

УДК 575.82:594.3(282.256.341)

https://doi.org/10.25221/2782-1978_2026_3_6

<https://elibrary.ru/vxksqz>

Первые этапы зарождения фауны брюхоногих моллюсков оз. Байкал.

I. Состав миоценовой малакофауны и условия ее существования

Татьяна Яковлевна Ситникова

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, 664033, Российская Федерация,

E-mail: sit@lin.irk.ru

Получена 1 августа 2026 г.; принята к публикации 28 августа 2026 г.

Аннотация. Представлен краткий обзор публикаций о таксономическом составе и жизненных стратегиях моллюсков, населявших мелководное миоценовое озеро в условиях теплого климата, высокой трофности и относительно «медленного» геологического этапа развития Байкальского рифта. Приведено сравнение таксономического состава и жизненных стратегий (питание, размножение) моллюсков танхойской свиты и современного Байкала. Показано, что эра крупных двустворок и яйцеживородящих гастропод сменилась на царство яйцекладущих, главным образом, мелкоразмерных брюхоногих моллюсков. Первые этапы вымирания танхойской малакофауны и дивергенции предков Baicaliidae и Amnicolidae среди гастропод датированы поздним миоценом в период начала «быстрого» рифтогенеза.

Ключевые слова: Танхойские отложения, двустворки, гастроподы.

The first stages of gastropod fauna origination in Lake Baikal.

I. Composition of the Miocene fossils malacofauna and its environmental conditions

Tatiana Ya. Sitnikova

Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,

Irkutsk, 664033, Russian Federation

E-mail: sit@lin.irk.ru

Received August 1, 2026; accepted August 28, 2026

Abstract. An overview is presented of the taxonomic composition and life strategies (feeding, reproduction) of mollusks that inhabited shallow Miocene lakes under warm climate conditions, high trophic levels, and relatively “slow” tectonic stage of the Baikal Rift development. Comparison of the Tankhoi Formation mollusks with the modern Lake Baikal fauna shows that the dominance of large bivalves and ovoviviparous gastropods was later replaced by **oviparous gastropods predominantly small-sized species**. Early extinction phases of the Tankhoi malacofauna and the divergence of ancestral Baicaliidae and Amnicolidae gastropods are dated to Late Miocene, coinciding with the onset of “rapid” rifting.

Keywords: Tankhoi deposits, bivalves, gastropods.

Введение

В обзоре приведены сведения об ископаемых моллюсках, обнаруженных в отложениях Танхойской свиты миоценового возраста, залегающей в непосредственной близости к современному оз. Байкал, остальные находки кайнозойских моллюсков оставлены здесь без упоминания. Для сравнения приведена информация о таксономическом составе, распространении и биологии современных моллюсков. Освещена небольшая часть публикаций о геологической истории и климате байкальской рифтовой зоны (БРЗ). Система крупных таксонов и названия семейств ископаемых моллюсков изменены по сравнению с оригинальными работами прошлых лет и приведена в соответствии с международным сайтом MolluscaBase (2006).

Состав ископаемых моллюсков Танхойской свиты

Брюхоногие моллюски – единственная группа байкальской эндемичной фауны, для которой достоверно известны ископаемые останки, найденные в окрестностях железнодорожной станции Танхой. Ископаемые раковины и их отпечатки были обнаружены внутри твёрдого мергеля (затвердевшая глина с известняком) (рис. 1А–С)

в отложениях русла и правого борта р. Половинка (Раммельмейер 1931, 1940; Мартинсон 1961; Попова 1981; Хуан Бао-Юй 1964).

Из ископаемых брюхоногих моллюсков идентифицированы представители семейств Viviparidae (рис. 1С), Planorbidae, Lithoglyphidae (рис. 1F), Benedictiidae и Baicaliidae (рис. 1H). Отметим, что самостоятельность Benedictiidae была недавно доказана (Sitnikova et al. 2021), хотя ранее оно рассматривалось вместе с родом *Lithoglyphus* C. Pfeiffer, 1828 в рамках семейства Lithoglyphidae (<https://www.molluscabase.org/aphia.php?p=taxdetails&id=715961>). Представители Viviparidae ныне отсутствуют в водоемах Восточной Сибири; наоборот, семейство Amnicolidae, представленное в современных озерах БРЗ северо-азиатским родом *Kolhymamnicola* Starobogatov and Budnikova, 1976 (Ситникова и др. 2010; Sitnikova et al. 2023), в отложениях Танхойской свиты не известны.

В составе ископаемой танхойской малакофауны двустворчатые моллюски доминировали над брюхоногими по разнообразию: 41 вид против 17. Отряд Unionida был представлен 33 видами из трёх семейств и 13 родов, Sphaeriida – семью видами из четырёх родов и отряд Venerida – одним видом. В современный период на уникальных биотопах открытого Байкала гастроподы по количеству видов преобладают над двустворчатыми, они представлены двумя эндемичными семействами (Baicaliidae, Benedictiidae) и несколькими эндемичными родами семейств Planorbidae и Acroloxidae и Valvatidae) (рис. 2С). Среди эндемичных мелководных сообществ гастропод изредка встречаются палеарктические виды Lymnaeidae, Planorbidae

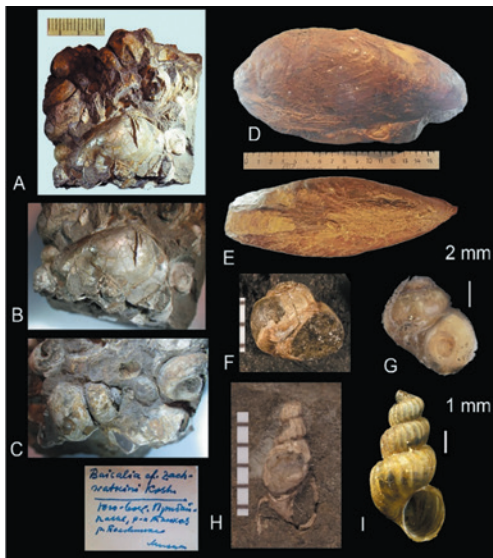


Рис. 1. Ископаемые раковины Танхойской свиты из коллекции Г. Г. Мартинсона, находящейся в музее ВСЕГЕИ им. А. П. Карпинского (г. Санкт-Петербург), для сравнения приведены фото современных раковин. А – мергель с раковинами, образец № 2/20–1, внизу отпечаток *Unio trisulcatus* Heude, 1883 det. Martinson (= *Acuticosta* af. *trisulcata* det. Popova); В – эта же раковина увеличена; С – отпечатки раковин Viviparidae этого же куска мергеля; D, E – окаменелая раковина *Nipponihyria tranchojenensis* Popova, 1964 (= *Limnoscapha maxima* Martinson, 1951) с двух позиций; F – *Lithoglyphus baicalensis* Martinson, 1948 (Lithoglyphidae); G – *Kobeltochlea tamarae* Sitnikova et al., 2021 (Benedictiidae), средняя котловина оз. Байкал; H – *Baicalia* cf. *zachwatkini* Kozhov, 1936 det. Martinson с оригинальной этикеткой; I – *Pseudobaikalia zachwatkini* южная котловина оз. Байкал.

Fig. 1. Fossil shells of the Tankhoi Formation from the collection of G. G. Martinson, housed in the A. P. Karpinsky Geological Institute (St. Petersburg), photos of modern shells are provided for comparison. A: marl with shells, sample No. 2/20-1, below the imprint of *Unio trisulcatus* Heude, 1883 det. Martinson (= *Acuticosta* af. *trisulcata* det. Popova); B: the same shell is enlarged; C: impressions of Viviparidae shells from the same piece of marl. D, E: A fossilized shell of *Nipponihyria tranchojenensis* Popova, 1964 (= *Limnoscapha maxima* Martinson, 1951) from two positions; F: *Lithoglyphus baicalensis* Martinson, 1948 (Lithoglyphidae); G: *Kobeltochlea tamarae* Sitnikova et al., 2021 (Benedictiidae), central basin of Lake Baikal; H: *Baicalia* cf. *zachwatkini* Kozhov, 1936 det. Martinson with the original label; I: *Pseudobaikalia zachwatkini* southern basin of Lake Baikal.

Рис. 2. Состав ископаемой и современной малакофауны оз. Байкал. А – состав Танхойской малакофауны, составлено по С. М. Поповой (1981). Текстурированный синий рисунок – стратегия яйцевиворождения; В – состав современной фауны «зоны ожидания»; С – состав современной фауны, населяющей эндемичные биотопы. (Ситникова и др. 2004; Слугина, Старобогатов 1999; Shirokaya et al. 2017; Sitnikova et al. 2024). Розовая точечная текстура – палеарктические виды.

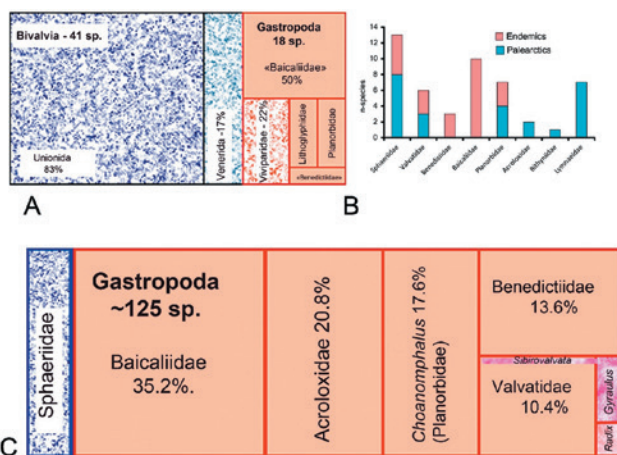


Fig. 2. Composition of the fossil and recent malacofauna of Lake Baikal. A: composition of the Tankhoi fauna, according to S. M. Popova (1981). Textured blue pattern indicates a strategy of oviviviparity; B: composition of the recent malacofauna of the “waiting zone”; C: composition of the recent malacofauna living in the endemic habitats (Shirokaya et al. 2017; Sitnikova et al. 2004; 2024; Slugina, Starobogotov 1999). Pink dotted texture indicates Palearctic species.

и Valvatidae (Ситникова и др. 2004; Sitnikova et al. 2024). Представители последних трех семейств, а также Acroloxidae, Bythinidae и Physidae входят в состав малакофауны прибрежных водоемов и соров-заливов Байкала, где эндемики, как правило, отсутствуют.

Древняя малакофауна обитала в заливе-соре крупного озера (Мартинсон 1961), где предки эндемичных гастропод-байкалийцев сосуществовали совместно с «соровой» фауной (Попова 1981). Аналогично, в современном Байкале, в заливах с промежуточными условиями [= «зона ожидания» M. Vinarski in Schniebs et al. (2022)] между эндемичными и «соровыми» (сибирскими) биотопами обитают совместно сибирско-палеарктические (25) и байкальские (24) виды (рис. 2В).

Жизненные стратегии моллюсков

Механизмы захвата пищи. Высокое разнообразие моллюсков в древнем водоёме предполагает, что всем им хватало пищевых ресурсов (бактерии, микроводоросли, мелкие беспозвоночные, детрит, взвешенное органическое вещество и прочее), находившихся в придонной воде и в/на грунте. Диатомовые водоросли являются одним из кормовых объектов как современных (Röpstorff et al. 2003), так, вероятно, и древних моллюсков. Створки диатомовых обнаружены в донных отложениях Танхойской свиты на р. Половинка (Попова и др. 1989) и в отложениях Тункинской долины (Рассказов и др. 2014).

Для всех упомянутых двустворок, а также и гастропод семейства Baicaliidae свойственен фильтрационный механизм питания, но способы захвата пищевых частиц у них различаются. Unionida, Venerida и Sphaeriida пропускают воду через входящий сифон в жабры, и затем окруженные слизью частички пищи направляются ко рту, причём венериды и сферииды в отличие от унионид способны дополнительно для продвижения пищевых частиц к сифону использовать реснички поверхности ноги (pedal feeding) (Reid et al. 1992).

У фильтрующих гастропод Baicaliidae пищевые частицы проходят с током воды через мантийную полость под действием ресничек ктенидия, собираясь

в слизистый шнур, который выходит с другой стороны мантийной полости, проходит по ресничному желобку ко рту и захватывается зубами радулы (Röpstorf et al. 2003). Возможно, большинству предковых Baicaliidae был свойственен механизм собирания пищи с субстрата, как у Amnicolidae (Kesler 1981), но позднее они выработали более эффективные для конкретных условий обитания способы захвата пищи. Например, активный захват (срезание?) перифитоновых водорослей свойственен байкалидам *Korotnewia semekewitschi nitida* (собственные наблюдения). Описанный выше фильтрационный механизм питания связан с обитанием байкалиид на боковых стенках и потолках скальных ниш (Röpstorf et al. 2003). Однажды удалось наблюдать как особь *Maackia* (или *Parabaikalia*?) *bythiniopsis* образовала комок слизи у рта и через несколько минут захватила его ртом, вероятно, с осевшими на слизь мелкими пищевыми частицами. У зарывающихся байкалиид рода *Liobaicalia* E. von Martens, 1876 имеются зачатки «педального» питания. При передвижении по стеклянной прозрачной чашке Петри особи *Liobaicalia stiedae* выдвигают далеко вперед ногу, по верхней поверхности которой поднимались и двигались к ротовому отверстию мелкие частички органики.

Современные Viviparidae (отсутствуют в бассейне Байкала), Bithyniidae и Valvatidae совмещают фильтрацию и собирательство. Процесс фильтрации вивипарид сходен с таковой и байкалиид (Cook 1949), и они также захватывают мелкую пищу непосредственно зубами радулы с субстрата (Höckelmann, Pusch 2000; Anistratenko et al. 2013). Оба типа питания отмечены у широко распространённого семейства Bithyniidae, заходящего в заливы Байкала (Brendelberger, Jürgens 1993). Своеобразный фильтрационный механизм питания характерен для затворок Valvatidae. Удалось наблюдать, как они собирают пищевые частички с грунта длинным рострумом, который на конце расширен наподобие трубки пылесоса как, например, у *Megalovalvata piligera* Lindholm, 1909) (см фото на обложке). Ни эндемичные ни сибирские виды вальватид, обитающие в современном Байкале, не обнаружены в отложениях Танхойской свиты.

Представители Lithoglyphidae (отсутствуют в бассейне Байкала), и Benedictiidae (см. фото на обложке), а также Planorbidae и Acroloxidae – пасущиеся на субстрате гастроподы, они используют зубы радулы для захвата пищи, срезания, соскабливания и вычесывания разнообразных по размеру и происхождению пищевых частиц (Shirokaya 2003; Sitnikova, Röpstorf 2004). Среди современных бенедиктиид большинство видов рода *Benedictia* считаются всеядными. В целом, множество современных видов байкальской малакофауны являются собирателями, в то время как в древнем озере доминировали фильтраторы – двустворки и вивипариды. К «чистым» фильтраторам, обитающим ныне на эндемичных биотопах озера, относятся лишь мелкие двустворки (Sphaeriidae) и некоторые виды байкалиид,

Размножение. Двустворкам семейства Sphaeriidae и гастроподам Viviparidae свойственно яйцеживорождение (в отличие от остальных пресноводных яйцекладущих гастропод). У сфериид одна особь выпускает на дно небольшое количество молоди (редко больше 10), сходных по морфологии со взрослыми особями. Пресноводные *Corbicula* Megerle von Muhlfield, 1811 также не выметывают яйца в воду, а **вынашивают их** в мантийной полости, выпуская по 100 и более мелких ювенильных особей, способных распространяться в воде на значительные расстояния. Двустворки отряда Unionida формируют множество мелких паразитических личинок-глохий, выпускаемых самками в воду и затем прикрепляющихся к жабрам рыб для развития до определённой стадии (Leydig 1866, in Lefevre, Curtis

1912; и многие др.). Костные останки карповых и окунёвых рыб, среди которых преобладают хозяева личинок современных Unionidae, обнаружены в осадках Танхойской свиты р. Мишиха (Скобло, Лямина 1983). Яйцеживорождение у гастропод Viviparidae в древнем мелководном, тёплом, перенасыщенном жизнью озере (Попова 1981) способствовало выживанию молоди и поддержанию высокой плотности популяций. Вымирание семейства в бассейне Байкала, вероятно, вызвано сокращением площади биотопов, подходящих для этих крупных моллюсков, наиболее характерных для неглубоких эвтрофных водоёмов.

Таким образом, эра крупных двустворок и яйцеживородящих гастропод в миоценовом водоеме сменилась на царство яйцекладущих (с доминированием мелкоразмерных) гастропод в современном озере. В ходе эволюции БРЗ брюхоногие моллюски, владеющие различными способами собирания и фильтрации пищи, получили преимущество над двустворчатыми и брюхоногими моллюсками-фильтраторами.

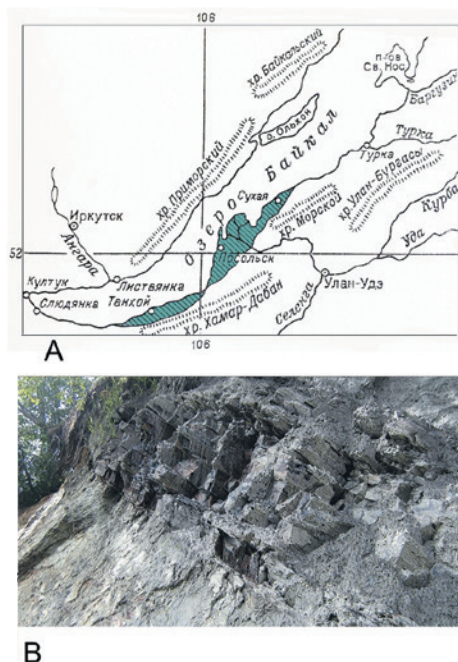
Возраст, условия среды и климат раннего миоцена

Точный возраст моллюсков Танхойской свиты – до сих пор одна из обсуждаемых проблем, поскольку с этой даты обычно начинают отсчет образования оз. Байкал (Мац и др. 2001). Датировки таковы: олигоцен–миоцен (Попова и др. 1989; Мац и др. 2001), олигоцен–ранний миоцен (Машук, Акулов 2012; Mats 2015); нижний (ранний) и средний миоцен (Мартинсон 1961); миоцен–нижний (ранний) плиоцен (Рассказов и др. 2014). Вероятно, следует признать, что в раннем миоцене (~15–16 млн лет назад) моллюски уже населяли древний водоем. По мнению С. М. Поповой (1981), Танхойская малакофауна обитала на глубинах до 10 м в крупном озере, занимавшем, согласно Г. Г. Мартинсону (1961), по длине расстояние, по меньшей мере, от Мишихи до Сухой (рис. 3). Возможно, это озеро соответствует Мишихинской впадине, ограниченной Ангарским разломом на западе, подводным продолжением Обручевского сдвига-сбросового разлома на севере и разломом Черского на юге (Levi et al. 1995); разломы внутри этой впадины (ближе к восточному берегу) входят в структуру одного из грабенов Среднебайкальского бассейна.

Распространение наземной части Танхойского поля обнажений прослежено от долины рек Половинка и Осиновка (Осиновская палеодолина) на юге до р. Ключевка (Мишихинско-Ключевская долина) на севере (Рассказов и др. 2014). Ископаемые раковины унионид и вивипарид

Рис. 3. Схема локализации Танхойской свиты и фото наземного ландшафта. А – схема «Танхойского залива» (заштриховано) (копия, Мартинсон 1961). В – озерно-болотные обнажения «Шахтерской горки» на р. Осиновка (копия, Машук, Акулов 2012).

Fig. 3. Locality of the Tankhoi Formation and photographs of the terrestrial landscape. A: Map of the “Tankhoi Bay” area (shaded) (after Martinson, 1961); B: lake-marsh sediments at “Shakhterskaya Gorka” on the Osinovka River (after Mashchuk and Akulov, 2012).



обнаружены также в скважинах севернее р. Селенга – в Энхалука, Загза и Сухая (Мартинсон 1961).

Отложения Танхойского поля в виде угольных пластов простираются по подводному склону юго-восточной части озера до глубины около 1300 м от Муринской банки на юге до железнодорожной станции Мысовая на севере (Хлыстов и др. 2021). Угольные прерывистые уступы (рис. 4) обнаружены на бортах каньона Тельный (у станции Мысовая) сотрудниками Лимнологического института СО РАН во время экспедиционных работ в 2024 г. (А. П. Федотов, устное сообщение).

С. М. Попова (1981) предположила, что Танхойская малакофауна обитала на слабо заросших водной и околководной растительностью грунтах при среднегодовой температуре воздуха + 15–20 °С и переживала периоды «заморов». Это предположение согласуется с находками слоев Танхойской свиты, сложенных голубовато-серыми песчаниками, темно-серыми и серо-глинисто-слюдистыми алевролитами (Рассказов и др. 2014), являющимися одним из свидетельств бескислородных периодов на мелководье озера. Нахождение «сидеритового-цемента», прилегающего к обломкам обугленной древесины, и отдельных сидеритовых (карбонат железа) конкреций также свидетельствует о существовании в то время восстановительной среды, возможно, сопутствующей гидротермальным процессам в местах обитания моллюсков. Известно, что железомарганцевые конкреции и карбонаты железа в Байкале являются результатом деятельности микроорганизмов в зонах разгрузки подводных гидротерм и грязевых вулканов Байкала (Granina et al. 2007; Lomakina et al. 2026; и др.). Отмечу, в районе скважины Загза (см. Сухая на рис. 3) находится наземный гидротермальный источник Сухинская терма всего 100–120 м от берега озера. Не исключено существование гидротерм и в миоценовом водоеме (Цеховский, Япаскурт 2016).

Так как найденные ископаемые раковины двустворок имели толстую раковину, С. М. Попова (1981) пришла к заключению, что моллюски обитали в воде с высокой концентрацией карбоната кальция. Многочисленные мергели в Танхойском поле (Раммельмейер 1931; Рассказов и др. 2014) являются тому свидетельством. Поступление карбоната кальция в водоем, где обитали моллюски, возможно, было из разных источников. Например, за счет водного выветривания архейских мраморов в Слюдянском районе. Один из карьеров мрамора находится у реки Буровщина всего в 1.5 км от берега озера. Как результат разгрузки термальных источников по типу

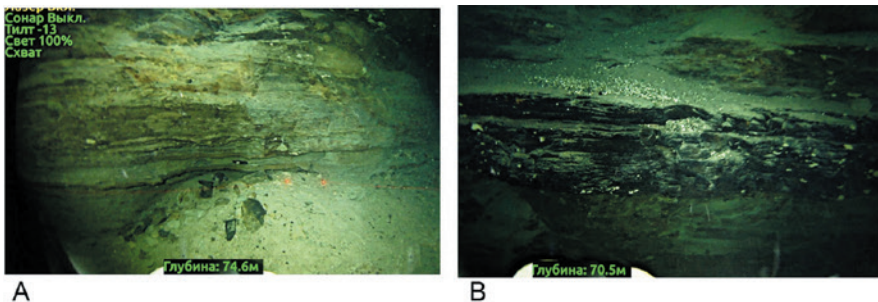


Рис. 4. Угольные и глинистые затвердевшие пласты подводных отложений Танхойского поля в каньоне Тельный, фото телеуправляемого необитаемого подводного аппарата (ТНПА) «Ровбилдер ЗБ-300».

Fig. 4. Coal and clayey lithified layers of submarine sediments of the Tankhoi field in Telny Canyon. Photograph taken by the remotely operated underwater vehicle (ROV) “Rovbuilder ZB-300.”

вод Аршана и Жемчуга; обнажения известковых туфов (травертинов) вблизи которых обнаружены в террасах реки Кынгырга (Тункинская долина) (Татаринов и др. 2006).

Состав отпечатков и пыльцы растений в отложениях Танхойской свиты рек Половинка и Осиновка («Шахтерская горка») (рис. 3В) сходен. Из водных растений преобладали останки водяного ореха; из наземных – пыльца покрытосеменных растений, среди которых обнаружены представители семейств, произрастающих в современный период в субтропическом климате, такие как магнолиевые, пальмовые, кипарисовые, грецкие орехи и др. (Мащук, Акулов 2012). В лесах до-Танхойского периода также доминировали покрытосеменные растения, росли споровые и голосеменные деревья и кусты (Mats 2015). Палеоклимат раннего миоцена в Южной Сибири был схож с климатом южных субтропиков со средними температурами в январе выше 0 °С и в июне – выше 28 °С (Белова 1985). Состав растительности и малакофауны Танхойского времени имели сходство с флорой и фауной Юго-Восточной Азии (Мартинсон 1961; Попова 1981; Белова 1985).

Средний и поздний миоцен, первая дивергенция среди гастропод

Существуют различные модели происхождения и развития Байкальского рифта (Логачев 2003; Мац и др. 2001; ten Brink, Taylor 2002; Petit, Déverchère 2006; Jolivet et al. 2009). Большинство исследователей считает, что в олигоцен-миоцене продолжался процесс «медленного рифтинга» при низкой степени растяжения и разрушения литосферы (Логачев 2003) и доминировании тектоники «скольжения» (Petit, Déverchère 2006). Согласно Дельво с соавторами (Delvaux et al. 1997), стадия медленного рифтогенеза (поздний олигоцен – ранний плиоцен) характеризуется первоначальным формированием бассейна в условиях сдвигового режима, сопровождавшегося транстензией (сдвиг с растяжением, т. е. опускание).

Во многих частях Земного шара средне-миоценовый климатический оптимум закончился ~14–13–11 млн лет назад; последовавшее глобальное похолодание вызвало появление ледников в Антарктике, снижение концентрации CO₂ в атмосфере и смену состава наземной растительности (Lewis et al. 2008; Methner et al. 2020; Ballian et al. 2025; и др.).

Несмотря на небольшое похолодание в среднем миоцене (Белова 1985), в Байкальском регионе климат в целом оставался теплым до конца миоцена (~6.5 млн лет назад) (Воробьева и др. 1995; Collective BDP-98 2001). Возможно, этому способствовала вулканическая активность в Тункинской долине ~16–15 млн лет назад, угасание которой происходило постепенно в интервале 9–8 млн лет назад (Рассказов и др. 2014; Хассан и др. 2020). Снос пепла в ближайшие озера приводил, вероятно, к высокому обилию в них диатомовых, судя по распределению их в керне BDP-98 вплоть до начала первого серьезного регионального похолодания (Collective BDP-98 2001). «Биогенное цветение», по меньшей мере, в южной впадине могло сопровождаться высоким обилием микроорганизмов и микроводорослей. Выяснено, что вулканический пепел в озерных системах усиливал оксигенацию водной толщи и снижал токсический стресс, что стимулировало фиксацию азота и рост цианобактерий, способствуя восстановлению экологии в течение десятилетий (Zang et al. 2025). Отмечу, что в Байкале в 2016 г. спустя год после купного пожара снос пепла вызвал повышение концентрации фосфатного и нитратного азота, а также эвтрофикацию прибрежных вод в бухтах Большого Ушканьего острова в виде массового развития цианопрокариот (Tomberg et al. 2026).

В течение позднего миоцена (~10–7 млн лет назад) «спокойный» геологический режим транспрессии (сдвиг со сжатием, образование поднятий) сменился

на транстензию или «чистое растяжение» (Delvaux et al. 1997). Близко к этому времени затихла вулканическая активность в Тункинской долине (Хассан и др. 2020). На месте южной и средней впадин в позднем миоцене существовал единый водоем с глубинами до 400–500 метров (рис. 5) (Логачев 2003; Мац и др. 2001 и др.), и, вероятно, происходила разгрузка газов и флюидов в некоторых районах (Цеховской, Япаскурт 2016). В современный период известно более 60 сиповых участков в озере (Granin et al. 2010; Khlystov 2020 и др.) и около 10 «терм», находящихся непосредственно на берегу озера или в его окрестностях (Плюснин и др. 2013). Все подводные разгрузки газов и флюидов сосредоточены в активных зонах тектонических разломов (Khabuev, Khlystov 2025 и др.), и все наземные «термы» находятся пределах разрывных нарушений сбросового типа (Плюснин и др. 2013). В местах разломов в миоцене, как и в настоящее время, тектоническая активность сопровождалась землетрясениями, происходило разрушение старых и появление новых неоднородностей подводных ландшафтов на разных глубинах озера.

Исходя из анализа нуклеотидных последовательностей *COI* гена мтДНК, немногим более 10 млн лет назад произошло расхождение между предками *Baicaliidae* и *Amnicolidae*, включая североамериканские *Taylorconcha*, *Amnicola*, европейские *Marstoniopsis* и североазиатские *Kolhymamnicola* (Sitnikova et al. 2023). Современные *Kolhymamnicola* обитают в полупроточных водоёмах Северо-восточной Азии на прибрежных песках среди водной растительности на глубинах до 1 м (Богатов, Сиротский 1978; Затравкин, Богатов 1988), в том числе в БРЗ в озёрах Леприндо, Цыпа и «Лапрагар» (Sitnikova et al. 2023). В этих озерах мелкие *Kolhymamnicola* практически не отличимы по морфологии раковины от некоторых байкалиид (например, *Baicaliella nana* Lindholm, 1909), но генетически они оказались ближе к североамериканскому роду *Taylorconcha* (*p*-дистанции *COI* ~11%), чем к байкалидам (> 14%) (Ситникова и др. 2010; Sitnikova et al. 2023).

Отсутствие амникола-подобных ископаемых раковин в отложениях Танхойской свиты можно объяснить тем, что они не сохранились из-за маленьких размеров (около 2–3 мм). Наличие в этих отложениях сразу нескольких видов, отнесенных по форме раковин к байкалидам, вероятно, свидетельствует о том, что морфологическое разнообразие в миоценовом водоеме опережало дивергенцию на уровне генов, что встречается и среди современных моллюсков Байкала. Пример тому – морфологический поли-

морфизм *Radix auricularia* (Linnaeus, 1758), нового вселенца в эндемичные биотопы оз. Байкал (Schniebs et al. 2022).

Триггерами окончательного расхождения предковых форм в разные семейства

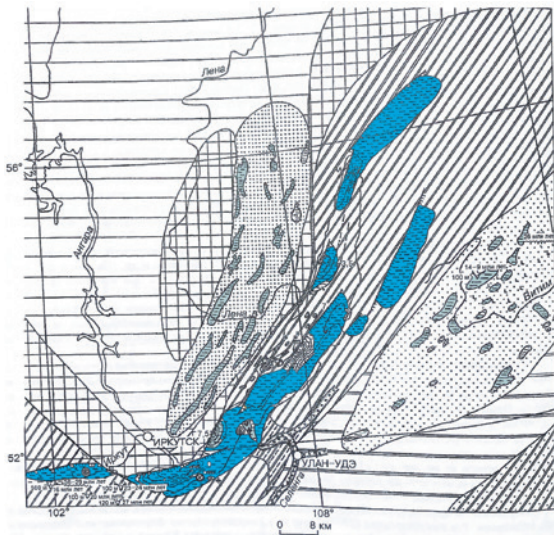


Рис. 5. Озера Байкальского рифта (голубой цвет) и окружающие их озера-болота (бледно-голубой цвет) в миоцене (27–11 млн лет назад) (Мац и др. 2001).

Fig. 5. Lakes of the Baikal Rift (blue) and the surrounding lake-swamps (pale blue) during the Miocene (~11 million years ago) (Mats et al. 2001).

Baicaliidae и Amnicolidae, как и, возможно, именно в этот период времени вымирания крупных двустворок и гастропод могли послужить начавшаяся «быстрая стадия» рифтинга, приводившая к углублению озера, разрушению прибрежных биотопов с мягкими грунтами и водной растительностью. Появившиеся новые биотопы, в том числе на грубообломочных породах, стенках каньонов, подводных скалах и возвышенностях, а также состоящие из крупного песка с детритом, начали осваивать мелкие гастроподы.

Заключение

Таким образом, суммируя литературные сведения, можно констатировать, что первый этап зарождения байкальской эндемичной малакофауны приурочен к раннему миоцену, когда моллюски, в том числе предки современных эндемичных гастропод, уже населяли, по меньшей мере, залив крупного Мишихинского озера. На протяжении нескольких миллионов лет моллюски обитали в теплом климате, вероятно, под влиянием гидротермальных излияний, увеличивающих содержания карбоната кальция в воде, при достаточном количестве пищи и в относительно спокойных геологических условиях. Второй этап – вымирание унионид, лимноцерид, корбикул и вивипарид, дивергенция Baicaliidae и Amnicolidae датирован концом миоцена, когда произошли активизация тектонических процессов, углубление озера, разрушение мелководных биотопов с мягкими грунтами старых и появление множества новых разнообразных местообитаний на твердых субстратах. Эти субстраты с мелкими растительными обрастаниями оказались выгодным условием для существования яйцекладущих гастропод, использующих различные механизмы захватывания пищи.

Благодарности

Автор признателен и благодарен к. б. н. Л. А. Прозоровой за помощь в фотографировании ископаемых раковин, собранных и идентифицированных Г. Г. Мартинсоном, а также за полезные замечания при редактировании текста. Я благодарна сотрудникам Центрального научно-исследовательского геологоразведочного музея имени академика Ф. Н. Чернышёва во Всероссийском научно-исследовательском геологическом институте имени А. П. Карпинского за предоставленную возможность ознакомиться и работать с коллекцией Г. Г. Мартинсона. Я признательна д. б. н. Т. И. Земской за обсуждение, высказанные замечания и пожелания, благодаря которым рукопись была существенно улучшена. Работа выполнена в рамках бюджетного проекта Лимнологического института СО РАН № FWSR-2026-0016.

Литература (References)

- Белова В. А.** Растительность и климат позднего кайнозоя юга Восточной Сибири. Новосибирск: Наука. 176 с. (Belova V. A. 1985. Vegetation and Climate of Late Cenozoic in the South of Eastern Siberia. Novosibirsk: Nauka, 176 pp. [In Russian]).
- Богатов В. В., Сиротский С. Е.** 1978. Продукция моллюсков и их роль в биоценозах пойменных озёр верховьев реки Зеи. *Гидробиология бассейна Амура*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 116–122. (Bogatov V. V., Sirotsky S. E. 1978. Production of mollusks and their role in the biocenoses of floodplain lakes in the Upper Zeya River. In: *Hydrobiology of the Amur Basin* Vladivostok: Dalnauka, pp. 116–122. [In Russian]).
- Воробьева Г. А., Мац В. Д., Шимараева М. К.** 1995. Палеоклиматы позднего миоцена, плиоцена и эоплейстоцена Байкальского региона // *Геология и геофизика*. Т. 38. № 8. С. 82–96. (Vorobyeva G. A., Mats V. D., Shimaraeva M. K. 1995. Paleoclimates of the Late Miocene, Pliocene, and Early Pleistocene of the Baikal region *Geology and Geophysics* 38(8): 82–96). [In Russian].
- Затравкин М. Н., Богатов В. В.** 1988. Амниколоподобные Gastropoda из пресных вод дальнего Востока СССР // *Зоологический журнал*. Т. 67. Вып. 1. С. 127–129. (Zatrawkin M. N., Bogatov V. V. 1988. Amnicola-like Gastropoda from the fresh waters of the Far East of the USSR. *Zoological Journal*. Vol. 67. Issue 1. P. 127–129 [In Russian]).
- Машук И. М., Акулов Н. И.** 2012. Олигоценные отложения Байкальской рифтовой впадины // *Геология и геофизика*. Т. 53. № 4. С. 461–475. (Mashchuk I. M., Akulov N. I. 2012.

- Oligocene deposits of the Baikal rift valley. *Russian Geology and Geophysics* 53 (4): 356–366. [In Russian]. <http://dx.doi.org/10.1016/j.rgg.2012.02.012>
- Лунина О. В. 2016. Цифровая карта разломов для плиоцен-четвертичного этапа развития земной коры юга Восточной Сибири и сопредельной территории Северной Монголии // *Геодинамика и тектонофизика*. Т. 7. № 3. С. 407–434. (Lunina O. V. 2016. the digital map of the pliocene–quaternary crustal faults in the Southern East Siberia and the adjacent Northern Mongolia. *Geodynamics and Tectonophysics* 7(3): 407–434 [In Russian].) <https://doi.org/10.5800/GT-2016-7-3-0215>
- Лунина О. В., Денисенко И. А., Гладков А. А. 2025. Зоны сейсмогенных разрывов Байкальского рифта: пространственное положение и сейсмический потенциал // *Геодинамика и тектонофизика* Т. 16. № 2: 0823. (Lunina O. V. Denisenko I. A., Gladkov A. A. 2025. Zones of seismogenic ruptures in the Baikal rift: spatial location and seismic potential. *Geodynamics & Tectonophysics* 16(2): 0823. [In Russian]) <https://doi.org/10.5800/gt-2025-16-2-0823>.
- Логачев Н. А. 2003. История и геодинамика Байкальского рифта. *Геология и Геофизика*. 44(5): 391–406. (Logachev N. A. History and geodynamics of the Baikal rift. *Russian Geology and Geophysics* 44(5): 391–406. [In Russian]).
- Мартинсон Г. Г. 1961. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений Сибирской платформы, Забайкалья и Монголии. *Труды Байкальской Лимнологической станции АН СССР*. 19: 332 с. +29 Таблиц. (Martinson G. G. 1961. Mesozoic and Cenozoic mollusks of the continental sediments of the Siberian Platform, Transbaikalia and Mongolia. *Proceedings of the Baikal Limnological Station of the USSR Academy of Sciences*. 19: 332 p. +29 Tables. [In Russian]).
- Мац В. Д., Уфимцев Г. Ф., Мальдельбаум М. М., Алакшин А. М и др. 2001. Кайнозой Байкальской рифтовой впадины: строение и геологическая история. Новосибирск: Издательство СО РАН «ГЕО». 252 с. (Matz V. D., Ufimtsev G. F., Maldelbaum M. M., Alakshin A. M. et al. 2001. The Baikal basin in the Cenozoic: structure and geological history. Novosibirsk: Publishing House of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences “GEO”. 252 p. [In Russian]).
- Попова С. М. 1981. Кайнозойская континентальная малакофауна юга Сибири и сопредельных территорий. Москва: Наука. 185 с. (Popova S. M. 1981. Cenozoic continental Malacofauna of southern Siberia and adjacent territories. Moscow: Nauka. 185 p. [In Russian]).
- Попова С. М., Мац В. Д., Черняева Г. П., Шимараева М. К. и др. 1989. Палеолимнологические реконструкции. Байкальская рифтовая зона. (ред. Логачев Н. А.) Новосибирск: Наука. 110 с. (Popova S. M., Mats V. D., Chernyaeva G. P., Shimaraeva M. K. et al. 1989. *Paleolimnological reconstructions. Baikal Rift Zone*. Novosibirsk: Nauka. 110 p. [In Russian]).
- Плюснин А. М., Замана Л. В., Шварцев С. Л., Токаренко О. Г. и др. 2013. Гидрогеохимические особенности состава азотных терм Байкальской рифтовой зоны // *Геология и геофизика*. Т. 54. № 5. – С. 647–664. (Plyusnin A. M., Zamana L. V., Shvartsev S. L., Tokarenko O. G. et al. 2013. Hydrogeochemical features of the composition of nitrogen thermae of the Baikal rift zone. *Geology and Geophysics* 54(5): 647–664. [In Russian]).
- Раммельмейер Е. С. 1931. К вопросу о фауне третичных террас Байкала. *Известия Академии Наук СССР, отд. Математики и естествознания*. 10: 1395–1399. (Rammelmeyer E. S. 1931. On the fauna of the tertiary terraces of Lake Baikal. *Proceedings of the USSR Academy of Sciences, ed. Mathematics and Natural Science*. 10: 1395–1399. [In Russian]).
- Раммельмейер Е. С. 1940. Ископаемые моллюски пресноводных отложений Забайкалья. *Труды Байкальской Лимнологической станции АН СССР*. 10: 399–424. (Rammelmeyer E. S. 1940. Fossil mollusks of freshwater sediments of Transbaikalia. *Proceedings of the Baikal Limnological Station of the USSR Academy of Sciences*. 10: 399–424. [In Russian]).
- Рассказов С. В., Лямина Н. А., Лузина И. В., Черняева Г. П. и др. 2014. Отложения Танхойского третичного поля, Южнобайкальская впадина: стратиграфия, корреляции и структурные перестройки в Байкальском регионе. *Геодинамика и тектонофизика* 5 (4): 993–1032 (Rasskazov S. V., Lyamina N. A., Luzina I. V., Chernyaeva G. P. et al. 2014. Sediments in the Tertiary Tankhoi field, South Baikal basin: stratigraphy, correlation and structural transformations in the Baikal region. *Geodynamics & Tectonophysics* 5 (4): 993–1032. doi:10.5800/GT-2014-5-4-0165.
- Скобло В. М., Лямина Н. А. 1983. Мезозой и кайнозой Бурятии. *Геология и полезные ископаемые Бурятии*. – Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во. С. 127–136. (Skoblo V. M., Lyamina N. A. 1983. Mesozoic and Cenozoic Buryatia. *Geology and mineral resources of Buryatia*. Ulan-Ude: Buryatian Publishing House P. 127–136 [In Russian]).
- Ситникова Т. Я., Старобогатов Я. И., Широкая А. А., Шибанова И. В. и др. 2004. Брюхоногие моллюски. Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1, кн. 2. Новосибирск: Наука. С. 937–1020. (Sitnikova T. Ya., Starobogatov Ya I., Shirokaya A. A., Shibanova I. V. et al. 2004. *Gastropoda. Index of animal species inhabiting Lake Baikal and its catchment area* (Ed. Timoshkin O. A.) Novosibirsk: Nauka. P. 937–1020. [In Russian]).

- Ситникова Т. Я., Прозорова Л. А., Регель К. В. 2010. Эмбриональная раковина, распространение и вопрос о происхождении брюхоногих моллюсков рода *Kolhymannicola* // *Зоологический журнал* Т. 89. № 10. С. 1190–1199. (Sitnikova T. Ya., Prozorova L. A., Regel K. V. 2010. Embryonic shell, distribution, and a problem of origin of *Kolhymannicola* gastropods. *Russian Zoological journal* 89(10): 1190–1199.
- Слугина З. В., Старобогатов Я. И. 1999. (Slugina Z. V., Starobogatov Ya. I. 1999. Atlas and key of bivalve mollusks of the Baikal Lake. Novosibirsk: SO RAN Press, 144.
- Татаринов А. В., Яловик Л. И., Данилова Э. В., Намсараев З. Б. 2006. Участие микроорганизмов в образовании травертинов и сапропелитового керогена в отложениях термальных углекислых вод Байкальской рифтовой зоны // *Доклады Российской академии наук*. Т. 411. № 4. С. 514–518. (Tatarinov A. V., Yalovik L. I., Danilova E. V., Namsaraev Z. B., 2006. The involvement of microorganisms in the formation of travertines and sapropelite kerogen in the deposits of thermal carbon dioxide waters of the Baikal rift zone. *Reports of the Russian Academy of Sciences*. Vol. 411. No. 4. P. 514–518. [In Russian]).
- Хассан А., Рассказов С. В., Чувашова И. С., Ясныгина Т. А. и др. 2020. Идентификация озерных отложений верхнего миоцена – нижнего плиоцена в суходольной Тункинской впадине Байкальской рифтовой зоны. *Геодинамика и тектонофизика* 11(2): 262–284. (Hassan A., Rasskazov S. V., Chuvashova I. S., Yasnygina T. A. et al. 2020. Identifying Upper Miocene – Lower Pliocene lacustrine sediments in dry Tunka basin of the Baikal Rift Zone. *Geodynamics, Tectonophysics* 11(2): 262–284 [In Russian]) <https://doi.org/10.5800/GT-2020-11-2-0473>
- Хлыстов О. М., Вайнер-Кротов А. В., Китаев А. В., Погодаева Т. В. 2021. Находки углей Танхойского поля в донных отложениях Южного Байкала // *Науки о Земле и недропользование* Т. 44. № 3. С. 285–292 (Khlystov O. M., Vayner-Krotov A. V., Kitaev A. V., Pogodaeva T. V. 2021. Finds of coals of the Tankhoy field in the bottom sediments of Southern Baikal // *Earth Sciences and Subsoil Use*, vol. 44, No. 3, pp. 285–292 <https://doi.org/10.21285/2686-9993-2021-44-3-285-292>
- Цеховский Ю. Г., Япаскерт О. В. 2016. Процессы кайнозойского литогенеза в Байкальской рифтовой зоне // *Литология и полезные ископаемые* № 5. С. 448–464 (Tsekhovskiy Yu. G., Yapaskurt O. V. 2016. Processes of Cenozoic lithogenesis in the Baikal Rift Zone. *Lithology and Mineral Resources* 5: 448–464 [In Russian]).
- Anistratenko V. V., Ryabceva Yu. S., Degtyarenko E. V. 2013. Morphological traits of the radula in Viviparidae (Mollusca: caenogastropoda) as a master key to discrimination of closely related species. *Vestnik zoologii* 47(2): 149–213.
- Ballian A., Meijers M. J. M., Cojan I., Huyghe D. et al. 2025. Middle Miocene climate evolution in the northern Mediterranean region (Digne-Valensole basin, SE France). *Climate of the Past* 21: 841–856.
- Brendelberger, H., Jürgens, S. 1993. Suspension feeding in *Bithynia tentaculata* (Prosobranchia, Bithyniidae), as affected by body size, food and temperature. *Oecologia* 94, 36–42. <https://doi.org/10.1007/BF00317298>
- Collective authors BDP-98. 2001. The new BDP-98 600-m drill core from Lake Baikal: a key late Cenozoic sedimentary section in continental Asia. *Quaternary International*. 80–81: 19–36. [https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(01\)00016-7](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(01)00016-7).
- Cook P. 1949. A ciliary feeding mechanism in *Viviparus viviparus* (L.) *Proceedings of the Malacological Society. London*. 27: 265–271.
- Delvaux D., Moyes R., Stapel G., Petit C. et al. 1997. Paleostress reconstruction and geodynamics of the Baikal region, Central Asia. Part II. Cenozoic rifting *Tectonophysics* 282: 1–38.
- Granin N. G., Makarov M. M., Kucher K. M., Gnatovsky R. A. 2010. Gas seeps in Lake Baikal: detection, distribution, and implications for water column mixing. *Geo-Marine Letters*. 30(3–4): 399–409.
- Granina L. Z., Klerkx J., Callender E., Leermakers M. et al., 2007. Bottom sediments and pore waters near the hydrothermal vent in the Baikal Lake (Frolikha Bay). *Russian Geology and Geophysics* 48(3): 237–246. <https://doi.org/10.1016/j.rgg.2006.04.001>
- Höckelmann C., Pusch M. 2000. The respiration and filter-feeding rates of the snail *Viviparus viviparus* (Gastropoda) under simulated stream conditions. *Archiv Für Molluskenkunde* 149(4): 553–568.
- Jolivet M., De Boisgrollier T., Petit C., Fournier, M. et al. 2009. How old is the Baikal Rift Zone? Insight from apatite fission track thermochronology *Tectonics* 28: TC3008, doi:10.1029/2008TC002404.
- Kesler D. H. 1981. Periphyton grazing by *Ammicola limosa*: An enclosure-exclosure experiment. *Journal of Freshwater Ecology* 1: 51–59.
- Khabuev A. V., Khlystov O. M. 2025. Unification of geological and geophysical characteristics of gas hydrate-bearing structures in Lake Baikal *Limnology and Freshwater Biology* 6: 1355–1366. <https://doi.org/10.31951/2658-3518-2025-A-6-1355>

- Khlystov O. M.** 2020. Results of 20 years of searching and studying gas hydrates in Lake Baikal *Limnology and Freshwater Biology* 4: 581–582.
- Lefevre G., Curtis W.** 1910 (1912). Studies on the reproduction and artificial propagation of fresh-water mussels. *Bulletin of the Bureau of fisheries* 30 (Document No. 756): 109–201 + 17 Plates.
- Levi K. G., Babushkin S. M., Badardinov A. A., Buddo V. Yu. et al.** 1995. Active Baikal tectonics. *Russian geology and Geophysics* 36(10): 143–154.
- Lewis A. R., Marchant D. R., Ashworth A. C., Herenäs L. et al.** 2008. Mid-Miocene cooling and the extinction of the tundra in continental Antarctica. *PNAS* 105(31): 10676–10680.
- Lomakina A. V., Bukin S. V., Pogodaeva T. V., Vorobyova S. S. et al.** 2026. Microbial communities in carbonate-containing bottom sediments of the Bolshaya Zelenovskaya oil-methane seep (Central Baikal) *Microbiology* 95(1): 107–117. <https://doi.org/10.1134/S0026261725602416>
- Mats V. D.** 2015. The Baikal rift: Pliocene (Miocene) – Quaternary episode or product of extended development since the Late Cretaceous under various tectonic factors. A review. *Geodynamics & Tectonophysics* 6 (4): 467–489. <https://doi.org/10.5800/GT-2015-6-4-0190>.
- Methner K., Campani M., Fiebig J., Löffler N. et al.** 2020. Middle Miocene long-term continental temperature change in and out of pace with marine climate records. *Science Reports* 10: 7989. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64743-5>
- MolluscaBase eds.** 2026. MolluscaBase. Accessed at <https://www.molluscabase.org> on 2026–09–01. doi:10.14284/448
- Petit C., Déverchère J.** 2006. Structure and evolution of the Baikal rift: A synthesis. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 7: Q11016, <https://doi.org/10.1029/2006GC001265>
- Reid R. G. B., McMahon R. F., Foighil D. O., Finnigan R.** 1992. Anterior inhalant currents and pedal feeding in bivalves *The Veliger* 35: 93–104.
- Röpstorff P., Sitnikova T. Y., Timoshkin, O. A., Pomazkina G. V.** 2003. Observation on stomach contents, food uptake and feeding strategies of endemic Baikalian gastropods. *Berliner Palaobiologische Abhandlungen* 4: 151–156.
- Sitnikova T., Teterina V., Maximova N., Kirilchik S.** 2021. Discordance of genetic diversification between deep-and shallow-water species of *Kobeltocochlea* Lindholm, 1909 (Caenogastropoda: Truncatelloidea: Benedictiidae) endemic to Lake Baikal with the description of a new species, review of the genus, and notes on its origin. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 59(8): 1775–1797. <https://doi.org/10.1111/jzs.12545>
- Schniebs K., Sitnikova T. Ya., Vinarski M. V., Müller A. et al.** 2022. Morphological and Genetic Variability in *Radix auricularia* (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeidae) of Lake Baikal, Siberia: The Story of An Unfinished Invasion into the Ancient Deepest Lake. *Diversity*. 14(7): 1–28. <https://doi.org/10.3390/d14070527>
- Sitnikova T. Y., Roepstorff P.** 2004. Mollusks that live exclusively in Lake Baikal. *Science First Hand* 1: 84–99.
- Sitnikova T., Kiyashko S., Maximova N., Pomazkina G. V. et al.** 2012. Resource partitioning in endemic species of Baikal gastropods indicated by gut contents, stable isotopes and radular morphology. *Hydrobiologia* 682: 75–90.
- Sitnikova T., Peretolchina T., Prozorova L., Sherbakov D. Yu. et al.** 2023. The North Asian Genus *Kolhymamnicola* Starobogatov and Budnikova 1976 (Gastropoda: Amnicolidae), Its Extended Diagnosis, Distribution, and Taxonomic Relationships. *Diversity*. 15(483): 1–25.
- Sitnikova T. Ya. Khanaev I. V., Kovalenkova M. V., Peretolchina T. E. et al.** 2024. Alien gastropods among endemics in open areas of Lake Baikal. *Biological bulletin*. 51(9): 2671–2687.
- Shirokaya A. A.** 2003. Post-embryonal growth and feeding of Baikal endemic limpets (Gastropoda, Pulmonata, Acroloxidae). *Berliner palaobiologische Abhandlungen* 2: 104–105.
- Shirokaya A. A., Sitnikova T. Ya., Kijashko P. V., Shydlovskyy I. V. et al.** 2017. A review of the Lake Baikal limpets, family Acroloxidae Thiele, 1931 (Mollusca: Pulmonata: Hygrophila), based on type specimens, with keys to the genera. *Archiv Für Molluskenkunde* 146(1): 9–64. <https://doi.org/10.1127/arch.moll/146/009-064>
- Tomberg I. V., Bondarenko N. A., Nepokrytykh A. V., Shirokaya A. A. et al.** 2026. Ecological responses of Baikal zone to wildfires on Bol'shoy Ushaniy Island. *Journal of Great Lakes Research*, published online April 2026. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2026.102781>
- ten Brink U. S., Taylor M. H.** 2002. Crustal structure of central Lake Baikal: Insights into intracontinental rifting. *Journal of Geophysical research* 107: B7.
- Zhang K., Stüeken E. E., Thomazo C. et al.** 2025. Volcanic ash drives contrasting redox shifts and biogeochemical feedbacks in ancient marine and lacustrine systems. *Communications Earth Environments* 6: 850 <https://doi.org/10.1038/s43247-025-02821-0>