

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ МАКРОЗООБЕНТОСА И ИХ ЦЕНОТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ В КАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

© 2021 Курина Е.М.<sup>a, b, \*</sup>, Селезнев Д.Г.<sup>c</sup>, Шерышева Н.Г.<sup>b, d</sup>

<sup>a</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

<sup>b</sup> Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти 445003, Россия

<sup>c</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Ярославская обл., п. Борок 152742, Россия

<sup>d</sup> Тольяттинский государственный университет, Тольятти 445020, Россия

e-mail: [ekaterina\\_kurina@mail.ru](mailto:ekaterina_kurina@mail.ru)

Поступила в редакцию 03.02.2021. После доработки 14.10.2021. Принята к публикации 11.11.2021.

Представлены результаты исследований особенностей распространения чужеродных видов донных сообществ в водохранилищах камского каскада. Зарегистрировано 25 чужеродных видов понто-каспийского и понто-азовского происхождения и 1 вид – представитель байкальской фауны. Показаны различия видового состава и структурных характеристик вселенцев макрозообентоса камских и волжских водохранилищ. Отмечено, что моллюски рода *Dreissena* доминируют по биомассе на большинстве изученных биотопов. Выявлены три типа ценоотических комплексов чужеродных видов: псаммопелофильный глубоководный характерный для Нижнекамского водохранилища и Волго-Камского и Камского плёсов Куйбышевского водохранилища, псаммопелофильный прибрежный Нижнекамского водохранилища и псаммопелофильный прибрежный Воткинского и Камского водохранилищ.

**Ключевые слова:** макрозообентос, чужеродные виды, ценоотические комплексы, водохранилища камского каскада.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-85-96

### Введение

Представители понто-каспийского и понто-азовского фаунистических комплексов расселились далеко за пределы своих исторических ареалов в континентальные водоёмы России по внутриевропейским инвазионным коридорам. Волжский инвазионный коридор связывает бассейны Балтийского, Каспийского, Чёрного и Азовского морей через Волго-Балтийский и Волго-Донской каналы [Биологические..., 2004]. В основном распространение чужеродных видов происходит с юга на север. Исключение составляют байкальские амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Micruropus wohli* (Dybowskyi, 1874), интродуцированные в водоёмы северо-западной части России для повышения их кормовой базы [Иоффе, Нилова, 1975] и расселившиеся вниз по течению р. Волга. Одним из векторов расселения чужеродных видов является также р. Кама,

нижнее и среднее течение которой зарегулировано и представляет собой каскад водохранилищ.

В р. Кама до зарегулирования было обнаружено 8 видов понто-каспийского комплекса: амфиподы *Pontogammarus sarsi* (Sowinsky, 1898), *P. abbreviatus* (Sars, 1894), *Stenogammarus macrurus* Sars, 1894, *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895, *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), мизиды *Paramysis trauchi* Czerniavsky, 1882, *P. intermedia* (Czerniavskyi, 1882) и двустворчатые моллюски *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) [Державин, 1912; Громов, 1956]. Современный видовой состав и структура донных сообществ водохранилищ камского каскада известны из ряда публикаций [Яковлев, Яковлева, 2007; Алексеевнина, Истомина, 2008; Истомина, 2017; Мельникова, 2018]. Вместе с тем актуальным остаётся изучение особенностей распространения чужеродных видов макрозоо-

бентоса и формирования ими ценоотических комплексов в камских водохранилищах.

### Материал и методы исследования

Исследовали пробы макрозообентоса из глубоководных и прибрежных ( $h < 3.0$  м) участков камских водохранилищ и камской ветви Куйбышевского водохранилища (вдхр.) (рис. 1). Отбор проб проведён в ходе экспедиционных исследований в 2016 г. на 15 станциях Камского вдхр. (число проб  $N=20$ ), 14 станциях Воткинского вдхр. ( $N=17$ ), 14 станциях Нижнекамского вдхр. ( $N=18$ ), 7 станциях Волго-Камского и 6 станциях Камского плёсов Куйбышевского вдхр. ( $N=16$ ).

Количественные пробы отбирали дночерпателем Экмана-Берджа с площадью захвата  $250 \text{ см}^2$  и  $400 \text{ см}^2$  по 2 подъёма на станции и дночерпателем ДАК-100 ( $100 \text{ см}^2 \times 8$ ). Качественные пробы отбирали гидробиологическим скребком с длиной ножа 20 см (размер ячеи 0.23 мм). Сбор и обработка материала проведены с использованием стандартных гидробиологических методов [Руководство..., 1992; Баканов, 2000].

Для определения взаимно приуроченных видов в Нижнекамском, Воткинском и Кам-



Рис. 1. Схема станций отбора проб в камских водохранилищах в 2016 г.

ском водохранилищах использовалось гипергеометрическое распределение, описывающее процедуру выборки без возвращения из конечной совокупности. Применительно к совместной встречаемости видов оно позволяет определить вероятность обнаружения одного вида в пробах, уже содержащих другой вид [Griffith et al., 2016]. Обозначим  $m$  встречаемость более редкого вида,  $n$  – встречаемость более распространённого. Тогда вероятность ( $P_x$ ) того, что виды встретятся в  $N$  пробах совместно  $x$  раз будет определяться гипергеометрическим распределением:

$$P_x = \frac{\binom{m}{x} \cdot \binom{N-m}{n-x}}{\binom{N}{n}}$$

Для определения взаимной приуроченности или несовместимости видов мы пользовались функцией гипергеометрического распределения:

$$F_x = \sum_{i=0}^x P_i$$

Пороговое значение вероятности принималось равным 0.05.

Граф ценоотических комплексов чужеродных видов строили алгоритмом Kamada-Kawai [Kamada, Kawai, 1989], группировку вершин осуществляли алгоритмом многоуровневой оптимизации модулярности (multi-level optimization of modularity) [Blondel et al., 2008]. Вычисления выполнены в среде статистического анализа R 3.6 с использованием пакетов igraph и lmPerm. Исходные данные и процедуру определения приуроченности видов можно скачать на сайте Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук [2021].

Гранулометрический состав определялся комбинированным методом (влажным ситовым и фракциометрическим) с выделением размерных фракций крупного песка  $> 1$  мм, среднего и мелкого песка – 1.0–0.1 мм, алеврита – 0.1–0.01 мм и пелита  $< 0.01$  мм [Кузьяметов и др., 2004; Законов и др., 2018].

На основе данных, полученных в результате исследований донных сообществ во-

дохранилищ Средней и Нижней Волги и р. Кама (2016 г., число проб  $N=105$ ) получена зависимость численности полихет и амфипод сем. Corophiidae от процентного содержания фракций грунта. Зависимость исследовалась с помощью линейной модели, в которой качество подбора коэффициента определялось перестановочными тестами.

*Район исследования* (рис. 1). Река Кама зарегулирована каскадом водохранилищ: Камским, Воткинским и Нижнекамским, сток из них поступает в Камский плёс Куйбышевского вдхр. Протяжённость камских водохранилищ с севера на юг более 800 км. Самые крупные и глубоководные водохранилища (глубины до 30 м) – Камское и Воткинское представляют собой узкие водоёмы со значительной степенью извилистости, особенно в среднем и верхнем течении. Для обоих водохранилищ характерны большая зимняя сработка уровня воды (до 7.0 м в Камском и до 4.0 м в Воткинском) [Китаев, 2009], неу-

стойчивый уречный режим в течение вегетационного периода и сильная антропогенная нагрузка. Воткинское вдхр. характеризуется меньшей боковой приточностью (5–7% приходной части водного баланса) по сравнению с Камским (30–40%) [Двинских, Китаев, 2008].

Самое мелководное среди камских водохранилищ – Нижнекамское (средняя глубина чуть более 3 м), имеет ряд заливов и притоков. По разным оценкам, на долю мелководий в нём приходится от 30.2% [Двинских, Березина, 2010] до 40% и более всей площади [Шакирова и др., 2013]. Камское и Нижнекамское водохранилища характеризуются более сложной морфометрией (значительной изрезанностью береговой линии, резким изменением глубин, чередованием расширений и сужений), Воткинское – относительно простой морфометрией, оно больше соответствует типу долинного водохранилища [Двинских, Китаев, 2008].

**Таблица 1.** Гранулометрический состав донных отложений водохранилищ Камского каскада

Водохранилище	Местоположение станции	Размерные фракции			
		>1 мм. %	1–0.1 мм. %	0.1–0.01 мм. %	<0.01 мм. %
Куйбышевское	Рыбная слобода	0.00	13.40	54.80	31.80
	Чистополь	0.23	97.67	1.31	0.79
	Грахань	6.37	92.93	0.28	0.42
	Елабуга	79.67	18.50	0.87	0.96
Нижнекамское	Набережные Челны	0.00	37.17	35.37	27.46
	Икское устье	0.00	11.15	50.45	38.40
	р. Белая	2.59	95.81	1.17	0.43
	Вятское	6.90	92.30	0.50	0.30
	Сарапул	0.00	99.01	0.45	0.54
Воткинское	Чайковский	0.00	18.43	56.28	25.29
	Воткинск	0.00	14.09	58.20	27.71
	Елово	0.00	13.50	67.97	18.53
	Оса	0.07	75.77	19.99	4.17
	Ниже Оханска	11.12	56.43	16.08	16.37
	Краснокамск	0.00	44.38	39.73	15.89
Камское	Выше Перми	0.00	17.51	54.21	28.28
	Добрянка	0.00	9.05	72.36	18.59
	Обва	0.00	28.59	60.34	11.07
	Инва-Косва	0.00	15.30	77.70	7.00
	Унва	0.00	81.17	18.01	0.82
	г. Березники	1.78	95.87	1.55	0.80

Трофический статус водоёмов по содержанию хлорофилла “а” для Камского вдхр. оценивается как эвтрофный-мезоэвтрофный, для Воткинского – высокоэвтрофный-эвтрофный, Нижнекамского – мезоэвтрофный, Куйбышевского (Камский плёс) – мезотрофный [Краснова и др., 2011; Уманская и др., 2011].

Для прибрежий водохранилищ камского каскада характерны основные типы донных отложений: пески, илистые пески, песчаные осадки разной степени заиления, серые и чёрные илы, глины, глинистые пески. В ряде случаев грунты содержат щебень, разноцветную гальку, ракушу, щепу, растительные остатки [Шерышева и др., 2016].

Для выявления закономерностей распространения чужеродных видов использовали данные по гранулометрическому составу грунта, полученные на 21 станции в камских водохранилищах (табл. 1).

### Результаты исследования

В камских водохранилищах зарегистрировано 25 чужеродных видов (табл. 2), что на 14 видов меньше, чем отмечено нами в волжских водохранилищах [Курина, Селезнев, 2019]. Было показано сходство видового состава Чебоксарского и Нижнекамского водохранилищ, характеризующихся преобладанием в донных сообществах моллюсков рода *Dreissena*, массовым развитием корофиид, а в прибрежье – амфипод *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894) и *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), а также «северных» водохранилищ – Воткинского, Камского и Горьковского, где число видов-вселенцев значительно сокращается.

В Волго-Камском и Камском плёсах Куйбышевского вдхр. отмечено 22 чужеродных вида (табл. 2); впервые для водохранилища выявлено обитание псаммофильных понто-каспийских ракообразных *Pandorites platycheir*, ранее регистрировавшихся только на песчаных биотопах Волгоградского вдхр. и речного участка Нижней Волги [Филинова и др., 2008; Курина, Селезнев, 2019]. В глубоководных участках водоёмов сформировался специфический тип сообществ, включающий вид-эдификатор *Dreissena bugensis*

и консортов: понто-каспийских полихет *Hypania invalida*, амфипод *Dikerogammarus haemobaphes*, *Shablogammarus chablensis*.

В Нижнекамском вдхр. зарегистрировано 20 видов-вселенцев, среди них значительную долю (до 65% общей численности) составляют мелкие ракообразные семейства Corophiidae – *Chelicorophium curvispinum*. Отметим находки бокоплава понто-азовского комплекса *Dikerogammarus villosus*. В литературе этот вид описан как крупный и наиболее агрессивный хищник среди амфипод в водоёмах Европы, вытеснивший не только некоторых представителей аборигенных видов, но и более мелких понто-каспийских амфипод-вселенцев [Bij de Vaate, Klink, 1995; Dick, Platvoet, 2000; Devin et al., 2004; Grabowski et al., 2007; Vaçela et al., 2008; и др.]. В водохранилище *D. villosus* обитает во влажных листьях тростника и не отмечен на других типах субстратов. В наших исследованиях Нижнекамского вдхр. не обнаружено 3 типично псаммофильных чужеродных вида амфипод, указанных ранее для этого водоёма: *Niphargoides macrurus*, *Obesogammarus crassus* (Sars, 1894) и *Pontogammarus abbreviatus* [Мельникова, 2018].

В Воткинском вдхр. зарегистрировано 8 видов-вселенцев, массовое обитание регистрируется у амфипод *Dikerogammarus haemobaphes* и *Gmelinoides fasciatus*. Впервые для водоёмов Камского каскада отмечены пиявки *Caspiobdela fadejewi*. Обитатель рек и водохранилищ Азово-Черноморского бассейна, *C. fadejewi* проникла в Волгу по Волго-Донскому каналу и в настоящее время встречается практически во всех водохранилищах Волжского каскада [Лапкина и др., 2002]. В связи с достаточно высокой чувствительностью вида к органическому загрязнению [Лукин, 1976], распределение его в донных сообществах водохранилищ неравномерно, зачастую приурочено к устьевым участкам рек [Зинченко и др., 2007; Курина, 2016]. В Воткинском вдхр. не выявлены ранее отмечавшиеся амфиподы *Pontogammarus sarsi* [Алексеевнина, Истомина, 2008], мизиды *Paramysis lacustris* и *P. intermedia* [Истомина, 2017].

В Камском вдхр. виды-вселенцы в незначительных количествах регистрировались

**Таблица 2.** Состав, частота встречаемости (ЧВ, %) и максимальная биомасса (В, г/м<sup>2</sup>) чужеродных видов макрозообентоса камских водохранилищ по результатам исследований 2016 г.

Таксоны	Камская ветвь Куйбышевско- го вдхр.		Водохранилище					
	ЧВ (%)	В, г/м <sup>2</sup>	Нижне- камское		Воткинское		Камское	
			ЧВ (%)	В, г/ м <sup>2</sup>	ЧВ (%)	В, г/ м <sup>2</sup>	ЧВ (%)	В, г/ м <sup>2</sup>
Polychaeta								
<i>Hypania invalida</i> (Grube, 1860)	42	0.80	21	0.41	0	0	0	0
Hirudinea								
<i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm, 1876	25	0.11	21	0.03	0	0	0	0
<i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein, 1961)	8	<0.01	7	<0.01	8	<0.01	0	0
Crustacea								
<i>Paramysis ullskyi</i> Czerniavsky, 1882	0	0	7	0.01	0	0	0	0
<i>Paramysis lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	25	0.01	14	0.01	0	0	0	0
<i>Paramysis intermedia</i> (Czerniavsky, 1882)	8	<0.01	0	0	0	0	0	0
<i>Katamysis warpachowskyi</i> Sars, 1893	8	<0.01	0	0	0	0	0	0
<i>Pterocuma sowinskyi</i> (Sars, 1894)	25	0.19	7	<0.01	0	0	0	0
<i>Pseudocuma cercaroides</i> Sars, 1894	8	<0.01	7	<0.01	0	0	0	0
<i>Caspiocuma campylaspoides</i> (Sars, 1897)	0	0	7	<0.01	0	0	0	0
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	33	1.02	29	0.45	50	0.41	17	0.16
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)	25	0.28	64	1.23	0	0	0	0
<i>Dikerogammarus caspius</i> (Pallas, 1771)	8	<0.01	0	0	0	0	0	0
<i>Shablogammarus chablensis</i> (Carausu, 1943)	42	0.17	0	0	0	0	0	0
<i>Pontogammarus robustoides</i> (Sars, 1894)	17	0.02	43	0.31	17	0.02	0	0
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sowinsky, 1894)	8	0.03	14	0.02	0	0	0	0
<i>Obesogammarus obesus</i> (Sars, 1896)	17	0.01	29	0.03	0	0	0	0
<i>Stenogammarus dzjubani</i> Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972	8	<0.01	7	<0.01	0	0	0	0
<i>Pandorites platycheir</i> (Sars, 1896)	8	0.25	7	<0.01	0	0	0	0
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	0	0	0	0	33	0.24	25	0.18
<i>Chelicorophium curvispinum</i> Sars, 1895	67	1.00	86	0.36	67	0.51	8	<0.01
<i>Chelicorophium sowinskyi</i> Martynov, 1924	25	0.30	36	0.43	50	0.40	8	<0.01
Mollusca								
<i>Dreissena bugensis</i> (Andrusov, 1897)	50	1357.9	29	55.82	8	3.63	16	2.25
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	50	5.53	64	8.46	33	21.8	42	14.37
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (Preiffer, 1828)	42	1.61	64	1.17	0	0	8	0.22
Всего видов: 25								
Средняя биомасса вселенцев, г/м <sup>2</sup>	22		20		8		7	
% биомассы вселенцев от общей биомассы макрозообентоса	1368.2		68.74		27.02		17.17	
	99%		86%		26%		57%	

только на прибрежных биотопах, на русле по численности и биомассе доминировали аборигенные виды личинок хирономид и олигохеты.

Анализ количественных показателей донных сообществ в водохранилищах Камского каскада (табл. 3) выявил, что на всех исследованных участках (за исключением глубо-

ководных участков Камского вдхр.) основу биомассы донных сообществ составляют чужеродные виды. Так, на глубоководных участках Нижнекамского и камской ветви Куйбышевского водохранилищ по численности и биомассе доминировали *Dreissena bugensis*, а в прибрежье *Dreissena polymorpha*, что согласуется с многочисленными данными по особенностям распространения этих видов. Известно, что *D. bugensis* – моллюск холодноводный, способный поддерживать высокую скорость роста (и размножаться) при ухудшении трофических условий, предпочитающий глубоководные участки водоёмов [Дрейссена..., 1994; Mills et al., 1996; Биологические..., 2004], что обуславливает широкое расселение его на русловых и пойменных участках водохранилищ [Курина, 2017]. С другой стороны, *D. polymorpha* является более реофильным и оксифильным видом по сравнению с *D. bugensis* [Мороз, 1980; Харченко и др., 2000], в исторической части ареала обитает преимущественно в эстуариях и нижнем течении рек, предпочитая прибрежные участки водоёмов [Дрейссена..., 1994; Orlova, 1998]. Вместе с тем, *D. bugensis*, проникший в «северные» водохранилища относительно недавно (первое обнаружение в 2009 г. [Истомина и др., 2012]), вероятно, не успел вытеснить моллюсков *Dreissena polymorpha* в Воткинском вдхр. из местообитаний на глубоководных участках.

Моллюски *Lithoglyphus naticoides*, массово заселившие песчаные биотопы мелководной зоны всех водохранилищ Волжского каскада [Яковлев и др., 2009; Перова и др., 2018; Курина, Селезнев, 2019], в р. Кама доминируют по биомассе только в Волго-Камском и Камском плёсах Куйбышевского вдхр.

В мелководном Нижнекамском вдхр. вид также встречается массово, однако его широкое распространение в северном направлении вероятно ограничено рядом факторов: меньшая площадь прогреваемых участков прибрежной зоны, низкая минерализация воды и дефицит кислорода в конце зимы [Шарапова, 2007; Яковлев и др., 2009].

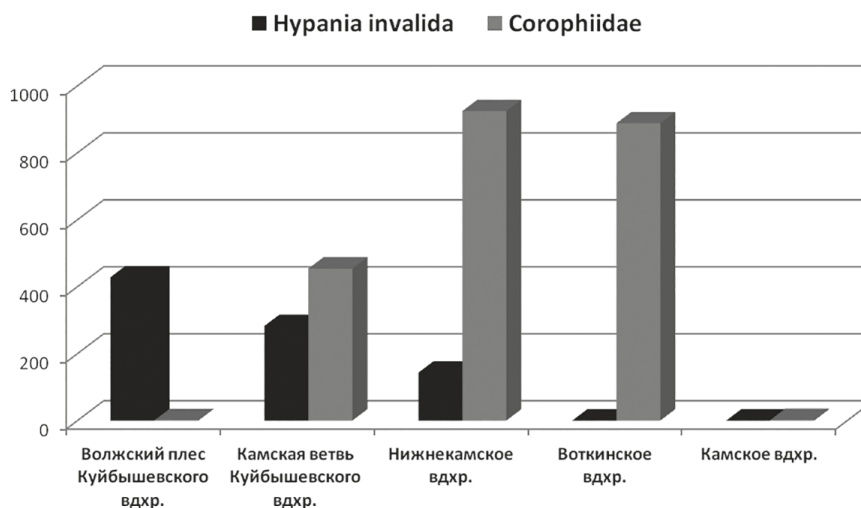
В отличие от волжских водохранилищ, характеризующихся массовым развитием на илах в другах дрейссен полихет *Hupania invalida*, донные сообщества камских водохранилищ характеризуются значительным преобладанием мелких корофиид *Chelicorophium curvispinum* и *C. sowinskyi* на различных биотопах глубоководных и прибрежных участков водоёмов (рис. 2).

Выявлено, что численность полихет *Hupania invalida* в водохранилищах в значительной степени зависит от типа грунта и размера его частиц. Полихеты предпочитают биотопы с мелкодисперсными илами (размер частиц < 0.01 мм, p-value= 0) со значительным содержанием среднего и мелкого песка (размер частиц 1.0–0.1 мм, p-value=0.0144). Это связано с тем, что на заиленном мелком песке и иле полихеты данного вида, относящиеся по способу питания к «тонким» детритофагам, затрачивают меньше времени на строительство трубок, в которых обитают [Иоффе, 1961; Константинов, 1967]. В связи с низким процентным содержанием в грунтах камских водохранилищ мелкодисперсного ила (табл. 1), вид *H. invalida* не получил здесь широкого распространения.

Вместе с тем, достоверной зависимости количественных показателей корофиид от размера частиц грунта не выявлено. Распространение представителей сем. Corophiidae

**Таблица 3.** Доминанты глубоководного и прибрежного ценозов макрозообентоса в камских водохранилищах

Водоём	Доминанты глубоководного сообщества макрозообентоса (% биомассы)	Доминанты прибрежного сообщества макрозообентоса (% биомассы)
Волго-Камский и Камский плёсы Куйбышевского водохранилища	<i>Dreissena bugensis</i> (99%)	<i>Lithoglyphus naticoides</i> (47%)
Нижнекамское водохранилище	<i>Dreissena bugensis</i> (84%)	<i>Dreissena polymorpha</i> (48%)
Воткинское водохранилище	<i>Dreissena polymorpha</i> (69%)	<i>Dreissena polymorpha</i> (42%)
Камское водохранилище	<i>Procladius ferrugineus</i> (Kieffer, 1919) (27%)	<i>Dreissena polymorpha</i> (51%)



**Рис. 2.** Соотношение численности полихет *Hypania invalida* и амфипод сем. Corophiidae в Куйбышевском водохранилище и водохранилищах камского каскада.

на различных типах субстрата (песок, ил, камни, ракуша) подтверждает известную из литературы [Rajagopal et al., 1998; Lee, Bell, 1999; Baur, Schmidlin, 2007; Урюпова, 2008; Литоральная..., 2011] эвритопность этих видов. Высокая пластичность в выборе заселяемого субстрата наряду с толерантностью к изменению минерализации [Урюпова, 2008] служит объяснением успешного расселения корофид на значительные расстояния в камских водохранилищах. Отмечаемое нами многолетнее снижение биомассы корофид в водохранилищах Средней и Нижней Волги более чем в 20 раз (2002–2016 гг.) по сравнению с 1980–1990 гг., вероятно, во многом связано с известными из литературы отрицательными взаимодействиями между *Hypania invalida* и корофидами [Динамика..., 2012]. В связи с незначительным распространением *H. invalida* в камских водохранилищах, корофиды остаются важным компонентом донных сообществ этих водоёмов.

Для определения взаимной приуроченности видов существует более распространённый метод, основанный на вычислении одного из специализированных индексов приуроченности (например, индекс С-заполнения) и определения его значимости перестановочными тестами на основе одной из нуль-моделей [Шитиков и др., 2012; Курина, Селезнев, 2019]. На рассматриваемых данных этот метод и предложенный нами пока-

зали почти одинаковые результаты, отличающиеся на одну пару. Однако использование гипергеометрического распределения имеет ряд достоинств перед перестановочными моделями. Это простота использования одной формулы вместо программного алгоритма, скорость выполнения (на матрице 20 на 36 это 0.7 секунды против 27 секунд) и точная воспроизводимость результатов, в отличие от результатов, полученных перестановочными тестами. В камских водохранилищах удалось выделить 8 пар взаимно приуроченных чужеродных видов и одну пару – значимо несовместимых (табл. 4). Высокая вероятность совместного обнаружения видов определяется их биологическими и экологическими особенностями, специфичностью занимаемых ими биотопов, а также средообразующей ролью ключевых видов бентоса (моллюски рода *Dreissena* в водохранилищах).

В Нижнекамском вдхр. *Dikerogammarus haemobaphes* отмечен в основном на глубоководных участках, а в Камском и Воткинском водохранилищах – в прибрежье. *D. villosus* – обитает в Нижнекамском вдхр. в зарослях тростника мелководной зоны и не отмечен в более северных водоёмах. Таким образом, эти крупные потенциально хищные виды амфипод одного рода демонстрируют избегание друг друга (табл. 4). Однако говорит ли это о конкуренции за пищевые ресурсы пока не ясно и требует дополнительных исследований.

**Таблица 4.** Парные комбинации видов-вселенцев макрозообентоса камских водохранилищ, встретившиеся в *N1* и *N2* пробах, из которых *N1N2* – совместно (учитывались виды с частотой встречаемости >5%)

Вид 1	Вид 2	<i>N1</i>	<i>N2</i>	<i>N1N2</i>	<i>N1N2.scaled</i>	<i>p.lt</i>	<i>p.gt</i>	<i>v.ratio</i>
<i>Hypania invalida</i>	<i>Archaeobdella esmonti</i>	3	3	2	0.67	1.000	0.014	1.64
<i>Hypania invalida</i>	<i>Obesogammarus obesus</i>	3	4	2	0.57	0.999	0.027	1.53
<i>Hypania invalida</i>	<i>Dreissena bugensis</i>	3	7	3	0.60	1.000	0.005	1.58
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	<i>Gmelinoides fasciatus</i>	12	7	5	0.53	0.997	0.029	1.39
<i>Pontogammarus robustoides</i>	<i>Lithoglyphus naticoides</i>	8	10	5	0.56	0.998	0.024	1.41
<i>Chelicorophium curvispinum</i>	<i>Chelicorophium sowinskyi</i>	21	14	12	0.69	0.999	0.009	1.44
<i>Chelicorophium sowinskyi</i>	<i>Lithoglyphus naticoides</i>	14	10	7	0.58	0.997	0.024	1.39
<i>Dreissena bugensis</i>	<i>Dreissena polymorpha</i>	7	18	7	0.56	1.000	0.004	1.48
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	<i>Dikerogammarus villosus</i>	12	9	0	0.00	0.014	1.000	0.59

*Примечание.* *N1* и *N2* – число обнаружений первого и второго видов, соответственно; *N1N2* – совместное обнаружение, *N1N2.scaled* – нормированное совместное обнаружение ( $N1N2.scaled = 2 \cdot N1N2 / (N1 + N2)$ ); *p.lt* – теоретическая вероятность получить меньшее совместное обнаружение; *p.gt* – теоретическая вероятность получить большее совместное обнаружение; *v.ratio* – значение дисперсионного теста Шлютера [Schluter, 1984].

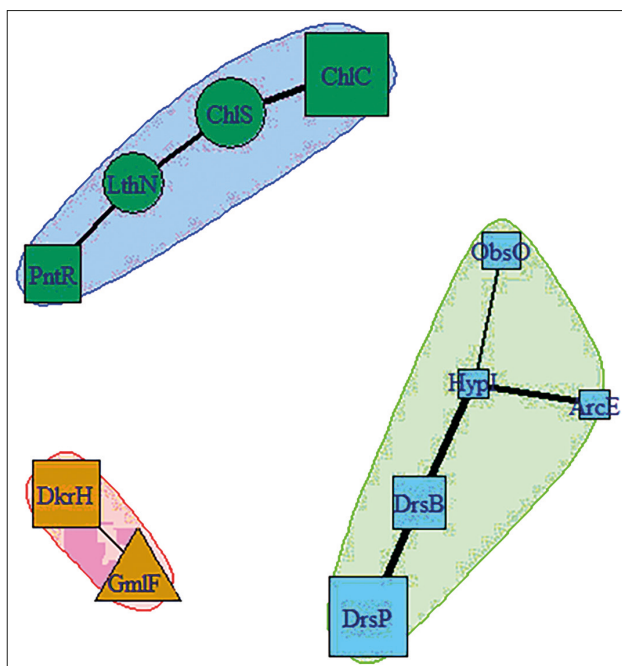
На основании парных комбинаций чужеродных видов макрозообентоса построен граф ценологических комплексов этих видов в камских водохранилищах (рис. 3). Отметим, что в изученных водоёмах связи между видами внутри комплексов немногочисленны, а сами комплексы не связаны друг с другом, в отличие от водохранилищ Волги [Курина, Селезнев, 2019]. Это можно объяснить как менее выраженной зависимостью видов друг от друга, так и меньшим числом обнаружений этих видов.

Выявлено, что сформировалось три типа ценологических комплексов чужеродных видов: псаммопелофильный глубоководный, характерный для Нижнекамского вдхр. и Волго-Камского и Камского плёсов Куйбышевского вдхр., псаммопелофильный прибрежный Нижнекамского вдхр. и псаммопелофильный прибрежный Воткинского и Камского водохранилищ. Первый тип образован в основном консорционными взаимодействиями моллюсков-эдификаторов *Dreissena bugensis*, обеспечивающих жизнедеятельность представителей разных трофических групп, с каспийскими видами полихет

*Hypania invalida*, пиявками *Archaeobdella esmonti* и амфиподами *Obesogammarus obesus* преимущественно на глубоководных участках Нижнекамского вдхр. Такой тип сообществ характерен для большинства водохранилищ Средней и Нижней Волги [Курина, Селезнев, 2019]. Анализ пар взаимно приуроченных видов камских водохранилищ (табл. 4) показал, что *D. polymorpha* не формирует ценологические комплексы в прибрежных сообществах (хотя зачастую доминирует по численности и биомассе), а совместно обитает только с *D. bugensis* на глубоководных участках изученных водоёмов. Отметим, что в водохранилищах Средней и Нижней Волги моллюск *D. polymorpha* играет важную роль как в глубоководном, так и в прибрежном типах сообществ и создаёт между ними ценологические связи [Курина, Селезнев, 2019].

Второй тип ценологических комплексов характерен для прибрежных видов (амфипод и брюхоногих моллюсков) Нижнекамского вдхр., основанный на непрямым межвидовых отношениях (общности биотопических условий, характере питания, способах защиты от хищников). В данном типе ценоза пон-





**Рис. 3.** Граф ценотических комплексов чужеродных видов в камских водохранилищах (учитывались виды с частотой встречаемости >5%). Обозначения: HupI – *Hupania invalida*, ArcE – *Archaeobdella esmonti*, DkrH – *Dikerogammarus haemobaphes*, PntR – *Pontogammarus robustoides*, GmlF – *Gmelinoides fasciatus*, ChlC – *Chelicorophium curvispinum*, ChlS – *C. sowinskyi*; DrsB – *Dreissena bugensis*, DrsP – *D. polymorpha*, LthN – *Lithoglyphus naticoides*. Размер маркера пропорционален частоте встречаемости вида. Квадратный маркер – понто-каспийский вид, круглый – понто-азовский; треугольный – байкальский. Толщина ребра пропорциональна силе связи по нормированному совместному обнаружению *NIN2.scaled*.

то-каспийские корофииды *Chelicorophium curvispinum* сосуществуют с другими понто-азовскими и понто-каспийскими видами амфипод. Это вполне объяснимо, поскольку обнаруживаемые с ними представители сем. Gammaridae обладают другим типом питания и не конкурируют с корофиидами за пищу. В совместных поселениях *Chelicorophium curvispinum* и *C. sowinskyi*, характеризующиеся сходным пищевыми предпочтениями, осуществляют фильтрацию непосредственно в занимаемой животным трубке, благодаря чему сосуществуют на большинстве исследованных биотопов. Подобные межвидовые взаимодействия, при которых виды со сходным типом питания не вступают в пространственные конкурентные отношения между собой, описаны также для корофиид Каспийского моря [Урюпова, 2008].

Третий тип ценотических комплексов, включающий амфипод байкальского происхождения *Gmelinoides fasciatus* и понто-каспийского – *Dikerogammarus haemobaphes*, который характерен для прибрежной зоны Воткинского и Камского водохранилищ. Известно, что байкальский вид характеризуется широким спектром питания, включающим растительные и животные организмы: различия в составе потребляемой пищи *G. fasciatus* зависит от характера местообитания [Рапов, 1996; Матафонов, 2003; Березина, 2005; Барков, Курашов, 2011]. Вид *D. haemobaphes* относят к трофической группе фильтраторов-собираателей [Монаков, 1998], таким образом, амфиподы, вероятно, не конкурируют за пищевые ресурсы и объединены лишь общностью занимаемых биотопов.

### Заключение

Таким образом, в водохранилищах Камского каскада зарегистрировано 25 чужеродных видов, большинство из них (19) – понто-каспийского происхождения, 5 видов – представители понто-азовской фауны, также отмечены амфиподы байкальского комплекса *Gmelinoides fasciatus*. Большинство чужеродных видов обитает на глубоководных и прибрежных участках Нижнекамского вдхр. и Камской ветви Куйбышевского вдхр., а их распространение в северном направлении ограничено. Моллюски рода *Dreissena* доминируют по биомассе на большинстве изученных биотопов. Исключение составляет побережье Волго-Камского и Камского плёсов Куйбышевского вдхр., где основу биомассы составляют понто-азовские моллюски *L. naticoides*, и глубоководная зона Камского вдхр., где незначительно преобладают аборигенные виды личинок хирономид. Показано, что на различных биотопах глубоководных и прибрежных участков водохранилищ Камского каскада массово обитают корофииды *Chelicorophium curvispinum* и *C. sowinskyi*, количественные показатели которых не зависят от типа грунта. Вместе с тем, выявлена достоверная зависимость численности и биомассы полихет *Hupania invalida* в изученных водохранилищах от размера частиц грунта.

В связи с низким процентным содержанием в грунтах камских водохранилищ мелкодисперсного ила, вид *H. invalida* не получил в этих водоёмах широкого распространения.

Выявлены три типа комплексов чужеродных видов, взаимно приуроченных друг к другу: псаммопелофильный глубоководный, характерный для Волго-Камского и Камского плёсов Куйбышевского вдхр. и Нижнекамского вдхр., псаммопелофильный прибрежный Нижнекамского вдхр. и псаммопелофильный прибрежный Воткинского и Камского водохранилищ. Прямые консорционные межвидовые взаимодействия имеют место только в первом типе ценозов. Вероятно, в прибрежной зоне водохранилищ формируются комплексы видов, в большинстве случаев связанных между собой лишь общностью биотопических условий или сходными пищевыми предпочтениями.

### Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ИБВВ РАН д. б. н. Лазаревой В.И. и Цветкову А.И. за организацию и проведение экспедиций на волжские и камские водохранилища, а также к. б. н. Карабанову Д.П. за помощь в сборе материала.

### Финансирование работы

Работа выполнена в рамках разделов государственного задания ИПЭЭ РАН № 0109-2018-0076 (номер госрегистрации ААА-А-18-118042490059-5) (Е.М. Курина), ИБВВ РАН № АААА-А18-118012690106-7 (Д.Г. Селезнев) и ИЭВБ РАН-СамНЦ РАН № АААА-А17-117112040040-3 (Е.М. Курина, Н.Г. Шерышева).

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных авторами.

## Литература

- Алексеевнина М.С., Истомина А.М. Макробеспозвоночные каспийские вселенцы в камских водохранилищах и реках бассейна р. Камы // Биология внутренних вод. 2008. № 3. С. 61–65.
- Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоёмов // Биол. внутр. вод. 2000. № 1. С. 68–83.
- Барков Д.В., Курашов Е.А. Состав пищи и скорость питания байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) в Ладожском озере // Биология внутренних вод. 2011. № 3. С. 51–61.
- Березина Н.А. Сезонная динамика структуры и плодовитость популяции байкальского бокоплава (*Gmelinoides fasciatus*, Amphipoda, Crustacea) в зарослевой зоне Невской губы // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 4. С. 411–419.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова и Н.Г. Богущкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Громов В.В. Современные изменения в распространении каспийских форм в реке Каме // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 11. С. 1608–1616.
- Двинских С.А., Березина О.А. К вопросу районирования Нижнекамского водохранилища // Географический вестник [Geographical bulletin]. 2010. № 4(15). С. 31–37.
- Двинских С.А., Китаев А.Б. Гидрология Камских водохранилищ: Монография / С.А. Двинских, А.Б. Китаев; Перм. Гос. ун-т. Пермь, 2008. 266 с.
- Державин А.Н. Каспийские элементы в фауне бассейна Волги // Тр. ихтиол. лаб. Астрахань, 1912. Вып. 2. С. 5.
- Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоёмов / Под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова. СПб.: Наука, 2012. 369 с.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Законнов В.В., Законнова А.В., Цветков А.И., Шерышева Н.Г. Гидродинамические процессы и их роль в формировании донных осадков водохранилищ Волжско-Камского каскада // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Борок, 2018. Вып. 81(84). С. 35–46.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия СНЦ РАН. 2007. Т. 10. № 2. С. 547–558.
- Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (Электронный ресурс) // (<http://ibiw.ru/>). Проверено 1.10.2021.
- Иоффе Ц.И. Формирование донной фауны водохранилищ СССР и опыт классификации // Изв. ГосНИОРХ. 1961. Вып. 50. С. 341–381.
- Иоффе Ц.И., Нилова О.И. Опыты по вселению байкальских гаммарид в озёра Северо-Запада // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 249–254.

- Истомина А.М. Современное состояние макрозообентоса Камского и Воткинского водохранилищ // Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 2017. № 3. С. 279–287.
- Истомина А.М., Поздеев И.В., Щербина Г.Х. Первая находка *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia: Dreissenidae) в среднекамских водохранилищах // Биология внутренних вод. 2012. № 1. С. 107.
- Китаев А.Б. Среднеголетняя характеристика составляющих водного баланса Камского и Воткинского водохранилищ // Географический вестник [Geographical bulletin]. 2009. № 3 (11). С. 15–20.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1967. 431 с.
- Краснова Е.С., Уманская М.В., Горбунов М.Ю. Трофическое состояние прибрежных участков водохранилищ Камского каскада в июле 2009 г. // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Т. 4. Водная экология: Труды междунар. научно-практ. конф. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2011. С. 94–97.
- Кузяхметов Г.Г., Мифтахова А.М., Киреева Н.А., Новосёлова Е.И. Практикум по почвоведению // Учебное пособие. Уфа: РИО БашГУ, 2004. 120 с.
- Курина Е.М. Разнообразие, динамика распространения и структурная организация чужеродных видов бентоса Саратовского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2016. Т. 9. № 4. С. 69–84.
- Курина Е.М. Моллюски понто-каспийского и понто-азовского комплексов в водохранилищах Средней и Нижней Волги и их притоках // Вода: химия и экология. 2017. № 8 (110). С. 56–63.
- Курина Е.М., Селезнев Д.Г. Анализ закономерностей организации комплексов видов макрозообентоса понто-каспийского и понто-азовского происхождения в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Экология. 2019. № 1. С. 62–71.
- Лапкина Л.Н., Жарикова Т.И., Свирский А.М. Заражённость рыб пиявками (сем. *Piscicolidae*) в волжских водохранилищах // Паразитология. 2002. Т. 36. № 2. С. 132–139.
- Литоральная зона Ладожского озера / Под ред. Е.А. Курашова. СПб.: Нестор-История, 2011. 416 с.
- Лукин Е.И. Фауна СССР. Пиявки. Л.: Наука, 1976. 484 с.
- Матафонов Д.В. Сравнительная экология бокоплавов: *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) в Ивано-Арахлейских озёрах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2003. 20 с.
- Мельникова А.В. Биологическое разнообразие донных беспозвоночных Нижнекамского водохранилища по данным 2017 г. // В сб.: Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса. Мат. VI научно-практ. конф. молодых учёных с междунар. участием / Под ред. И.И. Гордеева, Ф.В. Лищенко, К.К. Кивва. М.: ВНИРО, 2018. С. 174–179.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН, 1998. 322 с.
- Мороз Т.Г. Потребление кислорода моллюсками при разных температурах в лабораторных условиях // Экология. 1980. № 10. С. 100–102.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Тютин А.В. О расширении ареала обитания причерноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) и ассоциированных с ним видов трематод в бассейне Верхней Волги // Биология внутренних вод. 2018. № 2. С. 91–93.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 318 с.
- Уманская М.В., Краснова Е.С., Горбунов М.Ю. Химический состав воды и трофический статус прибрежных участков водохранилищ Камского каскада в 2009 г. // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2011. Т. 20. № 3. С. 39–49.
- Урюпова Е.Ф. Морфологический, филогенетический и экологический обзор понто-каспийских корофиид (Corophiinae, Corophiidae, Amphipoda): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 25 с.
- Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206–210.
- Харченко Т.А., Емельянова Л.В., Ляшенко А.В. и др. Використання нетрадиційних біоресурсів внутрішніх водойм на основі підвищення їх біорізноманітності методами культивування та інтродукції. Київ: ІГБ НАН України, 2000. 64 с.
- Шакирова Ф.М., Говоркова Л.К., Анохина О.К. Современное состояние Нижнекамского водохранилища и возможности рационального освоения его рыбных ресурсов // Изв. Сибир. РАН. 2013. Т. 15. № 3(1). С. 518–527.
- Шарапова Т.А. Моллюски перифитона равнинных водоёмов Западной Сибири. Моллюски: Морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология // Седьмое совещание по изучению моллюсков. Сб. научных работ. СПб., 2007. С. 280–283.
- Шерышева Н.Г., Ракитина Т.А., Поветкина Л.П. Влияние экологического состояния водоёмов на размерно-морфологическую структуру бактериобентоса (на примере водохранилищ Камского каскада) // Карельский науч. журн. 2016. Т. 5. № 3 (16). С. 102–106.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2012. 100 с.
- Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2009. Т. 2. № 1. С. 50–65.
- Яковлев В.А., Яковлева А.В. Современные инвазии бентосных вселенцев в Куйбышевском и Нижнекамском водохранилищах // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: Тезисы докладов Междунар. научн. конф. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. С. 342–343.
- Baçela K., Grabowski M., Konopačka A. *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (Crustacea: Amphipoda) enters Vistula – the biggest river in the Baltic basin // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3, No. 1. P. 95–98.

- Baur B., Schmidlin S. Effects of invasive non native species on the native biodiversity of the river Rhine // In: Biological invasions. Ecological studies. Ed. Nentwig W. Springer, Berlin. 2007. Vol. 193. P. 257–273.
- Bij de Vaate A., Klink A.G. *Dikerogammarus villosus* Sowinsky (Crustacea: Gammaridae) a new immigrant in the Dutch part of the lower Rhine // *Lauterbornia*. 1995. Vol. 20. P. 51–54.
- Blondel V.D., Guillaume J.-L., Lambiotte R., Lefebvre E. Fast unfolding of communities in large networks // *J. Stat. Mech.* 2008. No. 10. P. 1–12.
- Devin S., Piscart C., Beisel J.N., Moreteau J.C. Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Mossele River, France // *Internat. Rev. Hydrobiol.* 2004. Vol. 89. No. 1. P. 21–34.
- Dick J.T.A., Platvoet D. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species // *Proceedings of the Royal Society, Series B: Biological Sciences*. 2000. Vol. 267. P. 977–983.
- Grabowskyi M., Bącela K., Konopacka A. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 590. P. 75–84.
- Griffith D.M., Veech J.A., Marsh C.J. Probabilistic species co-occurrence analysis in R. *Journal of Statistical Software*. 2016. Vol. 69 (2). P. 1–17.
- Kamada T., Kawai S. An algorithm for drawing general undirected graphs // *Information Processing Letters*, Elsevier. 1989. Vol. 31 (1). P. 7–15.
- Lee C.E., Bell M.A. Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals // *Trends in Ecology & Evolution*. 1999. Vol. 14. No. 7. P. 284–288.
- Mills E.L., Rosenberg G., Spidle A.P., Ludyansky M., Pligin Y. A review of biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of fresh-water Dreissenid introduced to North America // *American Zoologist*. 1996. Vol. 36. P. 271–286.
- Orlova M.I., Khlebovich V.V., Komendantov A.Y. Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // *Russ. Aquat. Ecol.* 1998. Vol. 7. P. 17–28.
- Panov V.E. Establishment of the Baikalian endemic amphipod *Gmelinoidea fasciatus* Stebb. in Lake Ladoga // *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 322. P. 187–192.
- Rajagopal S., Van der Velde G., Pfaffen B.G.P., Bij de Vaate A. Growth and production of *Corophium curvispinum* G.O.Sars, 1895 (Amphipoda), an invader in the Lower Rhine // *The biodiversity crisis and Crustacea*. Eds. J.C. von Vaupel Klein and F.R. Schram. Rotterdam, the Netherlands, 1998. P.3–33.
- Schluter D. A variance test for detecting species associations, with some example applications // *Ecology*. 1984. 65 (3). P. 998–1005. <https://doi.org/10.2307/1938071>.

## DISTRIBUTION OF ALIEN SPECIES OF MACROZOOBENTHOS AND THE SPECIES COENOTIC COMPLEXES IN THE KAMA RESERVOIRS

© 2021 Kurina E.M.<sup>a, b, \*</sup>, Seleznev D.G.<sup>c</sup>, Sherysheva N.G.<sup>b, d</sup>

<sup>a</sup> Severtsov Institute for Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

<sup>b</sup> Samara Science Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of the Volga River Basin, Togliatti 445003, Russia

<sup>c</sup> Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences, Borok 152742, Russia;

<sup>d</sup> Togliatti State University, Togliatti 445020, Russia

\* e-mail: [ekaterina\\_kurina@mail.ru](mailto:ekaterina_kurina@mail.ru)

The results of studies on the distribution of alien species in macrozoobenthic communities in the reservoirs of the Kama River cascade are provided. Twenty five alien species of the Ponto-Caspian and Ponto-Azov origins and 1 species – a representative of the Lake Baikal fauna - were registered. Differences in the species composition and structural characteristics of invaders of macrozoobenthos in the Kama and Volga reservoirs were shown. It was noted that mollusks of the genus *Dreissena* dominate in biomass in most of the studied biotopes. Three types of coenotic complexes of alien species have been identified: psammophilic profundal, characteristic for the Nizhnekamsk Reservoir and the Volgo-Kamsky and Kamsky reaches of the Kuibyshev Reservoir; the psammophilic coastal in Nizhnekamsk Reservoir; and the psammophilic coastal in Votkinsk and Kama reservoirs.

**Key words:** macrozoobenthos, alien species, coenotic complexes, reservoirs of the Kama River cascade.