



Структура и сезонная динамика зоопланктона Десногорского водохранилища (водоема-охладителя Смоленской АЭС) в условиях антропогенного теплового воздействия в 2025 году

<https://doi.org/10.36038/0131-6184-2026-3-73-87>
EDN: HQJBXG

Научная статья УДК 639.27/.29

Жернаков Илья Алексеевич – главный специалист Группы гидробиологии, Московская область, Дмитровский муниципальный округ, пос. Рыбное, Россия
E-mail: ilazernakov52010@gmail.com

Тюлин Дмитрий Юрьевич – кандидат биологических наук, главный специалист Группы гидробиологии, Московская область, Дмитровский муниципальный округ, пос. Рыбное, Россия
E-mail: dmityul@mail.ru

Никитенко Алексей Иванович – кандидат биологических наук, Руководитель Группы гидробиологии, Московская область, Дмитровский муниципальный округ, пос. Рыбное, Россия
E-mail: alexey_nikitenko90@mail.ru

Солодовник Аделина Владимировна – младший специалист Группы гидробиологии, Московская область, Дмитровский муниципальный округ, пос. Рыбное, Россия
E-mail: adelina_solodovnik@mail.ru

Горячев Дмитрий Владимирович – руководитель научного направления Московская область, Дмитровский муниципальный округ, пос. Рыбное, Россия
E-mail: goryachev@vniiprh.vniro.ru

Фиалиал по пресноводному рыбному хозяйству ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («ВНИИПРХ»)

Адрес: Россия, 141821, Московская область, Дмитровский муниципальный округ, пос. Рыбное, дом 40А

Аннотация. В работе представлены результаты исследования зоопланктона Десногорского водохранилища (водоема-охладителя САЭС) в вегетационный сезон 2025 г. Установлено, что по среднесезонной биомассе ($0,5 \text{ г/м}^3$) водоем относится к категории малокормных. Выявлена четкая сезонная динамика: максимальная численность отмечена весной ($222,6 \text{ тыс. экз./м}^3$) за счет коловраток, тогда как пик биомассы ($0,67 \text{ г/м}^3$) – летом, благодаря развитию ветвистоусых ракообразных в речной зоне. С помощью корреляционного и регрессионного анализа показано, что высокая летняя температура (выше 26°C) выступает лимитирующим фактором. В зоне влияния АЭС перегрев воды приводит к угнетению сообщества и трансформации трофических связей с фитопланктоном от пастбищных к конкурентным. Метод главных компонент и кластерный анализ подтвердили ведущую роль сезонного фактора в структурировании сообщества.

Ключевые слова: Десногорское водохранилище, водоем-охладитель, Смоленская АЭС, зоопланктон, видовой состав, биомасса, сезонная динамика, тепловое воздействие, метод главных компонент

Для цитирования: Жернаков И.А., Тюлин Д.Ю., Никитенко А.И., Солодовник А.В., Горячев Д.В. Структура и сезонная динамика зоопланктона Десногорского водохранилища (водоема-охладителя Смоленской АЭС) в условиях антропогенного теплового воздействия в 2025 году // Рыбное хозяйство. 2026. № 3. С. 73-87. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2026-3-73-87>

STRUCTURE AND SEASONAL DYNAMICS OF ZOOPLANKTON IN THE DESNOGORSK RESERVOIR (SMOLENSK NPP COOLING POND) ANTHROPOGENIC THERMAL IMPACT IN 2025

Ilya A. Zhernakov – Chief Specialist of the Hydrobiology Group, Dmitrov Municipal District, Moscow Region, village Rybnoye, Russia

Dmitry Y. Tyulin – Candidate of Biological Sciences, Chief Specialist of the Hydrobiology Group, Moscow region, Dmitrov Municipal District, village Rybnoye, Russia

Alexey I. Nikitenko – Candidate of Biological Sciences, Head of the Hydrobiology Group, Moscow region, Dmitrov Municipal District, village Rybnoye, Russia

Adelina V. Solodovnik – Junior Specialist of the Hydrobiology Group, Moscow region, Dmitrov Municipal District, village Rybnoye, Russia

Dmitry V. Goryachev – Head of the scientific department, Moscow region, Dmitrov Municipal District, village Rybnoye, Russia

Branch for Freshwater Fisheries of the Scientific Research Center of the State Scientific Center of the Russian Federation Research Institute of Fisheries and Oceanography («VNIIPRH»)

Address: Russia, 141821, Moscow region, Dmitrov municipal District, village Rybnoye, 40A

Annotation. The paper presents the results of a study on zooplankton in the Desnogorsk Reservoir (a cooling pond of the Smolensk NPP) during the 2025 growing season. Based on the average seasonal biomass ($0,5 \text{ g/m}^3$), the water body is classified as having low foraging capacity. A clear seasonal dynamic was revealed: maximum abundance was recorded in spring ($222,6 \times 10^3 \text{ ind./m}^3$) due to rotifers, while the peak biomass ($0,67 \text{ g/m}^3$) occurred in summer, driven by the development of cladocerans in the riverine zone. Correlation and regression analyses showed that high summer temperatures (above 26°C) act as a limiting factor. In the NPP impact zone, water overheating leads to community suppression and a transformation of trophic interactions with phytoplankton from grazing to competitive relationships. Principal component and cluster analyses confirmed the dominant role of the seasonal factor in structuring the community.

Keywords: Desnogorsk Reservoir, cooling pond, Smolensk NPP, zooplankton, species composition, biomass, seasonal dynamics, thermal impact, principal component analysis

For citation: Zhernakov I.A., Tyulin D.Yu., Nikitenko A.I., Solodovnik A.V., Goryachev D.V. 2026. Structure and seasonal dynamics of zooplankton in the Desnogorsk reservoir (Smolensk NPP cooling pond) anthropogenic thermal impact in 2025. // Fisheries. No. 3. Pp. 73-87. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2026-3-73-87>

Рисунки и таблицы – авторские / The drawings and tables were made by the author

ВВЕДЕНИЕ

Десногорское водохранилище, созданное в 1984 г. на р. Десна, как водоем-охладитель Смоленской атомной электростанции (САЭС), представляет собой уникальную водную экосистему. Его гидрологический режим характеризуется круглогодичным отсутствием ледового покрова, вследствие поступления подогретых вод САЭС, что создает аномально длительный вегетационный сезон для гидробионтов [1].

Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов была впервые систематически проанализирована Ф.Д. Мордухаем-Болтовским [2]. В последующие десятилетия исследования на водоемах-охладителях, таких как Ивановское [3] и Новомичуринское [4] водохранилища, подтвердили, что повышение температуры оказывает двойственное влияние на планктонные сообщества. В холодное время года оно стимулирует развитие фито- и зоопланктона, тогда как в летний период перегрев воды может приводить к деградации и гибели планктонных организмов.

Особый интерес к Десногорскому водохранилищу обусловлен не только его термическим режимом, но и сложившейся структурой ихтиофауны. Благодаря устойчиво высокому температурам, здесь успешно натурализовались виды амурского фаунистического комплекса – белый толстолобик (*Hypophthalmichthys molitrix*) и белый амур (*Ctenopharyngodon idella*) [5; 6]. Несмотря на низкую эффективность естественного нереста, эти фитофаги стали обычными, а пестрый толстолобик (*Hypophthalmichthys nobilis*), по данным последних лет, входит в число доминирующих видов [7]. Это обстоятельство актуализирует необходимость всестороннего изучения кормовой базы рыб и, в первую очередь – зоопланктона, который является ключевым звеном трофической цепи и основой питания молоди большинства видов рыб [8; 9].

Зоопланктон выполняет важнейшие функции в водной экосистеме: являясь консументом первого порядка, он регулирует развитие фито- и бактериопланктона, участвует в процессах самоочищения и служит индикатором трофического статуса водоема [10]. Исследования последних лет на водоемах-охладителях Центральной России [11] указывают на необходимость мониторинга планктонных сообществ в условиях продолжающегося антропогенного теплового воздействия. Однако детальный анализ сезонной динамики зоопланктона Десногорского водохранилища и его связи с гидрохимическими факторами

и развитием фитопланктона в последнее десятилетие не проводился.

Цель настоящей работы – изучить качественный и количественный состав зоопланктонного сообщества Десногорского водохранилища в вегетационный сезон 2025 г., оценить его сезонную динамику и выявить ключевые факторы среды, определяющие структуру и продукционные характеристики сообщества.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследования

Десногорское водохранилище – водоем-охладитель САЭС, расположенное на р. Десна. При нормальном подпорном уровне площадь водного зеркала составляет 44 км², средняя глубина – 7,6 м, максимальная – 22,0 м [1].

Станции отбора проб

Пробы отбирали на сети из 9 станций, выбранных с учетом основных зон водоема и градиента температурного воздействия (рис. 1).

Станции № 1 и 2 располагались в зоне выпадения р. Десна («речная зона»), станции № 3, 4 и 5 – в центральной части водохранилища («центральная зона»), станции № 6 и 7 – в глубоководной зоне у плотины («глубокая зона»), станции № 8 и 9 – в непосредственной близости от водосброса САЭС («зона влияния АЭС»). Съемки проводились в течение вегетационного сезона 2025 г. в три этапа, соответствующих основным гидрологическим сезонам: весна (апрель), лето (июнь) и осень (октябрь).

Отбор и обработка проб зоопланктона

Отбор проб зоопланктона выполняли согласно общепринятым методикам [12]. Пробы отбирали путем процеживания 100 л воды через планктонную сеть Джели из газа № 49 (размер ячеек 134 мкм). Фиксацию материала осуществляли 4%-ным раствором формалина. Камеральную обработку проб проводили в лабораторных условиях с использованием бинокулярного микроскопа МБС-10. Таксономическую идентификацию организмов осуществляли с помощью микроскопа Микромед 3 вар. 3-20 с использованием определителей [13]. Подсчет организмов вели по группам: Rotifera, Cladocera, Copepoda (отдельно учитывались науплиальные стадии). Биомассу зоопланктона рассчитывали по стандартным уравнениям зависимости массы от длины тела или с использованием табличных значений индивидуальной массы организмов [14].

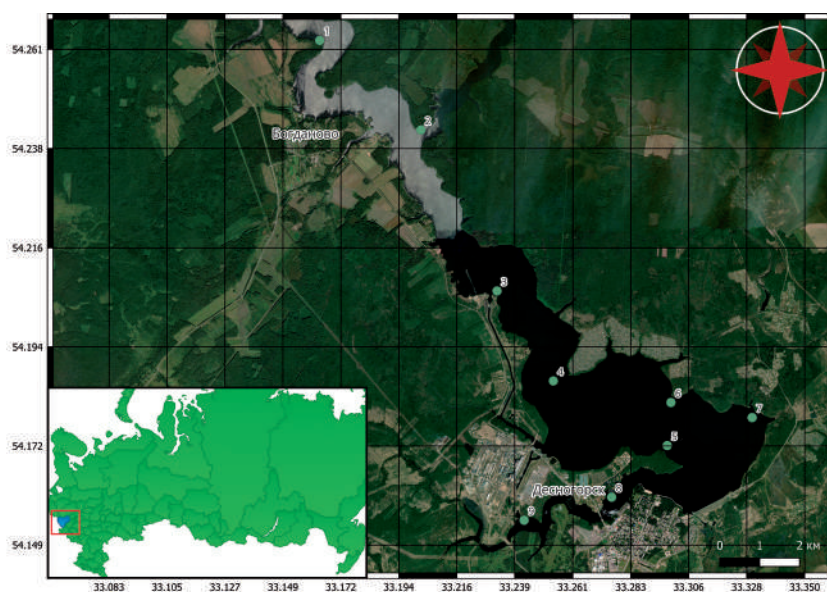


Рисунок 1. Карта-схема отбора проб зоопланктона на Десногорском водохранилище в вегетационный период 2025 года

Figure 1. Map of zooplankton sampling stations in the Desnogorsk Reservoir during the 2025 growing season

Гидрохимические исследования

Одновременно с отбором гидробиологических проб проводили измерения основных абиотических факторов. Температуру воды и содержание растворенного кислорода измеряли на месте с помощью портативного оксиметра. В лабораторных условиях пробы воды анализировали по следующим показателям: концентрация аммонийного азота (N-NH_4), нитрит-иона (N-NO_2), нитрат-иона (N-NO_3), фосфат-иона (P-PO_4), перманганатная окисляемость (ПО), биохимическое потребление кислорода за 5 суток (БПК₅), общее железо (Fe).

Статистический анализ

Статистическую обработку данных выполняли с использованием языка программирования R (версия 4.4.1) в среде RStudio. Для анализа использовали матрицу данных размерностью 27 наблюдений (9 станций $\times$ 3 сезона) и 14 переменных (температура, кислород, БПК₅, Fe, PO_4 , NH_4 , NO_2 , NO_3 , глубина, численность и биомасса фито- и зоопланктона).

Описательная статистика (среднее арифметическое, стандартное отклонение) рассчитывали для каждого сезона отдельно. Для выявления значимости различий между сезонами и зонами водоема применяли двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с логарифмированием данных для достижения

нормальности распределения. Апостериорные сравнения проводили с использованием критерия Тьюки (Tukey HSD).

Для оценки связи между количественными показателями зоопланктона и факторами среды рассчитывали коэффициенты корреляции Пирсона (r) для каждого сезона отдельно с последующей проверкой статистической значимости ($p < 0,05$).

Многомерные методы использовали для выявления основных градиентов и структурирования данных. Метод главных компонент (PCA) применяли к центрированным и нормированным данным. Для определения оптимального числа кластеров использовали график «метода локтя» (k -means elbow method), после чего

проводили кластеризацию методом k -средних и иерархический кластерный анализ (метод Варда, евклидово расстояние) для визуализации сходства станций.

Для количественной оценки вклада факторов в формирование биомассы зоопланктона построили множественную линейную регрессионную модель с пошаговым отбором предикторов. В качестве зависимой переменной выступала биомасса зоопланктона, в качестве независимых – все измеренные абиотические и биотические факторы. Значимость модели оценивали по F -критерию, вклад отдельных предикторов – по t -критерию.

Визуализацию результатов осуществляли с использованием пакетов ggplot2, factoextra, pheatmap.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрохимические показатели и температурный режим

В вегетационный сезон 2025 г. термический режим Десногорского водохранилища характеризовался значительной сезонной изменчивостью, обусловленной как естественными факторами, так и влиянием подогретых вод САЭС. Средняя температура воды весной составила $13,9 \pm 2,0$ °C, летом повышалась до $26,6 \pm 2,3$ °C, а осенью снижалась до $18,5 \pm 2,5$ °C (табл. 1). В зоне непосредственного влияния САЭС (станции № 8-9) в июне темпе-

Таблица 1. Гидрохимические и биологические показатели Десногорского водохранилища в вегетационный сезон 2025 г. ($M \pm SD$) / **Table 1.** Hydrochemical and biological parameters of the Desnogorsk Reservoir during the 2025 growing season ($M \pm SD$)

Показатель	Весна (n=9)	Лето (n=9)	Осень (n=9)
Температура, °C	13,9 ± 2,0	26,6 ± 2,3	18,5 ± 2,5
Кислород, мг/л	12,1 ± 1,1	9,7 ± 0,8	8,3 ± 0,4
Фосфат-ион, мг/л	0,08 ± 0,01	0,06 ± 0,01	0,14 ± 0,01
БПК ₅ , мг/л	2,7 ± 0,7	1,2 ± 0,2	0,9 ± 0,2
Численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	222,6 ± 87,3	64,1 ± 60,3	30,3 ± 25,2
Биомасса зоопланктона, г/м ³	0,60 ± 0,29	0,67 ± 1,01	0,27 ± 0,28
Численность фитопланктона, млн кл./л	13,4 ± 7,6	66,1 ± 39,6	2,0 ± 4,5
Биомасса фитопланктона, мг/л	4,0 ± 3,6	2,1 ± 2,8	0,19 ± 0,13

ратура достигала максимальных значений – 31,3 °C.

Содержание растворенного в воде кислорода закономерно изменялось в зависимости от сезона и температуры. Наибольшие концентрации отмечены весной ($12,1 \pm 1,1$ мг/л), минимальные – осенью ($8,3 \pm 0,4$ мг/л). В летний период в зоне влияния АЭС содержание кислорода у дна снижалось до 5,5 мг/л, что указывает на развитие дефицита кислорода в условиях перегрева водных масс.

Концентрация фосфат-ионов, выступающих ключевым биогенным элементом, варьировала от $0,06 \pm 0,01$ мг/л летом до $0,14 \pm 0,01$ мг/л осенью, что отражает сезонную динамику потребления фосфора фитопланктоном и процессы его регенерации. Значения БПК₅, характеризующие содержание легкоокисляемой органики, были максимальны весной ($2,7 \pm 0,7$ мг/л) и минимальны осенью ($0,9 \pm 0,2$ мг/л).

Количественные показатели зоопланктона и их сезонная динамика

Среднесезонные численность и биомасса зоопланктона в 2025 г. составили 105,66 тыс. экз./м³ и 0,5 г/м³, соответственно, что позволяет характеризовать водоем, по классификации М.Л. Пидгайко и соавторов [15], как малокормный.

Сезонная динамика количественных показателей характеризовалась отчетливыми пиками (рис. 2, табл. 1). Наибольшая средняя численность зоопланктона отмечена весной ($222,6 \pm 87,3$ тыс. экз./м³), что в 3,5 раза выше летних значений ($64,1 \pm 60,3$ тыс. экз./м³) и в 7,4 раза выше осенних ($30,3 \pm 25,2$ тыс. экз./м³). Весенний пик формировался преимущественно за счет массового развития коловраток (Rotifera), среди которых доминировал *Brachionus angularis*, отмеченный на всех станциях.

Максимальная средняя биомасса зафиксирована летом ($0,672 \pm 1,005$ г/м³), однако вы-

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) влияния сезона и зоны водоема на показатели зоопланктона / **Table 2.** Results of two-way ANOVA examining the effects of season and reservoir zone on zooplankton parameters

Показатель	Фактор	Сумма квадратов	df	F	p
Численность (log)	Сезон	4,695	2	20,40	< 0,001
	Зона	1,508	3	4,37	0,021
	Сезон × Зона	1,842	6	2,67	0,058
	Остаток	1,726	15		
Биомасса (log)	Сезон	1,849	2	5,54	0,016
	Зона	4,347	3	8,69	0,001
	Сезон × Зона	3,766	6	3,76	0,017
	Остаток	2,502	15		

Примечания: жирным шрифтом выделены статистически значимые эффекты ($p < 0,05$). Данные логарифмированы для нормализации распределения.

Сезонная изменчивость ключевых показателей

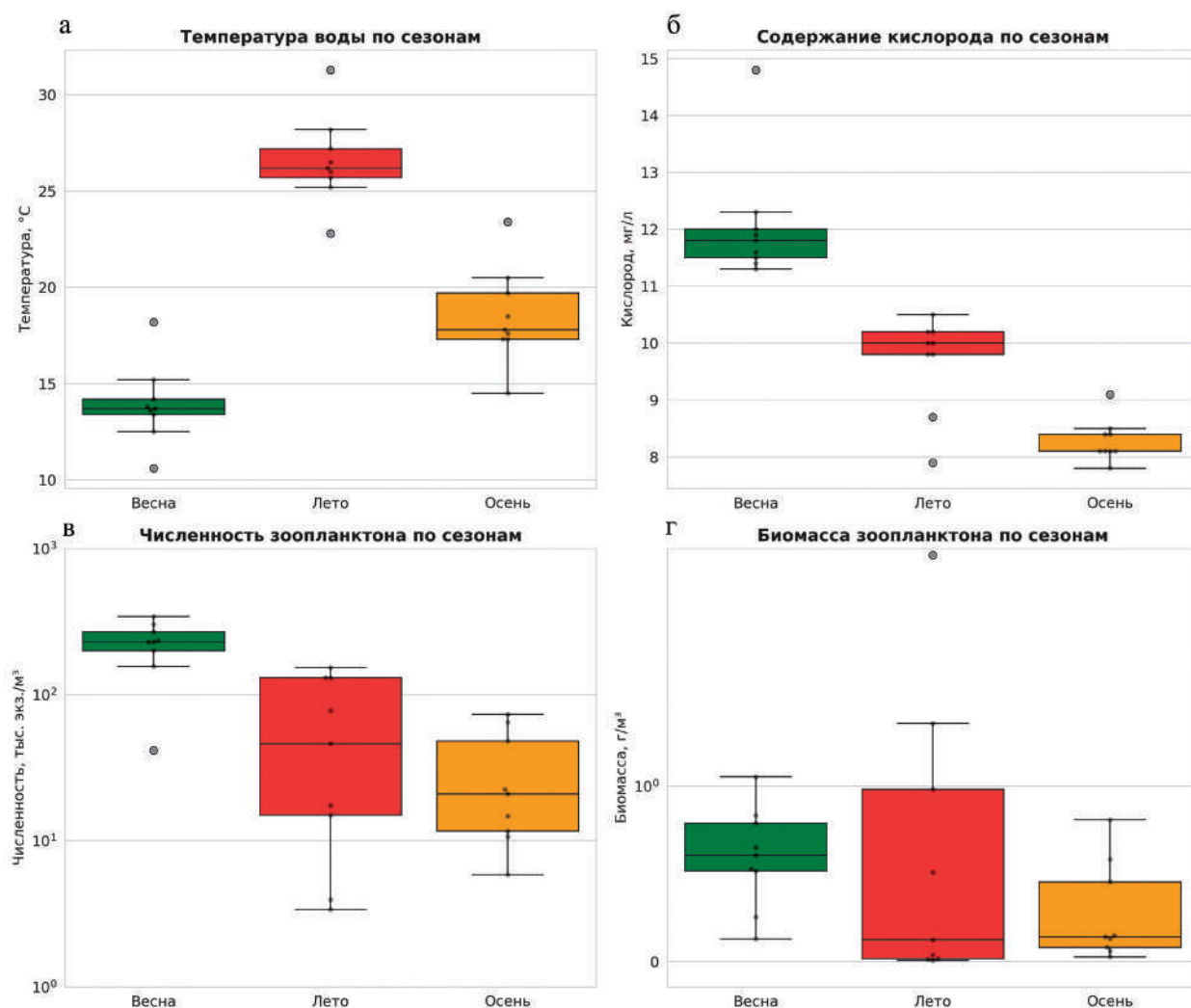


Рисунок 2. Сезонная динамика основных гидрохимических и биологических показателей Десногорского водохранилища в 2025 г.: (а) – температура воды, °С; (б) – содержание растворенного кислорода, мг/л; (в) – численность зоопланктона, тыс. экз./м³; (г) – биомасса зоопланктона, г/м³. Прямоугольники соответствуют межквартильному размаху (25–75%), горизонтальная линия внутри – медиана, «усы» – размах без выбросов, точки – индивидуальные значения

Figure 2. Seasonal dynamics of the main hydrochemical and biological parameters of the Desnogorsk Reservoir in 2025: (a) – water temperature, °C; (b) – dissolved oxygen concentration, mg/L; (c) – zooplankton abundance, $\times 10^3$ ind./m³; (d) – zooplankton biomass, g/m³. Boxes represent the interquartile range (25th–75th percentiles), the horizontal line inside the box indicates the median, whiskers show the range without outliers, and dots represent individual values

сокая вариабельность (коэффициент вариации 149,6%) указывает на крайне неравномерное пространственное распределение. Увеличение биомассы в летний период обусловлено развитием ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*), достигавших высоких показателей на станциях речной зоны (№ 1-2). На станциях, расположенных в зоне влияния АЭС (№ 8-9), значения численности и биомассы в летний период были минимальными. Осенью количественные показатели зоопланктона были наименьшими за

весь период наблюдений (численность $30,3 \pm 25,2$ тыс. экз./м³, биомасса $0,269 \pm 0,277$ г/м³).

Сезонная и пространственная изменчивость (дисперсионный анализ)

Двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) выявил значимое влияние как сезона, так и зоны водоема на количественные показатели зоопланктона (табл. 2).

Для численности зоопланктона фактор сезона оказался наиболее значимым ($F=20,40$,

$p < 0,001$), объясняя 47,8% общей дисперсии. Пространственный фактор (зона водоема) также вносил существенный вклад ($F=4,37$, $p=0,021$). Взаимодействие факторов сезон $\times$ зона не достигло уровня статистической значимости ($p=0,058$), что указывает на независимый характер сезонных и пространственных изменений численности.

Для биомассы зоопланктона, напротив, все факторы оказались значимыми ($p < 0,05$). Наибольший вклад вносила пространственная неоднородность (зона водоема: $F=8,69$, $p=0,001$), а также было обнаружено значимое взаимодействие сезона и зоны ($F=3,76$, $p=0,017$). Это свидетельствует о том, что характер сезонной динамики биомассы различается в разных зонах водоема, что, вероятно, связано с неоднородностью термического режима и влиянием подогретых вод САЭС.

Таксономический состав и видовое разнообразие

Всего в вегетационный сезон 2025 г. было зафиксировано 42 таксона зоопланктона: 19 таксонов коловраток, 18 таксонов ветвистоусых и 5 таксонов веслоногих ракообразных. Наибольшее видовое разнообразие коловраток отмечено весной, ветвистоусых – летом.

На всех станциях и во все сезоны встречались коловратка *Brachionus angularis* и ветвистоусый рачок *Bosmina longirostris*. Широким распространением в течение всего вегетационного периода характеризовались коловратки *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Asplanchna priodonta*, представители рода *Polyarthra*, а среди ветвистоусых – *Chydorus sphaericus*, *Daphnia galeata* и *Diaphanosoma brachyurum*.

В летний период на станции № 3 был отмечен хищный ветвистоусый рачок *Bythotrephes brevimanus*, на станции № 6 – представитель рода *Pleuroxus* и *Polyphemus pediculus*. Единич-

ные находки осенью включали коловратку *Brachionus diversicornis* и ветвистоусых *Bosmina coregoni* и *Daphnia cristata*.

Веслоногие ракообразные (Copepoda) были представлены отрядами Cyclopoida и Calanoida, причем их личинки (науплиальные стадии) присутствовали в пробах во все сезоны на большинстве станций. На станции № 2 осенью были отмечены личинки дрейссен (Veliger).

Факторы, определяющие развитие зоопланктона (корреляционный анализ)

Корреляционный анализ выявил существенные сезонные различия в структуре связей между биомассой зоопланктона и абиотическими и биотическими факторами (рис. 3, табл. 3).

Весной статистически значимых корреляций не обнаружено, однако прослеживались определенные тенденции: биомасса зоопланктона отрицательно коррелировала с содержанием кислорода ($r = -0,65$, $p=0,06$) и положительно – с биомассой фитопланктона ($r=0,51$, $p=0,16$).

В летний период картина принципиально изменилась. Обнаружена сильная отрицательная корреляция биомассы зоопланктона с температурой воды ($r = -0,70$, $p=0,037$), что подтверждает угнетающее влияние перегрева вод в зоне влияния САЭС. Также отмечена значимая положительная связь биомассы зоопланктона с концентрацией фосфат-иона ($r=0,65$, $p=0,056$) и отрицательная – с численностью фитопланктона ($r = -0,83$, $p=0,006$). Последнее может свидетельствовать о том, что в условиях дефицита кислорода (вызванного прогревом воды) фитопланктон из источника пищи трансформируется в конкурента за кислород. Высокие температуры, как известно, благоприятны для развития фитопланктона, но при

Таблица 3. Коэффициенты корреляции Пирсона (r) между биомассой зоопланктона и основными абиотическими и биотическими факторами / **Table 3.** Pearson correlation coefficients (r) between zooplankton biomass and main abiotic and biotic factors

Фактор	Весна	Лето	Осень
Температура	0,22	-0,70*	-0,46
Кислород	-0,65	0,41	0,66
Фосфат-ион	0,15	0,65	-0,52
БПК ₅	-0,42	-0,64	0,77*
Численность фитопланктона	0,05	-0,83**	0,46
Биомасса фитопланктона	0,51	-0,45	0,10

Примечания: * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$.

Корреляционные матрицы гидрохимических и биологических показателей по сезонам

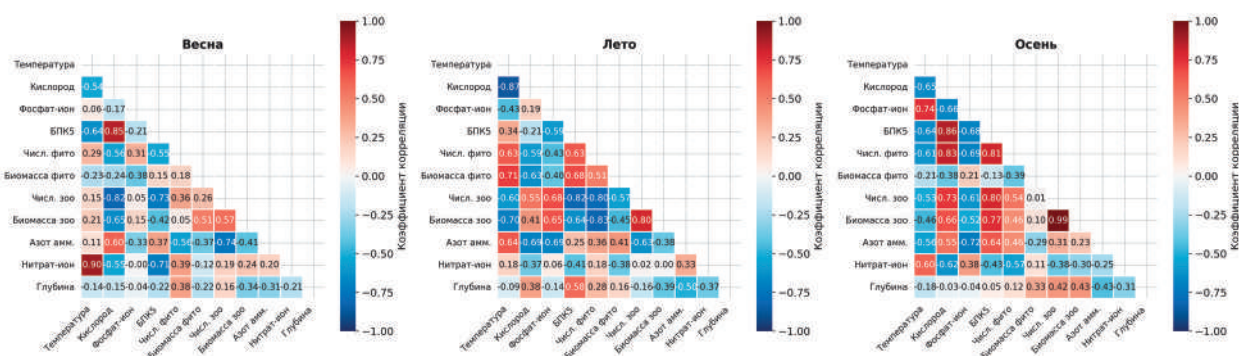


Рисунок 3. Матрицы корреляций Пирсона между гидрохимическими и биологическими показателями в весенний, летний и осенний периоды. Красным цветом обозначены положительные корреляции, синим – отрицательные. Интенсивность цвета соответствует силе связи

Figure 3. Pearson correlation matrices between hydrochemical and biological parameters in spring, summer, and autumn. Red indicates positive correlations, blue indicates negative correlations. Color intensity corresponds to correlation strength

этом фитопланктон мало чувствителен к недостатку кислорода [2; 3].

Осенью наиболее значимой оказалась положительная связь биомассы зоопланктона с БПК₅ ($r=0,77$, $p=0,016$), что отражает усиление роли деструкционных процессов в формировании кормовой базы.

Структура многомерных данных (метод главных компонент, PCA)

Метод главных компонент (PCA) позволил визуализировать основные закономерности в структуре гидробиологических данных (рис. 4). Первые две главные компоненты объясняли 66,0% общей дисперсии (PC1–37,2%, PC2–28,8%), что является хорошим показателем для интерпретации экологических градиентов.

Третья главная компонента (PC3) объясняет 9,5% общей дисперсии и, согласно анализу нагрузок, положительно коррелирует с содержанием нитрат-иона ($r=0,30$) и отрицательно – с аммонийным азотом ($r=-0,37$). На биплоте наблюдается разделение весенних и летних станций вдоль PC3, что может отражать различия в форме азота, преобладающей в разные сезоны. Весенние станции тяготеют к области положительных значений PC3 (нитратное преобладание), тогда как летние – к отрицательным (аммонийное преобладание).

Четко выраженных пространственных кластеров не наблюдается – станции из разных зон перемешаны, что указывает на доминирование сезонного фактора над пространственным. Тем не менее, прослеживается тенденция: станции речной зоны (№ 1-2, синий)

чаще располагаются в области положительных значений PC2, что связано с повышенным содержанием фосфатов, тогда как станции зоны АЭС (№ 8-9, красный) тяготеют к отрицательным значениям PC3, что может отражать накопление аммонийного азота в условиях дефицита кислорода.

Анализ нагрузок переменных (табл. 4) показал, что PC1 положительно связана с БПК₅ ($r=0,41$), содержанием кислорода ($r=0,39$) и железом общим ($r=0,36$), и отрицательно – с температурой воды ($r=-0,32$). Таким образом, PC1 интерпретируется как градиент «температура – органическое загрязнение»: от холодных, хорошо аэрируемых вод к теплым с повышенным содержанием органики.

PC2 положительно коррелирует с фосфат-ионом ($r=0,45$) и нитратами ($r=0,30$), и отрицательно – с численностью фитопланктона ($r=-0,41$) и перманганатной окисляемостью ($r=-0,41$). Это отражает трофический градиент, связанный с потреблением биогенных элементов фитопланктоном и процессами продукции-деструкции органического вещества.

На PCA-биплоте (рис. 4a) четко выделяются три группы станций, соответствующие сезонам. Весенние станции располагаются в области положительных значений PC1, что соответствует высокому содержанию кислорода и БПК₅. Летние станции группируются в области отрицательных значений обеих компонент, что отражает высокие температуры и развитие фитопланктона. Осенние станции занимают область положительных значений PC2, что связано с повышенным содержанием фосфатов.

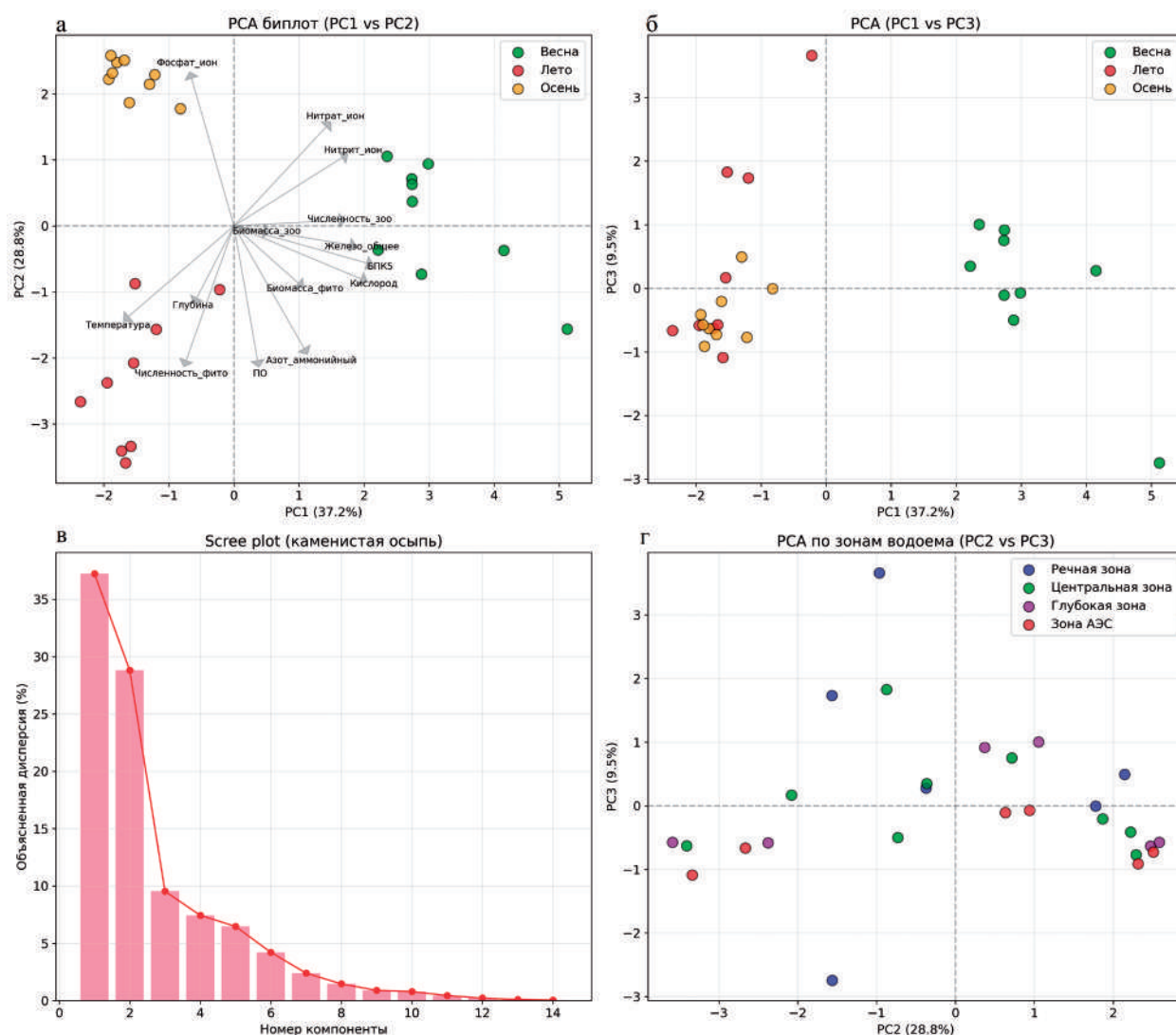


Рисунок 4. Ординация станций отбора проб в пространстве главных компонент (а) – биplot первых двух главных компонент (PC1 и PC2). Точками показаны станции, цветом выделены сезоны: зеленый – весна, красный – лето, оранжевый – осень. Стрелками показаны векторы исходных переменных; (б) – проекция станций на плоскость PC1 и PC3 (9,5% дисперсии); (в) – график «каменистой осыпи» (scree plot), показывающий вклад каждой компоненты в общую дисперсию; (г) – распределение станций в пространстве PC2 и PC3 с группировкой по зонам водоема: синий – речная зона, зеленый – центральная, фиолетовый – глубокая, красный – зона АЭС

Figure 4. Ordination of sampling stations in the space of principal components: (a) – biplot of the first two principal components (PC1 and PC2). Points represent stations, colors indicate seasons: green – spring, red – summer, orange – autumn. Arrows show vectors of original variables; (b) – projection of stations onto the PC1 and PC3 plane (9,5% of variance); (c) – scree plot showing the contribution of each component to the total variance; (d) – distribution of stations in the PC2 and PC3 space, grouped by reservoir zone: blue – riverine zone, green – central zone, purple – deep-water zone, red – NPP impact zone

График «каменистой осыпи» (рис. 4в) подтверждает, что для описания структуры данных достаточно первых трех компонент, которые в сумме объясняют 75,5% дисперсии.

Кластерный анализ

Для определения оптимального числа кластеров использовали график «метода локтя»

(рис. 5). Точка перегиба на графике соответствовала $k=4$, что было выбрано для дальнейшего анализа методом k -средних (табл. 5).

Кластеризация методом k -средних ($k=4$) позволила выделить четыре группы станций, различающихся по комплексу гидрохимических и биологических показателей (табл. 5):



Таблица 4. Вклад переменных в первые две главные компоненты (факторные нагрузки) / **Table 4.** Contribution of variables to the first two principal components (factor loadings)

Переменная	PC1	PC2
БПК ₅	0,408	-0,113
Кислород	0,391	-0,161
Железо общее	0,357	-0,058
Нитрит-ион	0,333	0,207
Численность зоо	0,323	0,017
Нитрат-ион	0,284	0,300
Азот аммонийный	0,216	-0,372
Биомасса фито	0,198	-0,174
Биомасса зоо	0,091	-0,016
ПО	0,073	-0,408
Температура	-0,325	-0,275
Фосфат-ион	-0,131	0,447
Глубина	-0,115	-0,219
Численность фито	-0,147	-0,408

Примечания: жирным шрифтом выделены нагрузки >|0.3|, определяющие интерпретацию компонент

Кластер 0 объединил все летние станции (n=9) с минимальными значениями биомассы зоопланктона (0,005-3,011 г/м³) и максимальными температурами. Это зона наиболее сильного теплового воздействия.

Кластер 1 включает все осенние станции (n=9) с промежуточными показателями био-

массы и повышенным содержанием фосфатов.

Кластер 2 представлен только весенней станцией № 1 (речная зона) с минимальной биомассой зоопланктона среди весенних проб (0,128 г/м³), что, вероятно, связано с влиянием речного стока и меньшим прогреванием вод на этом участке.

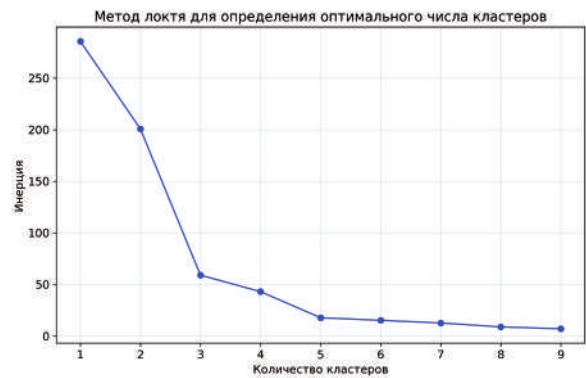


Рисунок 5. График «метода локтя» для определения оптимального числа кластеров при k-средних. По оси X – число кластеров (k), по оси Y – сумма квадратов расстояний внутри кластеров (инерция)

Figure 5. Elbow method plot for determining the optimal number of clusters for k-means clustering. The X-axis shows the number of clusters (k), the Y-axis shows the within-clusters sum of squares (inertia)

Таблица 5. Характеристика кластеров, выделенных по гидрохимическим и биологическим показателям / **Table 5.** Characteristics of clusters identified based on hydrochemical and biological parameters

Параметр	Кластер 0 (n=9)	Кластер 1 (n=9)	Кластер 2 (n=1)	Кластер 3 (n=8)
Сезонный состав	Лето	Осень	Весна	Весна
Зональное распределение	Все зоны	Все зоны	Речная зона	Все зоны, кроме ст.1
Биомасса зоо, г/м ³	0.01–3.01	0.02–0.81	0.13	0.25–1.05
Температура, °C	высокая	средняя	низкая	низкая
Фосфаты, мг/л	низкие	высокие	средние	средние

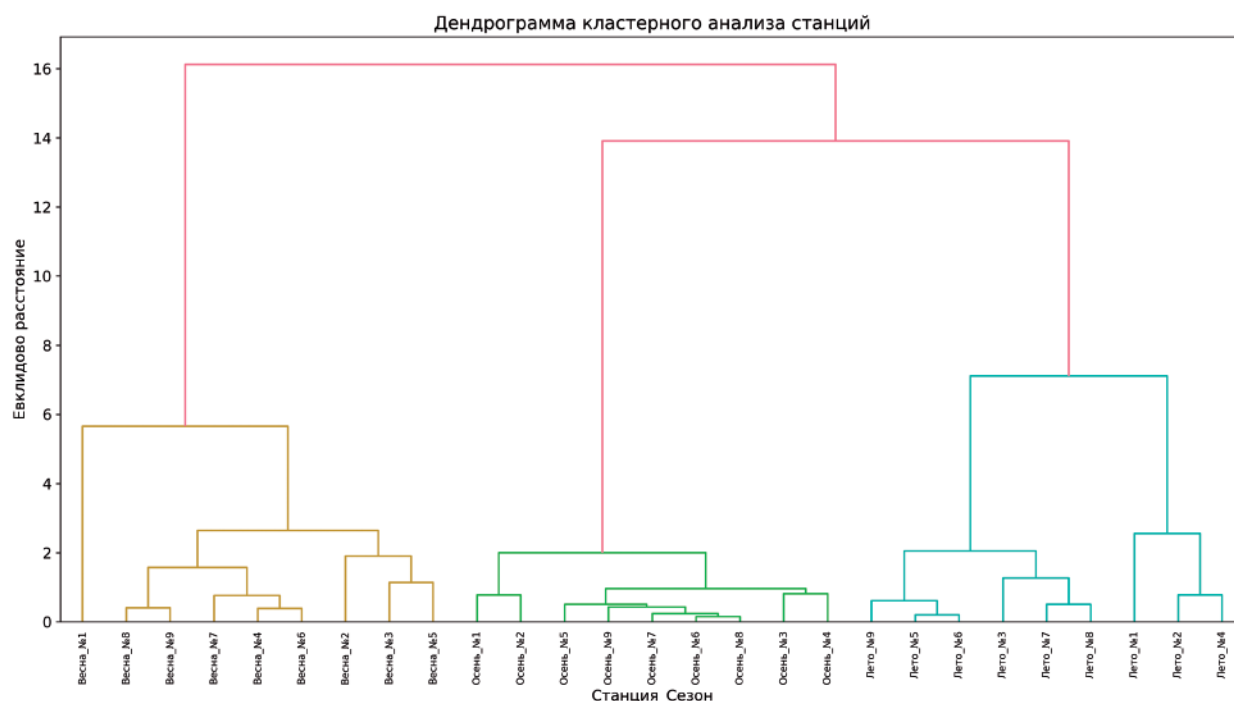


Рисунок 6. Дендрограмма иерархического кластерного анализа станций отбора проб (метод Варда, евклидово расстояние)

Figure 6. Dendrogram of hierarchical cluster analysis of sampling stations (Ward's method, Euclidean distance)

Кластер 3 объединил остальные весенние станции ($n=8$) с максимальными значениями численности и биомассы зоопланктона. Это зона оптимальных условий для развития сообщества в весенний период.

Иерархический кластерный анализ (метод Варда, евклидово расстояние) позволил визуализировать степень сходства между станциями (рис. 6).

На дендрограмме выделяются два основных кластера на уровне расстояния ~ 3.5 :

Кластер А (левая ветвь) включает все весенние станции (Весна_№1-Весна_№9). Внутри этого кластера наблюдается обособление станции №1 (речная зона), что отражает ее специфический гидрохимический режим в весенний период.

Кластер В (правая ветвь) объединяет летние и осенние станции, что свидетельствует о большем сходстве условий в эти сезоны по сравнению с весной. Это может быть связано с установившимся термическим режимом и стабилизацией трофических процессов в экосистеме после весенней перестройки.

Полученная кластерная структура подтверждает результаты дисперсионного анализа, показавшего значимые различия между сезонами, и позволяет предположить, что

основной гидрохимический и биологический градиент в водоеме проходит между весной и остальной частью вегетационного сезона.

Регрессионный анализ (факторы формирования биомассы)

Для количественной оценки вклада различных факторов в формирование биомассы зоопланктона была построена множественная линейная регрессионная модель. Модель объясняла 50,8% изменчивости биомассы ($R^2=0,508$, скорректированный $R^2=0,327$, $F=2,81$, $p=0,035$) (табл. 6).

Наибольший вклад в модель вносили два фактора. Содержание фосфат-иона имело отрицательный коэффициент ($\beta=-0,72$, $p=0,053$), указывая на то, что высокие концентрации фосфора (вероятно, оставшиеся не востребуемыми фитопланктоном) соответствуют низкой биомассе зоопланктона. Численность фитопланктона также отрицательно влияла на биомассу зоопланктона ($\beta=-0,55$, $p=0,019$). Отрицательный характер связи с фитопланктоном, особенно выраженный в летний период, подтверждает гипотезу о конкурентных отношениях в условиях дефицита кислорода и высоких температур, когда фитопланктон выступает

не столько кормовой базой, сколько конкурентом за ресурсы.

Остальные факторы (БПК₅, температура, глубина, биомасса фитопланктона, содержание кислорода) не показали статистически значимого влияния ($p > 0,05$).

Полученная регрессионная модель подтверждает, что в условиях водоема-охладителя ключевыми факторами, лимитирующими развитие зоопланктона, являются температурный режим и трофический статус (содержание биогенных элементов и развитие фитопланктона).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования позволили получить комплексную характеристику современного состояния зоопланктонного сообщества Десногорского водохранилища – типичного водоема-охладителя атомной электростанции. Полученные данные свидетельствуют о существенной трансформации структуры и количественных показателей зоопланктона под влиянием термического и антропогенного факторов, а также выявляют сложные межкомпонентные взаимодействия в пелагиали водохранилища.

Трофический статус и кормовая база

Среднесезонные показатели биомассы зоопланктона (0,5 г/м³) позволяют отнести Десногорское водохранилище по классификации М.Л. Пидгайко и соавторов [15] к категории малокормных водоемов. Это согласуется с данными, полученными на других водоемах-охладителях средней полосы России. Так, например, в Ивановском водохранилище, в зоне влияния Конаковской ГРЭС, биомасса зоопланктона также не превышала средних значений, характерных для мезотрофных водоемов, при этом отмечалась существенная

пространственная неоднородность распределения [3].

Несмотря на невысокие среднесезонные значения, сезонная динамика количественных показателей демонстрирует отчетливые пики, характерные для водоемов умеренных широт. Весенний пик численности, формируемый коловратками, и летний пик биомассы, обусловленный развитием ветвистоусых ракообразных, являются типичными для пресноводных экосистем [8]. Однако в условиях водоема-охладителя эти процессы имеют свою специфику.

Сезонная динамика и роль термического фактора

Ключевым фактором, определяющим сезонную динамику зоопланктона в Десногорском водохранилище, выступает термический режим, формируемый под влиянием сброса подогретых вод САЭС. Выявленная методом главных компонент, структура данных отчетливо разделяет станции по сезонам, причем PC1 (37,2% дисперсии) интерпретируется нами как градиент «температура-органическое загрязнение». Это согласуется с классическими представлениями о ведущей роли температурного фактора в структурировании планктонных сообществ [2].

Особого внимания заслуживает, обнаруженная летом, сильная отрицательная корреляция биомассы зоопланктона с температурой воды ($r = -0,70$, $p = 0,037$). Этот результат принципиально важен, поскольку демонстрирует, что в условиях водоема-охладителя зависимость «температура-развитие зоопланктона» не является линейно положительной. Напротив, превышение некоторого порогового значения температуры (в наших наблюдениях – выше 26-28 °C) приводит не к стимуляции,

Таблица 6. Результаты множественного регрессионного анализа (зависимая переменная – биомасса зоопланктона) / **Table 6.** Results of multiple regression analysis (dependent variable: zooplankton biomass)

Предиктор	Коэффициент (β)	Стандартная ошибка	t	p
Константа	0,512	0,099	5,19	< 0,001
Фосфат-ион	-0,718	0,348	-2,06	0,053
Численность фито	-0,554	0,215	-2,57	0,019
БПК ₅	-0,473	0,389	-1,22	0,238
Температура	-0,136	0,274	-0,50	0,626
Глубина	-0,063	0,115	-0,55	0,591
Биомасса фито	0,032	0,170	0,19	0,854
Кислород	0,028	0,483	0,06	0,954

Примечания: $R^2 = 0,508$, скорректированный $R^2 = 0,327$, p модели = 0,035. Жирным шрифтом выделены значимые предикторы ($p < 0,05$)

а к угнетению зоопланктонного сообщества. Аналогичные эффекты ранее описывались Ф.Д. Мордухаем-Болтовским [2], который отмечал, что в летний период перегрев воды в зоне сбросатеплыхводможетприводитькдеградации и гибели планктонных организмов.

Экстремально высокие температуры, зафиксированные нами в зоне влияния АЭС (до 31,3 °C), в сочетании с падением концентрации растворенного кислорода (до 5,5 мг/л у дна), создают стрессовые условия для гидробионтов. Именно этим объясняется тот факт, что на станциях № 8-9 в летний период численность и биомасса зоопланктона были минимальными, а выделенный кластерным анализом Кластер 0, объединивший все летние станции, характеризовался наиболее низкими показателями.

Пространственная неоднородность и взаимодействие факторов

Дисперсионный анализ выявил значимое влияние пространственного фактора (зоны водоема) на биомассу зоопланктона, причем доля объясненной дисперсии для этого фактора оказалась даже выше, чем для сезонного. Это указывает на существенную гетерогенность условий в разных участках водохранилища. Особенно показательно обнаруженное значимое взаимодействие факторов *сезон × зона* ($p=0,017$), свидетельствующее о том, что сезонная динамика протекает несинхронно в разных зонах водоема.

Максимальные летние биомассы, зафиксированные в речной зоне (станции № 1-2), вероятно, обусловлены двумя причинами. Во-первых, здесь температура воды несколько ниже, благодаря поступлению речных вод, что создает более комфортные условия. Во-вторых, речная зона характеризуется повышенным содержанием биогенных элементов, поступающих с водосбора, что стимулирует развитие фитопланктона. Напротив, в зоне влияния АЭС высокая температура в сочетании с дефицитом кислорода подавляет развитие зоопланктона, несмотря на достаточное содержание биогенных элементов.

Интересно, что, как показал иерархический кластерный анализ, станции зоны АЭС (№ 8-9) не образуют обособленной группы, а распределяются по сезонным кластерам. Это означает, что, несмотря на локальный перегрев, сезонный фактор оказывается более сильным, чем пространственный. Вероятно, это связано с активным водообменом и перемешиванием водных масс в водохранилище, что частично нивелирует локальные эффекты подогрева.

Трофические взаимодействия: зоопланктон и фитопланктон

Одним из наиболее интересных результатов работы является выявление характера взаимоотношений между зоо- и фитопланктоном в разных сезонах. Весной биомасса зоопланктона положительно коррелировала с биомассой фитопланктона ($r=0,51$), что отражает типичные трофические связи: развитие фитопланктона стимулирует развитие питающихся им зоопланктеров.

Летом, однако, картина принципиально меняется. Обнаружена сильная отрицательная корреляция биомассы зоопланктона с численностью фитопланктона ($r=-0,83$, $p=0,006$). Мы интерпретируем этот результат как проявление конкурентных отношений в условиях теплового стресса. В летний период, при высоких температурах и дефиците кислорода, фитопланктон, менее чувствительный к недостатку кислорода, продолжает активно развиваться, потребляя биогенные элементы и ухудшая кислородный режим. Зоопланктон, напротив, испытывает угнетение. В результате фитопланктон из трофического ресурса трансформируется в конкурентный компонент экосистемы. Подобные эффекты ранее отмечались в литературе: в условиях эвтрофирования и теплового загрязнения баланс трофических взаимодействий может смещаться от пастбищных к детритным пищевым цепям [16].

Подтверждением этой гипотезы служит и отрицательная связь биомассы зоопланктона с содержанием фосфат-иона в летне-осенний период. Высокие концентрации фосфора, остающиеся невостребованными фитопланктоном или, напротив, активно им потребляемые, по-разному влияют на зоопланктон. Регрессионная модель показала, что фосфат-ион является одним из ключевых предикторов биомассы зоопланктона ($\beta=-0,72$, $p=0,053$), причем связь отрицательная. Это может означать, что в условиях нашего водоема фосфор лимитирует развитие фитопланктона, опосредованно влияя на зоопланктон, либо высокие концентрации фосфора сопряжены с зонами загрязнения, неблагоприятными для зоопланктона.

Видовое разнообразие и индикаторное значение

Таксономический состав зоопланктона Десногорского водохранилища (42 таксона) типичен для равнинных водохранилищ средней полосы России и близок к таковому в других водоемах-охладителях [4; 11]. Широкое распространение эврибионтных видов (*Brachionus*

angularis, *Keratella cochlearis*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*) свидетельствует о достаточно высокой толерантности сообщества к антропогенному воздействию.

Вместе с тем, присутствие в летних пробах хищных ветвистоусых (*Bythotrephes brevimanus*, *Leptodora kindtii*, *Polyphemus pediculus*) указывает на усложнение трофической структуры пелагиали в теплый период. Хищный зоопланктон может оказывать существенное давление на мирных ветвистоусых и коловраток, что также вносит вклад в снижение их численности летом. К сожалению, наши данные не позволяют количественно разделить вклад пресса хищников и абиотических факторов в летнюю депрессию зоопланктона, что является перспективой дальнейших исследований.

Регрессионная модель и прогнозирование

Построенная множественная линейная регрессионная модель объясняет 50,8% изменчивости биомассы зоопланктона, что является хорошим показателем для экологических исследований. Модель подтверждает, что ключевыми факторами, лимитирующими развитие зоопланктона, являются содержание фосфат-иона ($p=0,053$) и численность фитопланктона ($p=0,019$). Отсутствие значимого вклада температуры в модель, при наличии сильной парной корреляции, объясняется, вероятно, тем, что влияние температуры опосредовано через другие факторы (кислородный режим, развитие фитопланктона), которые включены в модель и «перехватывают» эффект.

Полученная модель может быть использована для предварительной оценки состояния кормовой базы в зависимости от гидрохимических показателей, однако требует дальнейшей валидации на расширенном материале.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в вегетационный сезон 2025 г. установлено, что зоопланктонное сообщество Десногорского водохранилища функционирует в условиях выраженного термического градиента, создаваемого сбросом подогретых вод САЭС. Среднесезонные показатели биомассы ($0,5 \text{ г/м}^3$) характеризуют водоем как малокормный. Выявлена четкая сезонная динамика с весенним пиком численности (за счет коловраток) и летним пиком биомассы (за счет ветвистоусых), однако летний пик реализуется лишь в речной зоне, тогда как в зоне влияния АЭС количественные показатели минимальны.

Впервые для данного водоема количественно показано, что высокая летняя температура (выше $26-28^\circ\text{C}$) выступает не стимулирую-

щим, а лимитирующим фактором, подавляя развитие зоопланктона и трансформируя его взаимоотношения с фитопланктоном от трофических к конкурентным. Метод главных компонент и кластерный анализ позволили объективно выделить основные экологические градиенты и подтвердили ведущую роль сезонного фактора в структурировании сообщества.

Полученные результаты восполняют пробел в знаниях о современном состоянии планктонных сообществ Десногорского водохранилища и могут служить основой для организации мониторинга и прогнозирования изменений кормовой базы рыб в условиях продолжающегося антропогенного теплового воздействия.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Вклад в работу авторов: **И.А. Жернаков** – идея статьи, подготовка статьи; **Д.Ю. Тюлин** – сбор и анализ данных, идея статьи, подготовка статьи; **А.И. Никитенко** – подготовка материалов статьи, статистическая обработка данных; **А.В. Солодовник** – анализ данных, подготовка статьи; **Д.В. Горячев** – анализ данных, подготовка статьи.

The authors declare that there is no conflict of interest. Contributions to the work of the authors: **I.A. Zhernakov** – article concept, article preparation; **D.Yu. Tyulin** – data collection and analysis, article concept, article preparation; **A.I. Nikitenko** – preparation of article materials, statistical data processing; **A.V. Solodovnik** – data analysis, article preparation; **D.V. Goryachev** – data analysis, article preparation.

ЛИТЕРАТУРА И ИСТОЧНИКИ

1. Лапин С.А., Гангнус И.А., Зозуля Н.М. Специфика сезонной изменчивости гидролого-гидрохимических характеристик Десногорского водохранилища // Вопросы рыболовства. 2014. Т. 15. № 3. С. 277-284.
2. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов (обзор) // Труды Института биологии внутренних вод Академии наук СССР. 1975. № 27(30). С. 7-69.
3. Ривьер И.К. Зоопланктон Ивановского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС // Труды Института биологии внутренних вод Академии наук СССР. 1975. № 27(30). С. 211-219.
4. Лапина Н.М., Грузевич А.К., Гангнус И.А., Тригуб А.Г. Экспедиционные исследования среды обитания гидробионтов в пресноводных водоемах центральной части России в 2015 г // Труды ВНИРО. 2016. Т. 159. С. 207-210.
5. Быков А.Д., Бражник С.Ю. Ихтиологические исследования водных объектов Центральной России // Вопросы рыболовства. 2014. Т. 15. № 3. С. 238-261.

6. Быков А.Д. Промыслово-биологическая характеристика толстолобика Десногорского водохранилища // Рыбное хозяйство. 2020. № 4. С. 79-84. <https://doi.org/10.37663/0131-6184-2020-4-79-84>
7. Быков А.Д. Чужеродные виды рыб в водоёмах-охладителях АЭС и ГРЭС Центральной России // Российский журнал биологических инвазий. 2023. Т. 16. № 2. С. 23-39. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-16-2-23-39>
8. Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. – М.: Наука. 2005. 263 с.
9. Straille D. Effects of Anthropogenic Stressors on Crustacean Zooplankton in Lakes // Ecology and Conservation / Ed. by M. Thiel, L. Gutov. New York: Oxford Academic, 2025. Vol. 10. <https://doi.org/10.1093/oso/9780197768242.003.0010>
10. Богатова И.Б. Теоретические основы и новые методы создания естественной кормовой базы для рыбоводства // Избранные труды ВНИИПРХ. Книга 2. Том III–IV. – Дмитров: ВНИИПРХ. 2002. 560 с.
11. Жернаков И.А., Тюлин Д.Ю., Никитенко А.И., Солодовник А.В., Горячев Д.В., Желтова М.С. Зоопланктон Новомичуринского водохранилища весной 2024 и 2025 г // Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры. 2025. С. 71-80.
12. Винберг Г.Г., Лаврентьева Г.М. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. – Л.: ГосНИОРХ, Зоолог. ин-т АН СССР. 1982. 33 с.
13. Цалолыхин С.Я. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. – СПб.: Наука. 2004. 528 с.
14. Балущкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озёр. – Л.: ЗИН АН СССР. 1979. С. 58.
15. Пидгайко М.Л., Александров Б.А., Иоффе Ц.И., Салазкин А.А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Известия ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 205-225.
16. Lepori F. Effects of zooplankton structure and phosphorus concentration on phytoplankton biomass in a freshwater pelagic food chain // Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie. 2019. Vol. 192. P. 10-20. <https://doi.org/10.1127/fal/2019/1189>
- tute of Biology of Inland Waters of the USSR Academy of Sciences. No. 27(30). Pp. 211-219. (In Russ.)
4. Lapina N.M., Gruzevich A.K., Gangnus I.A., Trigub A.G. 2016. Expeditionary studies of the habitat aquatic organisms in freshwater reservoirs of the central part of Russia in 2015 // Proceedings of VNIRO. Vol. 159. Pp. 207-210. (In Russ.)
5. Bykov A.D., Brazhnik S.Y. 2014. Ichthyological studies of water bodies of Central Russia // Fishing issues. Vol. 15. No. 3. Pp. 238-261. (In Russ.)
6. Bykov A.D. 2020. Commercial and biological characteristics of the silver carp of the Desnogorsk reservoir // Fisheries. No. 4. Pp. 79-84. <https://doi.org/10.37663/0131-6184-2020-4-79-84>. (In Russ.)
7. Bykov A.D. 2023. Alien fish species in cooling ponds of nuclear power plants and power plants of Central Russia // Russian Journal of Biological Invasions. Vol. 16. No. 2. Pp. 23-39. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-16-2-23-39>. (In Russ.)
8. Krylov A.V. 2005. Zooplankton of lowland small rivers. – Moscow: Nauka. 263 p.
9. Streil D. 2025. The impact of anthropogenic stressors on zooplankton of crustaceans in lakes // Ecology and nature protection / edited by M. Til, L. Gutov. – New York: Oxford Academic University, Volume 10. <https://doi.org/10.1093/oso/9780197768242.003.0010>
10. Bogatova I.B. 2002. Theoretical foundations and new methods of creating a natural food base for fish farming // Selected works of VNIIPRKH. Book 2. Volume III–IV. – Dmitrov: VNIIPRKH. 560 p. (In Russ.)
11. Zhernakov I.A., Tyulin D.Yu., Nikitenko A.I., Solodovnik A.V., Goryachev D.V., Zheltova M.S. 2025. Zooplankton of the Novomichurinsky reservoir in the spring of 2024 and 2025 // Actual issues of freshwater aquaculture. Pp. 71-80. (In Russ.)
12. Vinberg G.G., Lavrentieva G.M. 1982. Methodological recommendations for the collection and processing of materials in hydrobiological studies in freshwater reservoirs. Zooplankton and its products. – L.: GosNIORKh, Zoologist. Institute of the USSR Academy of Sciences. 33 p. (In Russ.)
13. Tsalolikhin S.Ya. 2004. The determinant of freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. – St. Petersburg: Nauka Publ. 528 p. (In Russ.)
14. Balushkina E.V., Vinberg G.G. 1979. The relationship between the length and body weight of planktonic crustaceans // Experimental and field studies of the biological foundations of lake productivity. – L.: ZIN Academy of Sciences of the USSR. p. 58. (In Russ.)
15. Pidgayko M.L., Alexandrov B.A., Ioffe C.I., Salazkin A.A. 1968. Brief biologicalproductive characteristics of reservoirs in the North-West of the USSR // Izvestiya GosNIORKh. Vol. 67. Pp. 205-225. (In Russ.)
16. Lepori F. Influence of zooplankton structure and phosphorus concentration on phytoplankton biomass in the freshwater pelagic food chain // Fundamental and Applied Limnology / Archive of Hydrobiology. 2019. Volume 192. pp. 10-20. <https://doi.org/10.1127/fal/2019/1189>

LITERATURE AND SOURCES

1. Lapin S.A., Gangnus I.A., Zozulya N.M. 2014. Specificity of seasonal variability of the hydrological and hydrochemical characteristics of the Desnogorsk reservoir // Fishing issues. Vol. 15. No. 3. Pp. 277-284. (In Russ.)
2. Mordukhai-Boltovskiy F.D. 1975. The problem of the influence of thermal and nuclear power plants on the hydrobiological regime of reservoirs (review) // Proceedings of the Institute of Biology of Inland Waters of the USSR Academy of Sciences. No. 27(30). Pp. 7-69. (In Russ.)
3. Rivier I.K. 1975. Zooplankton of the Ivankovsky reservoir in the zone of influence of the heated waters of the Konakovskaya GRES // Proceedings of the Insti-

Материал поступил в редакцию/ Received 12.03.2026
Принят к публикации / Accepted for publication 07.05.2026