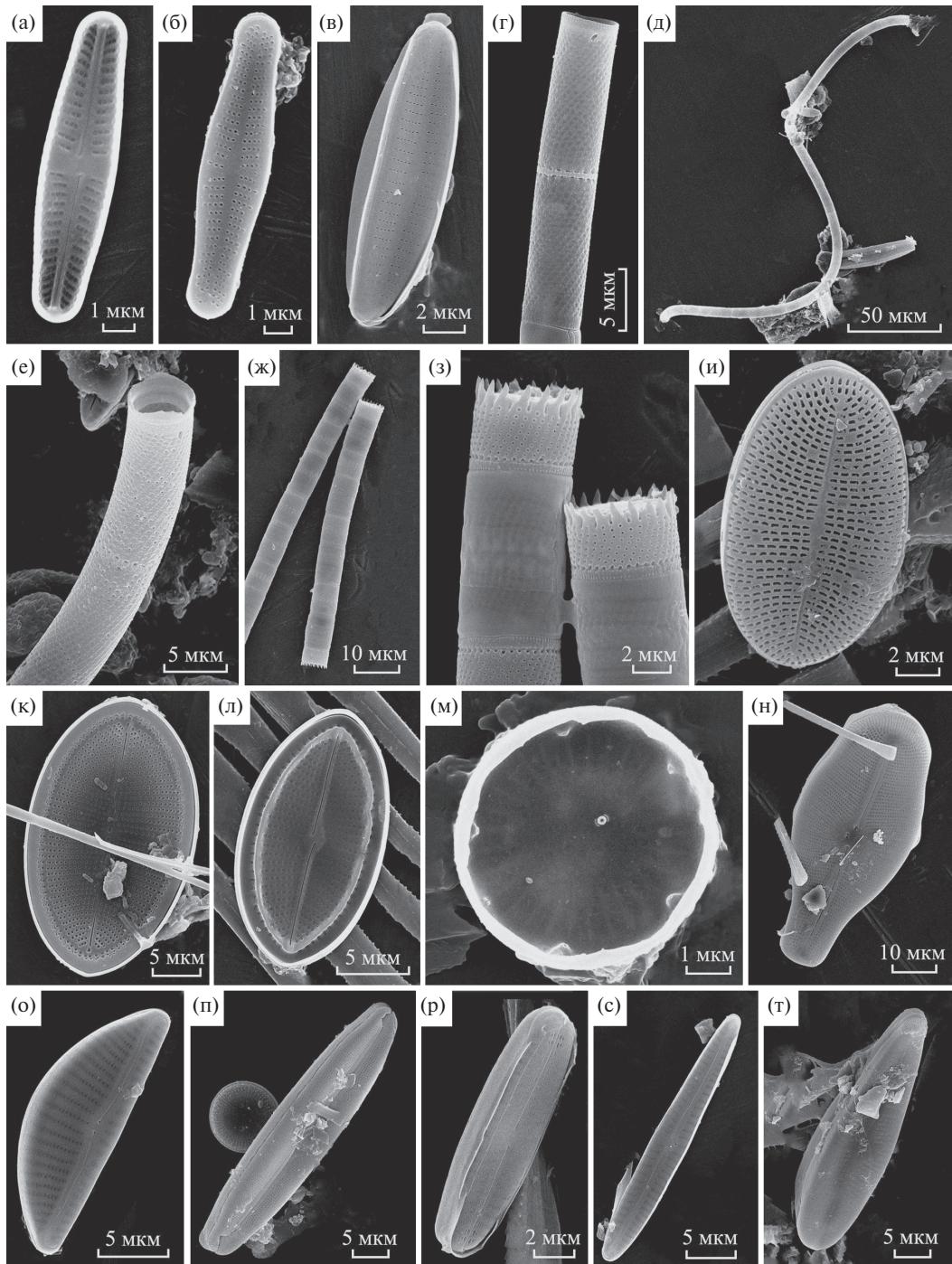


Рис. 1. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): а – *Achnanthidium minutissimum* var. *inconspicua*; б – *A. pseudolineare*; в – *A. species*; г – *Aulacoseira ambigua* f. *ambigua*; д, е – *A. ambigua* f. *curvata*; ж, з – *A. pusilla*; и – *Cocconeis euglypta*; к – *C. lineata*; л – *C. species*; м – *Cyclostephanos makarovaev*; н – *Didymosphenia grunowii*; о – *Encyonema minutum*; п – *Frustulia vulgaris*; р – *Geissleria paludosa*; с – *Gomphonema paludosum*; т – *G. species 1*; а, м – створки с внутренней поверхностью; б–л, н–т – с наружной.

отмечено в родах *Achnanthidium* (4) и *Aulacoseira* (4), *Navicula* (5), *Gomphonema* (6). Г.Д. Левадная (1986) для микробентоса водохранилища приводит эти же роды как наиболее насыщенные в таксономическом плане (*Gomphonema* – 16, *Navicula* – 20). Для р. Енисея характерна также *Melosira distans* (Ehrenberg) Kützing (Левадная,

1986), позднее переведенная в род *Aulacoseira* (*A. distans* (Ehrenberg) Simonsen) (Simonsen, 1979). Вид относится к ископаемым водорослям (Houk et al., 2017). Здесь имела место неточная идентификация, что часто встречается при проведении гидробиологических исследований (Генкал, 1995). Такая ситуация сложилась из-за того, что описано

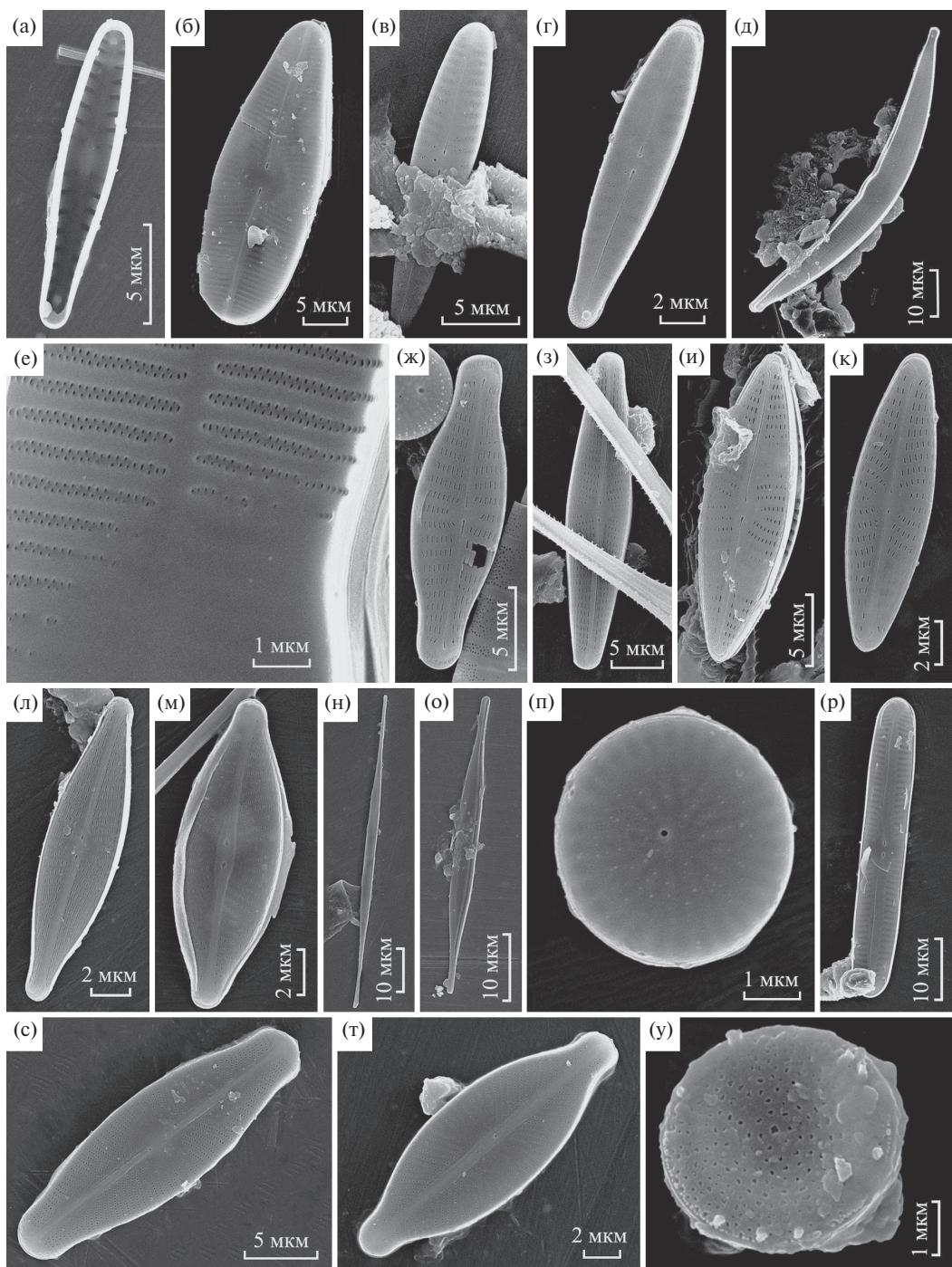


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок (СЭМ): а – *Gomphonema* species 2; б – *G.* species 3; в – *G.* species 4; г – *G.* species 5; д; е – *Hannaea baicalensis*; ж – *Hippodonta coxiae* Lange-Bertalot; з – *Navicula cryptotenelloides*; и – *N. cryptotenella*; к – *N. cari*; л – *N. reichardtiana*; м – *N.* species; н – *Nitzschia graciliformis*; о – *N. pumila*; п – *Pantocsekia* species; р – *Pinnularia parvulissima*; с – *Sellaphora obesa*; т – *S.* species; у – *Stephanodiscus triporus*; а, д, е – створки с внутренней поверхностью; б–г, ж–у – с наружной.

несколько сходных по морфологии низкопанцирных видов диаметром до 10 мкм и их точная идентификация чаще всего возможна лишь при использовании сканирующей электронной микроскопии, в нашем материале обнаружен один из таких видов – *A. pusilla* (рис. 1ж, 1з). В списке для р. Енисея и водохранилища приводится *Ceratoneis arcus*, который был переведен в род

Hannaea – *H. arcus* (Ehrenberg) Patrick (Patrick, Reimer, 1966). В водохранилище обнаружен другой представитель рода – *Hannaea baicalensis*, описанный из оз. Байкал (Genkal et al., 2008). Возможно, на других участках реки вегетирует именно этот вид, а не *H. arcus*. В видовом списке для р. Енисея приводится *Didymosphenia geminata* (Левадная, 1986; Пономарева, Иванова, 2016). Позднее по

материалам изучения фитопланктона Верхнего, Среднего и Нижнего Енисея был обнаружен другой вид этого рода – *D. grunowii* Lange-Bertalot et Metzeltin (Генкал, Баженова, 2015), находки которого ранее были известны только из р. Ангары и оз. Байкал (Metzeltin, Lange-Bertalot, 2014). Наша находка этого вида в Красноярском водохранилище подтверждает его развитие в р. Енисее и позволяет предположить, что в этой реке *D. geminata* отсутствует. Следует отметить, что байкальские эндемики (*Aulacosira baicalensis* (K. Meyer) Simonsen, *Cyclotella baicalensis* Skvortzow, *C. minuta* (Skvortzow) Antipova, *Didymosphenia geminata*, *Hannaea baicalensis*) известны и из других водоемов России (Генкал и др., 2011; Куликовский и др., 2016; Генкал и др., 2020). Представляет интерес и находка в водохранилище *Aulacoseira ambigua* f. *curvata* (Skabitsch) Genkal, которая была описана из Обской губы (Генкал, Семенова, 1989), хотя другие местонахождения этой формы пока неизвестны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В фитопланктоне Красноярского водохранилища обнаружено 53 таксона (виды, разновидности и формы) Bacillariophyta, включая водоросли, определенные только до рода. Выявлено 24 новых для флоры водохранилища таксона, включая байкальских эндемиков (*Didymosphenia geminata*, *Hannaea baicalensis*) и три таксона для России (*Achnanthidium minutissimum* var. *inconspicua*, *A. pseudolineare* и *Sellaphora obesa*).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки по теме № 121051100099-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баженова О.П. 1992. Фитопланктон Енисея (видовой состав, структура и продуктивность): Дис. ... канд. биол. наук. Минск; Беларусь.
- Баженова О.П., Михайлов В.В. 2021. Фитопланктон как показатель современного экологического состояния Новосибирского водохранилища // Биология внутр. вод. № 6. С. 564.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221050028>
- Балонов И.М. 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов. М.: Наука. С. 87.
- Генкал С.И. 1995. О распространении в волжских водохранилищах некоторых представителей диатомовых водорослей рода *Aulacosira* Thw.: Тез. докл. Четвертой Всерос. конф. по водным растениям. Борок.
- Генкал С.И., Баженова О.П. 2015. Дополнения к флоре Bacillariophyta реки Енисей // Бот. журн. Т. 100. № 9. С. 945.
- Генкал С.И., Бондаренко Н.А., Щур Л.А. 2011. Диатомовые водоросли озер юга и севера Восточной Сибири. Рыбинск: Изд-во ОАО “Рыбинский Дом печати”.
- Генкал С.И., Габышев В.А., Протопопов А.В. 2020. Найдки диатомовых водорослей в содержимом хобота и ротовой полости мамонта позднего плейстоцена Якутии // Палеонтол. журн. № 5. С. 111. <https://doi.org/10.31857/S0031031X20050050>
- Генкал С.И., Кузьмина А.Е. 1984. О новых центрических диатомеях флоры Енисея // Биология внутр. вод. № 62. С. 11.
- Генкал С.И., Семенова Л.А. 1989. Материалы к флоре водорослей (Bacillariophyta) Обского Севера // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 305. С. 43.
- Глущенко Л.А. 2010. Структура фитоперифитона в оценке качества воды разнотипных водных объектов бассейна реки Енисей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.10. Красноярск.
- Грезе В.Н. 1957. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование. Москва: Пищепромиздат.
- Грезе В.Н. 1959. Биологическая продуктивность р. Енисей и ее рыбохозяйственное значение: Матер. III науч. конф. “Исследования водоемов Сибири”. Томск: ТГУ.
- Кузьмина А.Е. 1973. Донная водорослевая растительность Енисея ниже плотины Красноярской ГЭС. Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск: Наука.
- Куксин М.С., Чайковская Т.С. 1979. Структура водорослевых сообществ как показатель типологических особенностей верхнего течения рек Оби и Енисея // Вопросы повышения рыбопродуктивности водоемов Западной Сибири. Томск: Изд-во Томского гос. ун-та.
- Куликовский М.С., Глущенко А.Н., Генкал С.И., Кузнецова И.В. 2016. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль: Филигрань.
- Левадная Г.Д. 1975. Фитобентос Верхнего Енисея и Красноярского водохранилища. Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука.
- Левадная Г.Д. 1986. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука.
- Левадная Г.Д., Чайковская Т.С. 1977. Водорослевая растительность Енисея и ее продукция. Круговорот вещества и энергии в водоемах: Тез. докл. Всесоюз. лимнол. совещ. Лиственничное на Байкале.
- Левадная Г.Д., Чайковская Т.С., Науменко Ю.В. 1980. К вопросу альгологического режима Саяно-Майнского комплекса водохранилищ на Верхнем Енисее. Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М.: Наука.
- Минеева Н.М., Щур Л.А. 2014. Сравнительный анализ условий функционирования фитопланктона крупных речных систем различных

- климатических зон на примере Волги и Енисея // Водн. ресурсы. Т. 41. № 2. С. 191.
- Пономарева Ю.А. 2013. Химический состав воды и структура фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестн. Красноярск. гос. аграр. ун-та. № 7. С. 183.
- Пономарева Ю.А. 2015. Структура и динамика патомофитопланктона реки Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Институт вычислительного моделирования СО РАН. Красноярск: Сиб. фед. ун-т.
- Пономарева Ю.А., Иванова Е.А. 2016. Соотношение живых и мертвых клеток и размерная структура фитопланктона р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Сиб. экол. журн. Т. 23. № 5. С. 708.
- Пономарева Ю.А., Постникова П.В. 2017. Временная динамика структурных и функциональных характеристик енисейского фитопланктона в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 38. С. 167.
- Приймаченко А.Д., Баженова О.П. 1990. Современное состояние фитопланктона Енисея и его изменения в результате антропогенного воздействия // Вод. ресурсы. № 3. С. 104.
- Приймаченко А.Д., Шевелева Н.Г., Покатилова Т.Н. и др. 1993. Продукционно-гидробиологические исследования Енисея. Новосибирск: Наука.
- Садчиков А.П. 2003. Методы изучения пресноводного фитопланктона: методическое пособие. Москва: Изд-во "Университет и школа".
- Трифонова И.С. 1972. Фитопланктон Верхнего Енисея до образования Саянского водохранилища // Гидробиол. журн. Т. 8. № 4. С. 5.
- Усачев П.И. 1928. Материалы к флоре водорослей р. Енисей // Тр. Сибир. науч. рыбозаводской станции. Т. 3. № 2. С. 3.
- Чайковская Т.С. 1972. Фитопланктон Енисея и водомелов его поймы на участке ложа Красноярского водохранилища (до зарегулирования). Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Т. 2. № 4. С. 78.
- Чайковская Т.С. 1973. Первые сведения о фитопланктоне Красноярского водохранилища. Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск: Наука.
- Чайковская Т.С. 1974. Продукционная характеристика фитопланктона Красноярского водохранилища. Водные и наземные сообщества низших растений Сибири. Новосибирск: Наука.
- Чайковская Т.С. 1975а. Фитопланктон реки Енисей и Красноярского водохранилища. Биологические исследования Красноярского водохранилища. Новосибирск: Наука. С. 43.
- Чайковская Т.С. 1975б. Фитопланктон Енисея от г. Кызыла до г. Дивногорска // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. № 15. С. 38.
- Чайковская Т.С. 1977. Фитопланктон и сток водорослей Верхнего Енисея и его притоков. Природные комплексы низших растений Западной Сибири Новосибирск: Наука. С. 2.
- Boldt R. 1885. Bidrag till Kändedomen om Sibiriens Chlorophyllophiceer // Öfver. at Kongl. Vetenskaps. № 2. S. 91.
- Borge O. 1891. Ettlitetbidgar till Sibiriens Chlorophyllophyce // Flora Bih. Kongl. Svensk. Vetenskaps. T. 17. № 2. S. 4.
- Cleve P.T., Grunow A. 1880. Beitrage zur Kenntniss der arctischen Diatomeen. K. Svenska Verensk. № 17. S. 1.
- Genkal S.I., Popovskaya G.I., Kulikovskyi M.S. 2008. New for science species from the genus *Hannaea* Patrick (Bacillariophyta) // Intern. J. Algologia. V. 10. № 4. P. 321.
- Houk V., Klee R., Tanaka H. 2017. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Second emended edition of Part I and II. Melosiraceae, Orthoseraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae // Fottea 17 (Suppl.). S.1.
- Krammer K. 1997a. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. Allgemeines und Encyonema part. // Bibl. Diatomologica. Bd 36.
- Krammer K. 1997b. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. Encyonema part., Encyonopsis und Cymbelopsis // Bibl. Diatomologica. Bd 37.
- Krammer K. 2000. Diatoms of Europe. Pinnularia. V. 1.
- Krammer K. 2002. Diatoms of Europe. Cymbella. V. 3.
- Krammer K. 2003. Diatoms of Europe. Cymbopleura, Delicata, Navicymbula, Gomphocymbelopsis, Afro-cymbella. V. 4.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Teil 1. Naviculaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/1. S. 1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae. Teil 2. Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/2. S. 1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophyceae. Teil 3: Centrales, Fragilariaeae, Eunotiaceae // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. S. 1.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophyceae. Teil 4. Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema // Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: Gustav Fischer. Bd 2/4. S. 1.
- Lange-Bertalot H. 2001. Diatoms of Europe. Navicula sensu stricto, 10 genera separated from Navicula sensu lato. V. 2. S. 1.
- Lange-Bertalot H., Bak M., Witkowski A. 2011. Diatoms of Europe. Eunotia and some related genera. V. 6. S. 1.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmitten-Oberreifenberg: Koeltz Botanical Books.
- Levkov Z. 2009. Diatoms of Europe. Amphora sensu lato. V. 5. Ruggell: Gantner Verlag. P. 5.

- Levkov Z., Mitić-Kopanja D., Reichardt E. 2016. Diatoms of Europe. The diatom genus *Gomphonema* from the Republik of Macedonia. V. 8.
- Metzeltin D., Lange-Bertalot H. 2014. The genus *Didymosphenia* M. Schmidt // *Iconographia Diatomologica*. V. 25. P. 4.
- Patrick R.M., Reimer C.W. 1966. The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii. V. 1: *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae*, *Achnanthaceae*, *Naviculaceae*. Monographs of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia V. 13. P. 1.
- Reichardt E. 1999. Zur revision der gattung *Gomphonema* // *Iconographia Diatomologica*. Bd 8.
- Simonsen R. 1979. The diatom system: ideas on phylogeny // *Bacillaria*. № 2. P. 9.

Diatoms of the Krasnoyarsk Reservoir

S. I. Genkal^{1,*}, A. N. Sharov¹, E. I. Kaleeva¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: genkal47@mail.ru

A total of 53 diatom species, varieties and forms are found in the phytoplankton of the Krasnoyarsk Reservoir using scanning electron microscopy. Among them, 24 are new for the reservoir, including 3 new for the flora of Russia (*Achnanthidium minutissimum* var. *inconspicua*, *A. pseudolineare*, *Sellaphora obesa*), which makes it possible to expand the species composition of the Yenisei up to 184. The findings of the Baikal endemics *Didymosphenia geminata* and *Hannaea baicalensis*, as well as the Ob form *Aulacoseira ambigua* f. *curvata* expand the ranges of these alga.

Keywords: Krasnoyarsk Reservoir, phytoplankton, diatoms, electron microscopy