

УДК 551.4(09):[556 + 574.6]:(592 + 597.5)](556.53)

С. А. Афанасьев

**ФОРМИРОВАНИЕ ГИДРОБИОТЫ РЕЧНЫХ СИСТЕМ
НА ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ В СВЯЗИ С ИСТОРИЕЙ
ГИДРОГРАФИЧЕСКОЙ СЕТИ**

Рассмотрена история развития гидрографической сети на территории Украины в разные геологические периоды. Показаны особенности состава гидробиоты в различных речных бассейнах, обусловленные исторической связью речных систем Днестра и Днепра; Днестра, Прута, Сирета и Тисы. Обсуждаются исторические предпосылки существования локальных комбинаций видов гидробионтов, образовавшихся в плейстоцене — голоцене вследствие поочередной принадлежности речных систем разным прабассейнам: Припятско-Днепровские — комбинации, характерные для верхнего Днепра, Припяти и нижнего течения Десны; Понтокаспийско-Днепровские — для среднего и нижнего Днестра, Днепра и его водохранилищ, верховьев Прута и Сирета; Дунайские — для верхнего Днестра, Латорицы и Ужа; Верхнетиссяйские — для Черной и Белой Тисы, Рики, Тересвы, Теремли и их притоков; Понтические — для рек Крыма.

Ключевые слова: история рек Украины, речная биота, рецентная фауна, голоцен, ледниковые озера.

Формирование внутренних водоемов на территории современной Украины происходило в сложных геологических условиях поднятия суши, периодических наступлений морских вод и ледников. Биота рек начала формироваться в олигоцене, около 25—30 млн. лет тому назад, когда преимущественно солоноватоводное население озерно-болотных экосистем было вынуждено приспосабливаться к лотическим условиям потоков, возникающих на склонах поднимающихся Крымских и Карпатских гор. Процесс освоения речных систем интенсифицировался в периоды значительного осолонения (например, во времена образования Меотического моря), поскольку солоноватоводная биота легче адаптируется к опреснению, чем к осолонению [17]. Это дало основание для разработки теории солевых пульсаций как основного пути возникновения пресноводной, и в частности речной, фауны [5, 7, 34]. Современный состав биоты рек Украины сформировался относительно недавно — в голоцене, при этом он продолжает все более интенсивно изменяться, прежде всего под влиянием человеческой деятельности, служащей предпосылкой для активных миграций и прямого переселения видов.

Сегодня для достижения цели оценки экологического состояния речных систем в объеме, рекомендуемом Водной Рамочной Директивой ЕС

© С. А. Афанасьев, 2014

2000/60/ЕС [39], необходимо определить так называемые референсные условия, то есть такие, которые существовали в реке «до антропогенного влияния». В перечне целого ряда методов определения референсных условий прямо указывается на «палеорекоконструкцию» истории водоемов, в частности по донным отложениям, под которой подразумевается анализ скелетов диатомей и раковин моллюсков, обитавших в «текущей и предшествующей геологической эпохе».

Выделить тенденции естественного процесса формирования гидробиоты, отличая их от вызванных деятельностью человека, можно лишь проанализировав данные о ее генезисе на фоне данных о развитии речной сети. В противном случае невозможно корректно провести типизацию рек, установить показатели и определить их референсные значения, что необходимо для компаративной оценки экологического состояния.

В ряде биогеографических, гео- и гидроморфологических и геологических работ [3, 4, 9—24, 29, 32] рассматриваются отдельные аспекты гидроэкологической истории рек на территории Украины. Нами сделана попытка объединить эту разноплановую информацию и выяснить основные черты становления и некоторые современные особенности биоты рек Украины. При этом сходство/различия современного видового состава гидробионтов различных речных бассейнов мы рассматриваем не только как производную огромного количества экологических факторов, действующих сегодня, но и как возможное отражение геологической истории речной сети.

В процессе геологических преобразований на территории современной Украины происходило объединение/разъединение долин и пойм рек, которые в разные геологические периоды поочередно относились к прабассейнам разных северных и южных морей. При этом происходило как смешение, так и изоляция флоры и фауны территорий с различными рельефными и климатическими условиями [25, 26].

Исследования геоморфологов [11, 12, 15] свидетельствуют о существовании древнего моря на территории современных Карпат. Интенсивные тектонические движения привели к поднятию поверхности и образованию суши в Предкарпатском прогибе в конце олигоцена, а в Закарпатской низине море начало мелеть с конца миоцена. Территории освобождались из-под воды постепенно, с образованием лагун, озер, временных водотоков и, в конечном счете, сформированной гидрографической сети. На первом этапе становления Карпат образовались плоские вершинные поверхности, получившие название «полонин» [19]. Некоторые речные бассейны, расположенные в пределах таких территорий, имели преимущественно продольные относительно Полонинского хребта речные долины, и их характерной особенностью была слабая зависимость между высотным расположением и стоком [30]. Сегодня лишь незначительные участки в верховьях рек Прут, Черный Черемош и Путила протекают вдоль водораздельной зоны. Несколько позже, в начале плейстоцена, образовались поперечные долины [11]. Этот процесс сопровождался локальными перехватами водотоков в верховьях Тисы, Тересвы, Рики, а также рек бассейна современного Днестра — Быстрицы Надворнянской, Ломницы, Свичи и др.

До возникновения в конце плейстоцена Вольно-Подольской возвышенности древний Днестр протекал совсем другим руслом, проходящим с запада на восток по верхним участкам современных русел рек Горынь и Случь. В районе г. Острополя он поворачивал на юго-восток до места, где сейчас расположен г. Хмельник. Далее праднестр протекал по долине современного Южного Буга в направлении г. Винницы, где впадал в Сарматское море [19]. Доказательством этому служат остатки речной дельты площадью около 18 тыс. км², расположенной от Винницы в направлении Хмельника, со следами карпатской гальки, которую река пронесла почти за 500 км. Поднятие Вольно-Подольской возвышенности изменило направление течения рек этого региона, протекающих на юг к праднестру и Сарматскому морю, в направлении Припятского прогиба — на север и северо-восток [16]. Подтверждением этому служит строение долин рек Случь и Горынь, у которых, вопреки действию силы Кориолиса, высоким и крутым берегом является левый, что указывает на то, что долгий период эти реки текли в южном направлении. Днестр при этом начал двигаться как бы по разлому между двумя массивами — Карпатами и отрогами Вольно-Подольской возвышенности. На ее южных склонах возникли реки Золотая Липа, Стрипа, Серет, Збруч и другие, что заметно увеличило водность Днестра.

К началу плейстоцена, после длительного озерного периода, фактически уже был сформирован и бассейн Днепра. Последовательность литолого-генетических изменений указывает на то, что его связь с морем была заблокирована, а в долине образовалось озеро, просуществовавшее более 400 тыс. лет. Изначально озеро заполняло значительный отрезок долины среднего Днепра (выше устья р. Псел), бассейны Припяти, Десны, Сожа и Сейма. На северо-западе, в пределах Беларуси, озеро блокировалось Белорусской возвышенностью, а в ледниковые периоды, вероятно, непосредственно телом ледника. Его площадь была близкой к площади Черного моря [22].

Оледенения — еще одна причина существенных перестроек гидрографической сети Украины [15]. Действие ледников изменило направление течения ряда рек. Один из сценариев изменений движения верхнего Днестра во время среднеплейстоценового ледникового периода получен с помощью радиоуглеродного метода. На основании сопоставления позднеледниковых песков и гальки Сано-Днестровской низины и водосбора р. Вислы сделан вывод о возможном движении верхнего Днестра от места впадения р. Стрваж по Сано-Днестровской низине в бассейн р. Вислы [33]. В пользу этой версии говорят факты перелива воды из Днестра в р. Сан по руслу р. Вишня в периоды высоких паводков [41].

Концепцию формирования Днепра вследствие прорывов постледниковых озер выдвинул В. В. Докучаев [13], который начал эти исследования в 1878 г. В более широком плане проблему возникновения днепровских озер в антропогене исследовал Д. Д. Квасов [18].

Во времена Днепровского оледенения в юго-восточной части долины среднего Днепра сохранялся озерный режим, а граница ледника проходила южнее современной границы Украины и Беларуси. Вдоль кромки ледника образовались пластические массы грунта, движение которых показано на

картах Д. Соболева [32] и С. Яковлева [37]. С наступлением потепления их расположение определило сток талой воды в западном направлении. Они послужили тем орографическим барьером, за которым сформировалось отдельное послеледниковое озеро в пределах современной Беларуси. Озеро в средней части Днепра со своей собственной гидрографической сетью стало автономным. Уровень воды в нем определялся балансом между количеством атмосферных осадков, испарением и подземным стоком.

Закончился озерный этап в бассейне Днепра относительно недавно. Впервые Днепр как река возникает лишь в Прилуцкое время, то есть всего около 70 тыс. лет назад [21]. Расформирование озер было поэтапным и носило катастрофический характер, при этом периодически речной режим опять сменялся озерным вследствие блокирования стока ледово-соровыми заторами в периоды оледенений [22]. В раннем антропогене на месте Днепра существовала гидрографическая сеть, включавшая в себя все современные элементы, за исключением бассейна Припяти, на месте которого было Полесское озеро. В среднем течении, на отрезке от г. Пивихи до р. Орели, тогдашний Днепр огибал с северо-востока кристаллический массив и дальше протекал в направлении р. Самары и Черного моря прадолиной «Протовча», о расположении которой свидетельствуют данные геологической съемки [29].

На сегодняшний день существуют доказательства пяти грандиозных катастроф в бассейне Днепра, связанных с завершающимися стадиями ледниковых эпох, причем, по данным В. Г. Пазинича [22], два последних прорыва Днепра к Черному морю непосредственно связаны с прорывами Полесского озера. Первый из них произошел около 23—22 тыс. лет назад, а второй — 13—12 тыс. лет. Оба прорыва существенно изменили строение бассейна Днепра и повлияли на структуру его населения, в частности на территории Полесья [3]. Кроме геологических данных, крайняя возможная дата прорыва остатков Полесского послеледникового озера — 13—12 тыс. лет назад подтверждается археологическими данными о палеолитических стоянках человека [14]. В долине Днепра нет следов более молодых мощных потоков. Энергии, накопленной в озере, было достаточно для размыва водоледниковой поверхности шириной почти 100 км. Ниже г. Любеча поток смыл часть левого берега Днепра, сместил его русло в восточном направлении на расстоянии 10—12 км и пошел далее вниз по долине. Ниже современного устья Припяти поток под малым углом врезался в левый берег. Далее часть потока повернула к правому берегу и вымыла Вышгородский амфитеатр, а другая часть срезала водораздел Десны и Днепра. Ниже устья Десны поток врезался в правый берег, углубив Куреневский амфитеатр, существующий как след от более раннего прорыва, и затем, слившись с «деснянским» потоком, образовал крупный врез между современной южной окраиной Киева и Трипольем. В центре этого вреза расположен участок Подгорецких деформаций [21]. Ниже по течению этим катастрофическим потоком образованы также Каневский амфитеатр и Зарубинецкий брод, где была вымыта и вынесена на левый берег значительная масса местного обломочного материала [22]. Ниже по долине следы последнего большого паводка сливаются со следами всех предыдущих. Но все они без исключения оставили о себе памятку в устье Днепра — Олешковские пески.

Смены речного режима на озерный и наоборот приводили к изменениям в составе и структуре гидробиоты, вынужденной приспосабливаться то к лотическим, то к лентическим условиям. Отсюда вытекает еще одна, никем ранее не высказанная гипотеза, а именно: если исторически у Днепра были так называемые озерные периоды, то сегодняшнее состояние этой реки, которая фактически представляет собой каскад водохранилищ, можно рассматривать как своеобразный «неоозерный» этап. При этом можно предположить, что большая скорость сукцессий днепровских водохранилищ (для которых признаки стабилизации экологической ситуации наступили приблизительно через 30 лет эксплуатации [31]) по сравнению с волжскими (которые более чем через 50 лет продолжают интенсивно изменяться [8]) является результатом большей «готовности» днепровской гидробиоты к лимническим условиям.

В. В. Полищук выдвинул гипотезу о катастрофе, произошедшей между VIII и VII веками до н. э. [23]. По его мнению, вода из Северного, Балтийского и Белого морей прорвалась по долине Днепра к Черному морю. Не останавливаясь подробно на доказательной базе, отметим лишь, что к таким выводам автор пришел на основании того, что в водах бассейна Черного моря найдено около 200 видов различных организмов, идентичных (без каких-либо морфологических отличий) таковым Балтийского и, в некоторой степени, Белого и Северного морей, при этом отсутствующих в Средиземном. С учетом вышеупомянутых дат катастрофических прорывов северных вод по долине Днепра к Черному морю эта гипотеза выглядит сомнительной. Кроме того, В. В. Полищук исходил из того, что на время прорыва Балтийское море уже существовало, отсюда и термин «балтийская флора, фауна». Но ее на время прорыва просто не было, поскольку не было и Балтийского моря. На его месте располагалось Лимнеево море с преимущественно пресноводной фауной [38].

На период первого прорыва, 23—22 тыс. лет назад, на месте современной Балтики были расположены лишь отдельные приледниковые озера с весьма бедной биотой, но существовало и Полесское озеро, населенное пресноводной флорой и фауной, которая тогда впервые могла попасть в днепровские озера и Черное море. Таким образом попали панарктические реликты *Mysis relicta* Loven и *Mesidotea entomon* (L.), панарктически-бореальные виды *Candona candida* (O. F. Müller), *Cyclocypris ovum* (Jurine), *Chironomus* f. 1. *plumosus* Linne, *Trichocladus vitripennis* (Meigen) и целый ряд нижнеарктически-бореальных: *Gammarus lacustris* G. O. Sars, *Cricotopus* ex gr. *algarum* Keiffer, *Psectrocladius* ex gr. *psilopterus* Keiffer, *P. simulans* Jochansen, *Chironomus* f. 1. *salinarius* Keiffer, *Cryptochironomus* ex gr. *defectus* Keiffer, *C.* ex gr. *viridulus* Fabricius, *Endochironomus* ex gr. *dispar* Meigen, *E.* ex gr. *tendens* (Fabricius), *Limnochironomus* ex gr. *tritonus* Keiffer, *Tanytarsus* ex gr. *gregarius* Keiffer, *T.* ex gr. *lauterbornii* Keiffer и др.

Причиной второго прорыва, произошедшего 13—12 тыс. лет назад, скорее всего, стало менее экзотическое событие, чем смещение земной оси (о котором пишет В. В. Полищук [24]), а именно быстрое таяние ледника, возможное вследствие резкого (десятки лет) кратковременного потепления (осцилляция Дансгора — Эшгера [40]), подъем уровня Мирового океана и

собственно возникновение Балтийского бассейна за счет как талых, так и морских вод. Возникновение Иольдиевого моря и объединение приледниковых озер северо-запада Европы в один солоноватоводный водоем, а также подъем уровня моря привели ко второму прорыву в Днепр уже осолоненных вод, скорее всего через территорию современной Польши и Полесское озеро. Именно тогда мог реализоваться сценарий, описанный В. В. Полищуком. При этом пространства огромного солоноватоводного водоема в долине Днепра на некоторое время стали доступны лиманной понтокаспийской фауне (которая сегодня очень успешно заселяет каскад водохранилищ Днепра). Трансгрессия морских вод привела также к тому, что Крым должен был превратиться в остров, где сохранились только горные участки рек. До строительства Северо-Крымского канала в Крыму сохранялась богатая своеобразная реофильная фауна с большим количеством реликтов и эндемиков, в то же время в составе фауны лимнофилов отмечались значительные пробелы, в частности состав понтокаспийцев был беден [35]. Это подтверждается также и преобладающим количеством эндемичных вторичноводных организмов в Крыму по сравнению с Карпатами [27].

Наряду с изменениями климата мощным фактором формирования современной гидрографической сети Украины является тектоническая активность. О значительных, молодых в геологическом отношении, движениях в пределах Украины свидетельствуют морфологические особенности строения некоторых речных долин Карпат. Так, верховья рек Тисы, Тересвы, Теремли, Рики, Боржавы, Латорицы и Вичи представляют собой достаточно глубокие ущелья, образовавшиеся в результате разломов. Для «древних» рек характерны более пологие долины с широкими низкими поймами, встречающиеся в средних частях разных бассейнов. Чаще всего они связаны с областями понижения подстилающей поверхности. В отличие от возникновения современного Днепра, произошедшего в первую очередь за счет изменений климата, озерный период бассейна Тисы был обусловлен тектонической и вулканической деятельностью. Причиной образования в плиоцене Верхнетисского озера стал выброс лавы древними вулканами Выгорлат-Хустинского хребта, которая вместе с другими материалами перегородила долину пратисы. Существование этого водного объекта доказываются следами галечной аккумуляции, петрографическим составом пород, а также формами рельефа в виде наклоненных на юг остатков его берегов [30]. В следующую фазу, которая во времени относится к среднему плейстоцену, произошел прорыв этого озера р. Тисой. Место разрушения древней «плотины», так называемые Виноградовские ворота, располагалось несколько севернее современного русла реки, там где сейчас проходит участок автомобильного шоссе Хуст — Виноградов. После этого уровень воды в водоеме стал постепенно падать, в результате чего образовались нижние течения рек Вишеу, Изы, Сапинцы, Косовской, Шопурки, Тересвы, произошло постепенное отделение р. Теремли. Такие реки, как Тур, Рика, Боржава, Иршава, Латорица и Уж, могли избежать непосредственного воздействия прорыва озера.

Современная эпоха характеризуется относительно стабильным климатом и низкой тектонической активностью, однако развитие речной сети продолжается и ее плотность увеличивается [9]. На развитие гидрографиче-

ской сети значительно влияют и процессы перехвата, или бифуркации, водотоков. Есть сведения, что древние реки Закарпатья текли на юг, впоследствии под влиянием этого фактора произошла перестройка их сети. В качестве доказательства приводятся данные о количестве террас разных уровней, их морфометрических характеристик и петрографического состава отложений [11]. Сегодня бифуркационные процессы активны в междуречье Прута и Сирета, так, в отдельных местах происходит перехват верхнего течения р. Сирет долинами рек Брусница и Дерелуй — притоков р. Прут. Линии водоразделов этих рек представляют собой узкие гребни, после мощных осадков на них часто формируются сдвиги. Так, по данным МинЧС, в ночь с 17 на 18 апреля 1999 г. после интенсивного ливня у с. Костинцы Сторожинецкого района Черновицкой области произошло смещение грунта общей площадью 5 км². В результате этого часть водосборной площади и потока Белка бассейна Сирета отошла к бассейну Прута. Упомянутые выше факты перелива воды из р. Днестр в р. Сан на Расточье также являются проявлением бифуркации водотоков.

В целом следует отметить сложный и еще мало изученный характер геолого-тектонических, геоморфологических и климатических процессов, приведших к формированию современной структуры речной сети и ее огромного разнообразия как в пространственном, так и временном плане.

Отражением сложной историко-географической трансформации речной сети Украины стали особенности видовой структуры фауны рек. Так, нами было установлено подобие состава зоопланктонных и бентосных сообществ право- и левосторонних притоков украинского участка Западного Буга, соответственно тяготеющих к комплексам Днепра и Вислы [4]. В бассейне Припяти найдены форель ручьевая *Salmo trutta morpha fario* (Linnaeus) (верховья рек Горынь и Случь) и елец Данилевского *Leuciscus danilewskii* (Kessler) (р. Случь), видимо, оставшиеся здесь после перехвата стока этих рек Припятью. Наличие в ихтиофауне Днестра вырезуба *Rutilus frisii* (Nordmann), днепровской марены *Barbus barbus borysthenicus* Dybowski и днепровского подуста *Chondrostoma nasus borysthenicum* Berg объясняется объединением с бассейном Днепра системы ледниковых долин, однако может быть и отражением изменения направления течения Днестра вследствие подъема Подолья [25]. Морфологически подобная морской балтийской найденная нами в районе выхода холодных высокоминерализованных вод на Западном Буге очень крупная (7—9 см) трехглая колюшка описана также для холодноводного Буферного водохранилища на Днестре [10], куда она видимо, проникла через Расточье. В р. Случь белорусскими учеными отмечена рецентная популяция кошачьей акулы *Scyliorhinus retifer* (Garman, 1881) [20], о которой также писал В. В. Полищук [28].

Рецентными остатками высокого стояния солоноватых вод по долинам Днепра и Припяти являются найденные нами в Горыни *Fagotia esperi* Ferrussac и *Hypania invalida* (Grube, 1860), а также *Polyphemus exiguus* Sars и типично морской вид коловраток *Synchaeta baltica* в оз. Нобель (неопубликованные данные Л. В. Гулейковой). Достаточно интересна наша находка нескольких особей *Potamopyrgus jenkisni* (Smith, 1889) в р. Случь ниже г. Новоград-Волынского. В Украине этот моллюск обитает в р. Савранке (бассейн

Южного Буга), некоторых лиманах и дельте Дуная [1]. В р. Уборти кое-где встречаются отдельные куртины водяного ореха *Trapa natans*, который также тяготеет к «лиманной» биоте и обычно не поднимается по Днепру выше Киевского водохранилища, а по Припяти — выше с. Житковичи Мозырского района. В литературе приводятся и совершенно невероятные данные о находках якобы в живом состоянии в реках Стырь и Глушице коралловых полипов и аннелид, рисунки которых привел А. Зборжевский в работе 1834 г. [42] (цит. по [28]).

Историческая связь речных систем Днестра и Днепра, Днестра, Прута, Сирета и Тисы создавала условия для широкого расселения видов. Современная «разорванность» ареала у дунайских эндемиков (дунайского лосося *Hucho hucho* (L.), балканской марены *Barbus meridionalis petenyi* Heckel, малого чопы *Zingel streber* Siebold, дунайского длинноусого пескаря *Gobio uranoscopus* (Agassiz)) стала следствием перехвата речной системы Тисы реками Прикарпатья и образования разорванных ареалов у рыб Закарпатья и Прикарпатья [25, 26]. До перехвата прабыстрицы Днестром в ней уже обитали дунайские виды рыб, которые впоследствии распространились по всему Днестру, где до этого уже сложился днепровский ихтиокомплекс. Наши находки днепровских видов *Rutilus frisii* и *Barbus barbus borysthenicus* в районе г. Черновцы являются следствием перехвата некоторых притоков Днестра Прутом. Вместе с тем, происходил и обратный перехват рек Прикарпатья Тисой. Так, типично понтокаспийский лиманный вид полихет *Hypania invalida*, найденный нами в верховье р. Бальзатул (бассейн Тисы), можно было бы считать артефактом, если бы не то, что этот вид также был найден и в Пруте. Истоки рек Бальзатул и Дземброни — притока Черного Черемоша расположены в месте достаточно плоского водораздела, где в периоды сильных осадков и таяния снегов и сегодня происходят бифуркации потоков.

Различия в составе биоты рек бассейна Тисы, протекающих преимущественно на запад и юг, ранее были обоснованы нами их принадлежностью разным гидрологическим подрайонам Карпат и различной инсоляцией. На основании анализа состава беспозвоночных, населяющих румынские (левосторонние, протекающие преимущественно на север — Вишеу, Иза, Сапинца) и украинские (правосторонние, протекающие преимущественно на юг) притоки Тисы, можно утверждать, что все реки, относившиеся к бассейну Верхнетисьяйского озера, независимо от ориентации их русел по сторонам света, характеризуются подобным составом биоты, отличным от такового бассейнов Латорицы, Ужа и тем более прикарпатских рек [2].

Заключение

Таким образом, рассмотрев сложный и неоднозначный процесс формирования биоты рек Украины, можно констатировать следующее. Кроме все ускоряющихся изменений ее состава, вызванных самыми различными причинами, прежде всего последствиями человеческой деятельности, имеются и исторические предпосылки существования локальных комбинаций видов гидробионтов, образовавшихся в плейстоцене — голоцене вследствие поочередной принадлежности речных систем разным прабассейнам, а именно: Припятско-Днепровские — комбинации, характерные для Днепра, Припяти и нижнего течения Десны; Понтокаспий-

ско-Днепровские — характерные для среднего и нижнего Днестра, Днепра и его водохранилищ, верховьев Прута и Сирета; Дунайские — для верхнего Днестра, Латорицы и Ужа; Верхнетиссяйские — для рек Черная и Белая Тиса, Рика, Тересва, Теребля, Кисва и их притоков; Понтические комбинации — для рек Крыма. Именно наличие указанных предпосылок в сочетании с влиянием различных гидролого-климатических и гидрохимических факторов дает нам уверенность в правомочности дальнейшего выделения соответствующих типов водотоков и установления для них референсных условий.

**

Розглянуто історію розвитку річкової мережі України в різні геологічні періоди. Показано історичні передумови існування локальних комбінацій видів гідробіонтів, що виникли у плейстоцені — голоцені внаслідок належності річкових систем різним прабасейнам, а саме: Прип'ятсько-Дніпровські — комбінації, характерні для Дніпра, Прип'яті та нижньої течії Десни; Понтокаспійсько-Дніпровські — для середньої та нижньої течії Дністра, Дніпра та його водосховищ, верхів'їв Прута і Сирета; Дунайські — для верхньої течії Дністра, річок Латориці та Ужа; Верхньотисяйські — для річок Чорної та Білої Тиси, Ріки, Тереблі, Тересви, Кисви та їх приток; Понтичні комбінації, характерні для річок Криму.

**

Paper deals with development of the river net of Ukraine in different geological periods. It was shown that there were historical preconditions of the local combinations of the aquatic organism species forming, which arose in Pleistocene — Holocene due to belonging of the river systems to different ancient basins. Namely: Prypiat'-Dnieper combinations, peculiar for the Dnieper and Prypiat' Rivers and for the lower section of the Desna River; Ponto-Caspian-Dnieper combinations, peculiar for the middle and lower section of the Dniester River, the Dnieper River and its reservoirs, upper section of the Prut and Siret Rivers; Danube combinations, peculiar for the upper section of the Dniester River, the Latoritsa and Uzh Rivers; Upper-Tisa combinations peculiar for the White and Black Tisa, Rika, Tereblia, Teresva, Kisva Rivers and their tributaries; and Pontic combinations, peculiar for the rivers of the Crimea.

**

1. Анистратенко В. В. Гипотеза автохтонности *Potamopyrgus* в Европе в связи с миоценовыми находками некоторых Rissoiformes (Mollusca, Gastropoda) // Биостратиграфические и палеоэкологические аспекты двойной стратиграфии. — Киев, 2000. — С. 63—64.
2. Афанасьев С.О. Структура біотичних угруповань та оцінка екологічного статусу річок басейну Тиси. — К.: Інфотехнодрук, 2006. — 101 с.
3. Афанасьев С.О. Історичні аспекти формування гідромережі та гідробіоти верхньої Прип'яті // Гідроекосистеми заповідних територій верхньої Прип'яті в умовах кліматичних змін / За ред. В. Д. Романенка, С. О. Афанасьєва, В. І. Осадчого. — К.: Кафедра, 2013. — С. 194—203.
4. Афанасьев С.А., Примаков А.Б. Планктонные и донные группировки беспозвоночных рек бассейна Западного Буга // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. біологія. — 2001. — № 3 (14). — С. 28—29.

5. *Бирштейн Я.А.* Некоторые проблемы происхождения и эволюции пресноводной фауны // Успехи совр. биологии. — 1949. — Т. 27, вып. 1. — С. 119—140.
6. *Веклич М. Ф.* Палеогеографические условия территории Украины в позднем Кайнозое // Атлас природных ресурсов Украинской и Молдавской ССР. — Киев: Изд-во АН УССР, 1978. — С. 54—55.
7. *Верещагин Г.Ю.* Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры // Тр. Байкал. лимнол. ст. АН СССР. — 1940. — Т. 10. — С. 73—239.
8. *Voga* России. Водохранилища / Под ред. А. М. Черняева. — Екатеринбург: Аква-пресс, 2001. — 700 с.
9. *Гарцман И.Н.* Топология речных систем и гидрографические индикационные исследования // Вод. ресурсы. — 1973. — № 3. — С. 109—124.
10. *Гончаренко Н.Н., Шевцова Л.В.* Вспышка численности колюшки трехиглой *Gasterosteus aculeatus* в буферном водохранилище днестровского гидроузла и среднем течении Днестра // Гидробиол. журн. — 2007. — Т. 43, № 2. — С. 37—44.
11. *Гернечук К.И.* Тектонические закономерности в орографии и речной сети Русской равнины. — Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1960. — 241 с.
12. *Дмитрієв М.І.* Рельєф УРСР (геоморфологічний нарис). — Харків: Рад. шк., 1936. — 168 с.
13. *Докучаев В.В.* Способы образования речных долин Европейской России. — СПб.: Тип. В. Дермакова, 1878. — 78 с.
14. *Залізник Л.Л.* Полісько-Дніпровська катастрофа фінального палеоліту з позиції археології // Археологія. — 2008. — № 3. — С. 5—10.
15. *Заморій П.К.* Четвертинні відклади Української РСР. — К.: Вид-во Київ. ун-ту, 1961. — 550 с.
16. *Карандеева М.В.* Геоморфология европейской части СССР. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1957. — 314 с.
17. *Кауфманн З.С.* Происхождение биоты континентальных водоемов. — Петрозаводск, 2005. — 258 с.
18. *Квасов Д.Д.* Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. — Л., 1975. — 225 с.
19. *Киндюк Б.В.* Исследование происхождения и развития речной сети украинских Карпат // Культура народов Причерноморья. — Симферополь: Крым, 2002. — № 43. — С. 26—30.
20. *Линник В.Я., Зенкович Е.М.* Кошачья акула в пресных водах Белоруссии // Докл. АН БССР. — 1967. — № 7. — С. 649—650.
21. *Пазинич В.Г.* Геоморфологічний літопис Великого Дніпра. — Прилуки: Гідромас, 2007. — 372 с.
22. *Пазинич В.Г.* Сліди катастрофічної повені в районі м. Канева початку голоценового періоду // Наук. праці УкрНДГМІ. — 2009. — Вип. 258. — С. 175—184.

23. *Полищук В. В.* О бореальных элементах фауны Черноморского бассейна // Гидробиол. журн. — 1978. — Т. 14, № 4. — С. 17—24.
24. *Полищук В.В.* О значительном позднеголоценовом подъеме уровня Черного моря и происхождении северных элементов в его фауне // Там же. — 1984. — Т. 20, № 4. — С. 3—12.
25. *Полищук В.В., Багнюк В.М.* Біогеографічне районування України // Розбудова екомережі України. — К., 1999. — С. 37—41.
26. *Полищук В.В., Гарасевич И.Г.* Биogeографические аспекты изучения водоемов бассейна Дуная в пределах СССР. — Киев: Наук. думка, 1986. — 212 с.
27. *Полищук В.В., Дягилева Г.М., Негоступ А.Т. и др.* Сравнительный анализ донного животного населения рек Карпат и Крыма и его связь с сопредельными территориями // Экология и таксономия насекомых Украины. — Киев, 1988. — С. 123—124.
28. *Полищук В.В., Травянюк В.С., Коненко Г.Д., Гарасевич И.Г.* Гидробиология и гидрохимия рек правобережного Приднепровья. — Киев: Наук. думка, 1978. — 267 с.
29. *Причина П.С., Пасичник Б.Н., Сингур Н.И. и др.* Комплексная геологическая съемка листа М-36-XXI (Миргород). — Киевский геологоразвед. трест, 1963.
30. *Ресурсы поверхностных вод СССР.* Т. 6. Вып. 1. Западная Украина и Молдавия. — Л.: Гидрометеиздат, 1970. — 492 с.
31. *Романенко В.Д.* Основы гидроэкологии. — Киев: Генеза, 2004. — 664 с.
32. *Соболев Д. Н.* О геологии и геоморфологии Полесья // Вісн. Укр. районної управи. — 1931. — Вип. 16. — С. 3—40.
33. *Старкель Л., Хотинский Н.А.* Природные и антропогенные рубежи голоцена на территориях центра европейской части СССР и Польши // Изв. АН СССР. Сер. География. — 1985. — № 5. — С. 27—39.
34. *Цалолыхин С.Я.* Жизнь в пресных водах: происхождение и развитие // Природа. — 1992. — № 2. — С. 66—73.
35. *Цееб Я.Я.* Зоогеографический очерк и история крымской гидрофауны // Уч. зап. Орлов. пед. ин-та. Сер. Естествознание и химия. — 1947. — Вып. 2. — С. 67—112.
36. *Экологическое состояние трансграничных участков рек бассейна Днестра на территории Украины /* Под ред. А. Г. Васенко, С. А. Афанасьева. — Киев: Академперіодика, 2002. — 355 с.
37. *Яковлев С.А.* Основы геологии четвертичных отложений Русской равнины. — М.: Госгеотехиздат, 1956. — 314 с.
38. *Ярвекюльг А.* Донная фауна восточной части Балтийского моря. — Таллинн: Валгус, 1979. — 382 с.
39. *Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of*

- water policy // Official Journal of the European Communities. — L 327, 22.12.2000. — 72 p.
40. *Rapp D.* Ice ages and interglacials: measurements, interpretation and models. — Springer, 2009. — 285 p.
41. *Szumanski A.* Zmiany układu koryta dolnego Sanu w XIX—XX wieku oraz ich wpływ na morfogenezę tarasu lagowego // *Studia Geomorph. Carp.* — *Baleanica IX.* Krakow, 1977. — P. 139—154.
42. *Zborzewski A.* Aperçu des recherches physiques rationnelles sur les nouvelles curiosités Podolie-Volhyniennes et sur leurs rapports géologiques avec les autres localités // *Bull. Soc. Natural, Moscou.* — 1834. — N 7. — S. 224—254.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 18.06.14