

---

# МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

---

## Мхи палеозоя и мезозоя (Обзор)

М.С. Игнатов

Главный ботанический сад РАН, 127276, Москва, Ботаническая ул., 4  
misha\_ignatov@list.ru

Из ныне живущих групп высших растений мохообразные не раз отмечались как наиболее примитивные и древние. Это положение, изначально основывающееся на данных сравнительной анатомии, подтверждено в последнее время многочисленными данными молекулярной филогенетики [Goffinet, Buck, 2004; Shaw et al., 2003; Newton et al., 2007]. Вместе с тем, результаты анализа последовательностей ДНК в большинстве своем указывают на отсутствие прямой общности происхождения мхов и печеночников, причем практически всегда мхи рассматриваются как эволюционно более молодая группа. При оценках времени дивергенции печеночников и мхов еще в силуре [Newton et al., 2007] наиболее древние остатки печеночников датируются верхним девоном [Hueber, 1961], тогда как остатки мхов только карбоном.

В ископаемом состоянии мхи сравнительно многочисленны и разнообразны в эоценовых янтарях [Frahm, 2010; Ignatov, Perkovsky, 2011]. Здесь важно отметить, что материал этого возраста не имеет отличий от современных мхов столь значительных, чтобы их следовало относить к родам, неизвестным в современной флоре. Доступные признаки, правда, часто скудны настолько, что образец с одинаковым успехом можно сравнить с представителями нескольких родов и семейств, и выбор из них чаще всего довольно произволен.

Информация о более древних, мезозойских и палеозойских представителях мхов обобщалась С.Жовет-Ас [Jovet-Ast, 1967], В.А. Красиловым и Р.М. Шустером [Krassilov, Schuster, 1983] и К.Оостендорп [Oostendorp, 1987]. Публикации последних двух с половиной десятилетий не были предметом обобщения, и поскольку они до-

вольно разрозненны, необходимость такого обзора явно назрела.

Обобщение по ископаемым мохообразным Китая было сделано недавно Ю.-Д. Ванг и К.-В. Ву [Wang, Wu, 2007], значительный обзор литературы привели П.Моисан и др. [Moisan et al., 2012] при описании собственных находок из Киргизии.

В данной статье сделана попытка каталогизации известных на сегодня данных по этому вопросу с краткими комментариями, а также общее обсуждение тех положений, которые можно сделать на основе их анализа. Порядок изложения следует геологической летописи, от мела к карбону. Раннекембрийский род *Parafunaria* R.D. Yang, J.R. Mao, W.H. Zhang, L.J. Jiang et H.Gao с видом *Parafunaria sinensis* R.D. Yang [Yang et al., 2004] из Китая мы не комментируем, считая его принадлежность к мхам сомнительной.

Из общих замечаний необходимо пояснение по поводу систематической принадлежности. Большинство современных порядков и семейств установлено по признакам, недоступным для изучения по имеющимся ископаемым остаткам (строение спорофита), однако во многих случаях можно перечислить несколько порядков, наиболее сходных по признакам гаметофита, особенно по характеру строения клеточной сети, если таковая представлена. Вполне сознавая, что ископаемые формы могли принадлежать и вымершим группам, мы особо подчеркиваем, что сравнение с теми или иными группами современных мхов не следует рассматривать как попытку их классификации: для любой из них в настоящее время нет скольконибудь серьезных оснований. Тем не менее, такой анализ указывает на особенности структурного разнообразия, которое достойно обсуждения.

Мел

Две верхнемеловые находки из США, штат Джорджия, заслуживают особого внимания, поскольку идеально сохранившийся материал позволил изучить не только гаметофиты, но и коробочки. Образец кампанского времени явно относится к семейству Polytrichaceae, принадлежность к которому по строению и коробочки, и гаметофита несомненна. В то же время ни один из 20 современных родов семейства не имеет комбинации признаков, удовлетворительно совпадающей с той, что имеется у этих ископаемых остатков, так что авторы отнесли их к отдельному роду *Eopolytrichum* Конопка, Herendeen, Merrill et Crane, с единственным видом *Eopolytrichum antiquum* Конопка, Herendeen, Merrill et Crane [Конопка et al., 1997].

Находки сантонского времени представляют собой превосходно сохранившиеся растения с коробочками с перистомом. Последний удалось отснять на сканирующем электронном микроскопе, четко показав продольную исчерченность на наружной стороне зубцов, однозначно указывающую на принадлежность к семейству Dicranaceae в широком смысле. В настоящее время последнее подразделяют на четыре семейства, которые, тем не менее, составляют единую хорошо обособленную группу. В материале сохранились и споры, также изученные с помощью СЭМ, и многие детали строения гаметофита и спорофита, что позволило сблизить растения с родом *Campylopodium* (в современной флоре представлены 4 хорошо известных вида и несколько недостаточно изученных) и описать как *C. allonense* Конопка, Herendeen et Crane [Конопка et al., 1998].

Следует отметить, что две вышеупомянутые находки – это наиболее древние остатки спорофитов, про которые можно не только не сомневаться, что они таковыми являются, но и детально понять их структуру и отнести к современным семействам. Обо всех более древних остатках, интерпретируемых как спорофиты мхов, уверенного заключения дать невозможно.

*Muscites cretaceus* Ettingshausen et Debey [Debey, Ettingshausen, 1859] из верхнего мела (маастрихт) Германии представлен побегом с листьями с тонкой хорошо различимой средней жилкой, и облик его позволяет сравнение с очень многими семействами современных мхов.

*Muscites lesquereuxii* Berry из верхнего мела США (штат Теннесси) представлен менее хорошо сохранившимися облиственными побегами, про которые трудно что-либо сказать [Berry, 1928].

В янтаре из Бирмы, возраст которого оценивается границей верхнего и нижнего мела (сеноман или верхний альб) был описан род *Vetiplanaxis* N.E. Bell с одним видом *V. pyrrohobryoides* N.E. Bell [Bell, York, 2007], который сравнивается с представителями современного рода *Hypnodendron* (около 25 нынеживущих видов, преимущественно в тропиках и субтропиках).

Этим же возрастом, альб или сеноман, датируется и возраст *Muscites* sp. из Аргентины [Passalia, 2007]. Судя по описанию и иллюстрациям, растения весьма сходны с современными крупными и практически космополитными родами *Mnium* или *Bryum*: листья отстоящие, эллиптические, коротко заостренные, 1,4–2,5 мм длиной и 0,8–1,2 мм шириной, с сильной жилкой до верхушки листа.

Из аптских отложений Южного полушария были описаны несколько мхов.

*Muscites antarcticus* Cantrill [Cantrill, 2000] представляет отпечатки многочисленных облиственных побегов, более детальное сравнение которых затруднительно из-за несовершенной сохранности материала.

С Южных Шетландских островов недавно был описан *Livingstonites* Vera с единственным видом *L. gabriellae* Vera [Vera, 2010]. Для него известен как внешний вид, так и шлифы, представляющие поперечные срезы, показывающие дифференциацию жилки, возможно, сходную с таковой Dicranaceae s.l., что согласуется и с общим обликом этого весьма мелкого растения (около 5 мм), и с несколько удлиненными клетками пластинки его листа.

А.Дриннан и Т.Чэмберс [Drinnan, Chambers, 1986] привели иллюстрации **двух видов мхов** из апта юго-восточной Австралии, однако сохранность материала не позволяет серьезно обсуждать их систематическое положение. Один из видов, при этом, несколько напоминает общим габитусом представителей одного из наиболее крупных и космополитных семейств Orthotrichaceae.

Аптским, вероятно, следует считать и возраст *Muscites ostracodiferus* Krassilov [Krassilov, 1982], явно водного бокоплодного мха с ветвящимся стеблем и рыхло расположенными узкими ланцетными листьями до 6 мм длиной и жилкой до верхушки листа. Его сходство с *Palaeodichelyma* обсуждается ниже.

Наиболее ранним нижним мелом датируются отложения из окрестностей пос. Хасурты в Бурятии (к югу от оз. Байкал), в которых выявлено 6 видов мхов [Ignatov, Shcherbakov, 2011]. Из них

*Bryokhutuliniia obtusifolia* Ignatov et Shcherbakov и *Tricostium longifolium* Ignatov et Shcherbakov описаны как новые виды, причем оба отнесены к родам, описанным ранее из верхней юры; о систематическом положении этих родов будет сказано ниже. Один вид отнесен к описанному ранее из юры виду *Palaeodichelyma sinitsae* Ignatov et

Shcherbakov (см. ниже). Три мха кратко описаны как *Muscites* sp. 1, 2 и 3. Эти последние, по видимому, принадлежали к верхоплодным мхам, судя по узким прямым листьям с мощной жилкой, однако из-за сильной обугленности, равно как и по причине немногочисленности остатков, их более детальное сравнение затруднительно.

## Юра

Верхнеюрская флора Монголии, Забайкалья и бассейна Буреи включает три рода (*Bryokhutuliniia*, *Tricostium*, *Palaeodichelyma*), известных более чем из одного местонахождения – случай достаточно редкий для мезозойских флор мхов.

Представители рода *Bryokhutuliniia* Ignatov (табл. IX, фиг. 1–5) были первоначально описаны И.Н. Сребродольской [1980] в роде *Muscites* Ad.Brongniart, как *M. ingodensis* Srebrodolskaja, из отложений, которые она относила к нижнемеловым, но есть основания относить их к верхнеюрским [Ponomarenko, 2003]. После того как сходные формы были найдены в Монголии и сохранность их позволила описать детали клеточного строения, был выделен род *Bryokhutuliniia* [Ignatov, 1992], к которому на сегодня можно отнести четыре вида: нижнемеловой вид *B. obtusifolia* и три верхнеюрских вида, включающие типовой вид из Монголии *B. jurassica* Ignatov [Ignatov, 1992], *B. ingodensis* (Srebrodolskaja) Ignatov [Сребродольская, 1980], по которой недавно появились новые данные из Байгула, расположенного неподалеку от Ингоды [Ignatov et al., 2011], и еще один не описанный вид из другого Забайкальского местонахождения близ Олова [Ignatov, Karasev, в печати]. Все виды *Bryokhutuliniia* характеризуются крупными размерами, ветвящимися, рыхло облиственными стеблями, выглядящими уплощенно облиственными, что, однако, по крайней мере отчасти может являться результатом сплющивания при захоронении. Листья коротко заостренные или тупые, без жилки, по всему краю с каймой; клетки листа прямоугольные, с поперечными стенками почти строго перпендикулярными длине листа; на верхушках побегов у одного из видов (*B. obtusifolia*) листья розетковидно скученные. Вообще говоря, указанная комбинация признаков не позволяет выбрать ближайшего родственника данного рода среди современных групп. Между собой виды отличаются формой листьев, степенью развития каймы, размерами, наличием розеток листьев на концах побегов и др.

Типовым видом рода *Tricostium* Krassilov [Krassilov, 1973] является *T. papillosum* Krassilov с

р. Буреи. Это верхоплодный мох с короткими клетками, сильной средней жилкой листа, а также с двумя субмаргинальными жилками, развитыми сильнее, чем у немногих современных групп, у которых имеется хоть какая-то дифференциация субмаргинальных клеток. Благодаря этому необычному признаку, сравнение *Tricostium* с современными группами осложняется: указать на его родство этот признак не помогает. С другой стороны, находки в нижнемеловых отложениях Хасурты растения с такой же структурой листа однозначно указывает на его принадлежность к этому же роду, так что *Tricostium longifolium* Ignatov et Shcherbakov (табл. IX, фиг. 6–7) представляет собой значительное расширение ареала рода. Однако еще большее его распространение следует из находки в нижнем триасе Монголии *T. triassicus* (см. ниже).

Еще один описанный В.А. Красиловым из среднего течения р. Буреи род *Yorekiella* Krassilov, с видом *Y. pusilla* Krassilov [Krassilov, 1973], хотя и был отнесен ко мхам, но недостаточно обоснованно. Хотя низбегающие, сильно скошенно прикрепленные листья и известны у современного мха *Schistostega*, с которым проводится сравнение, они намного более характерны для печеночников. Принадлежность к последней группе согласуется и с размерами растений (листья *Yorekiella* имеют максимальную длину 0,3–0,4 мм), и с изодиаметрическими клетками листовой пластинки.

Из тех же отложений описан и *Muscites fontinalioides* Krassilov [Krassilov, 1973], представленный фрагментом стебля с обрывками листьев, у которых сохранилась клеточная сеть основания листа, а также овальной структурой, интерпретированной как коробочка. Действительно, современные виды рода *Fontinalis* (около 20 видов в холодных областях Голарктики) имеют сидячие коробочки сходной формы, однако размер ее у *M. fontinalioides* 1 мм, включая крышечку. Сидячие коробочки такого размера у бокоплодных мхов не встречаются – их длина всегда 1,5–2(3) мм. Коробочки же 0,5–1 мм длиной встречаются у эфемерных мхов, имеющих крайне короткий стебель и коробочку, развивающуюся

ся в терминальном, а не в латеральном положении. Таким образом, интерпретация овального образования *M. fontinalioides* как коробочки требует дополнительного подтверждения.

В верхнеюрском местонахождении Байгул (Забайкальский край) помимо *Bryokhutuliinia ingodensis* были найдены еще два мха. Один из них, *Baigulia* Ignatov, Karasev et Sinitsa с видом *B. complanata* Ignatov, Karasev et Sinitsa [Ignatov et al., 2011] представляет собой крупный бокоплодный мох с уплощенно облиственными побегами, с листьями без жилки. Основными отличиями от *Bryokhutuliinia* являются отсутствие каймы и косое прикрепление листа, так что растения вполне напоминают современных представителей Plagiotheciaceae. Второй мох, *Baiguliella minuta* Ignatov, Karasev et Sinitsa [Ignatov et al., 2011] – очень мелкий, по-видимому, верхлоплодный напочвенный мох с линейно-ланцетными отогнутыми листьями, клеточное строение которых не сохранилось; жилки на отпечатках не видны, но, будучи сжатыми с боков, листья залегают так, что наличие тонкой жилки исключать нельзя, и в этом случае уместно сравнение с целым рядом родов, представляющих эфемерные растения из разных семейств верхлоплодных мхов.

Род *Palaeodichelyma* Ignatov et Shcherbakov с видом *P. sinitzae* Ignatov et Shcherbakov [Ignatov, Shcherbakov, 2007], описанный из верхней юры Унды и Даи (Забайкальский край) и найденный также в нижнемеловых отложениях Хасурты, представляет собой ветвящиеся побеги с рыхло расположенными листьями, у которых имеется жилка; клетки пластинки удлиненные, в основании, особенно в его углах, более крупные, широкие и короткие. Принадлежность к бокоплодным мхам, следующая из предположительно правильного перистого ветвления, подтверждается также и наличием коротких латеральных побегов, возможно, представляющих собой перигонии. Нижнемеловой *Muscites ostracodiferus* из Монголии отличается от *Palaeodichelyma* более узкими и длинными листьями; к сожалению, для него неизвестно клеточное строение листа; если таковое станет известно и окажется соответствующим, этот вид также может быть отнесен к роду *Palaeodichelyma*.

Таким образом, *Palaeodichelyma* может считаться наиболее древним бокоплодным мхом,

что согласуется и с данными молекулярной филохронологии [Newton et al., 2007]. Среди более ранних, рассматриваемых ниже мхов имеются представители с листьями без жилки (*Muscites guescelinae*, *M. brickiae*), что в современных группах верхлоплодных мхов большая редкость. Вместе с тем, неправильное их ветвление свидетельствует о том, что их принадлежность к бокоплодным мхам маловероятна.

Описанный из верхней юры Забайкалья *Muscites samchakianus* Srebrodolskaja [Сребродольская, 1980] выглядит как бокоплодный, и отличия его от *Bryokhutuliinia* в значительной степени касаются размеров, которые более чем вдвое меньше. Клеточное строение не изучено, жилка отсутствует или неясная в основании.

Верхней юрой или нижним мелом датируется еще ряд находок из центрального Китая, описанных как *Muscites*, недостаточная полнота описания которых не позволяет детализировать их систематическую принадлежность. Этот материал отнесен к пяти разным видам [Wu, 1999; Sun et al., 2001; Wang, 1984].

Из нижней юры Синьцзянь-Уйгурского округа Китая описаны два мха, каждый во вновь установленном роде. Первый, *Stachybryolites* X.-W. Wu, X.-Y. Wu et Y.-D. Wang с единственным видом *S. zhoui* X.-W. Wu, X.-Y. Wu et Y.-D. Wang [Wu et al., 2000], весьма напоминает современные виды *Campylopus* или какие-либо прочие относительно крупные Dicranaceae s. l.: листья густо скученные, узкие, проксимальные части побегов практически безлистные. Второй род, описанный в указанной статье, *Mnioites* X.-W. Wu, X.-Y. Wu et Y.-D. Wang с видом *M. brachyphyllloides* X.-W. Wu, X.-Y. Wu et Y.-D. Wang имеет более широкие листья, сравниваемые с современным *Mnium*, хотя по приводимым фотографиям и по не вполне совпадающим с иллюстрациями описаниям подробное обсуждение их затруднительно.

Из нижней юры Германии описаны два небольших фрагмента листьев, с полной определенностью принадлежащих роду *Sphagnum* [Reissinger, 1950]: уникальный тип клеточного диморфизма сфагнов с крупными гиалиновыми клетками с волокнами не оставляет сомнений в том, что данная находка – наиболее древний несомненный представитель данной самой древней группы мхов.

## Триас

В России мхи триасового возраста известны по единственной находке *Muscites uralensis* Turutanova-Ketova на восточном склоне Урала, в Булунаш-

Ёлкинском местонахождении [Турутанова-Кетова, 1958]. К сожалению, приводимое в этой работе изображение остатка мха весьма мало информативно.

Небольшая по числу образцов, но необычайно насыщенная коллекция, включающая по крайней мере четыре рода мхов с весьма полно сохранившейся клеточной структурой была собрана в Южной Монголии, в Яман-Усе (Яманусе), в верхней части толщи, большая часть которой датируется пермью. Очень оригинален род *Yamanusia* Ignatov et Shcherbakov с одним видом *Y. crassicostata* Ignatov et Shcherbakov [Ignatov, Shcherbakov, 2011]. Данный род представлен листьями с мощной и несколько асимметричной средней жилкой и мелкими толстостенными клетками, по многим особенностям сравнимый с пермским родом *Serviktia* (см. ниже) и отдаленно напоминающий современный *Fissidens*, хотя и не имеющий сложной трехлучевой структуры листа последнего.

Другой род из Яман-Уса, *Atrichites* Ignatov et Shcherbakov с видом *A. triassicus* Ignatov et Shcherbakov [Ignatov, Shcherbakov, 2011], представлен длинными листьями с параллельными краями и крупно-пильчатой каймой, образованной более длинными клетками (местами выраженными, но местами неявно дифференцированными) по сравнению с более или менее изодиаметрическими клетками средней части листовой пластинки. И хотя ассимиляционные пластиночки на жилке незаметны, сходство с *Atrichum* авторы описания сочли большим, чем с каким-либо другим родом как современных, так и ископаемых мхов.

Род *Palaeosyrhropodon* Ignatov et Shcherbakov с видом *P. grossiserratus* Ignatov et Shcherbakov [Ignatov, Shcherbakov, 2011] имеет очень оригинальное строение края листа, клетки которого выглядят как длинные тупые выросты с параллельными краями. В современных группах такое строение встречается крайне редко, но оно весьма характерно для ряда видов рода *Syrhropodon* из преимущественно тропического семейства Calymperaceae.

*Tricostium triassicum* Ignatov et Shcherbakov [Ignatov, Shcherbakov, 2011] представлен в коллекции единственным экземпляром (отпечатком с противоотпечатком). Клеточная сеть и субмаргинальные структуры этого экземпляра весьма напоминают таковые у рода *Tricostium* (см. выше), к которому он и отнесен. Если данная трактовка подтвердится, этот род станет вторым (после *Sphagnum*) по продолжительности существования, поскольку интервал от поздне меловых находок до современных родов меньше временного промежутка от раннего триаса до нижнего мела.

Весьма хорошо сохранившийся материал был описан недавно из верхнего и среднего триаса Киргизии, местонахождения Мадыген (Madygen Lagerstätte) [Moisan et al., 2012]. Весьма подробно описаны хорошо сохранившиеся экземпляры *Muscites brickiae* Moisan, Voigt, Schneider et Kerp; несколько менее хорошо сохранившегося материал, на котором нельзя рассмотреть микроструктуры, приводится как *Muscites* sp.

Образцы *Muscites brickiae* представлены многочисленными побегами с отклоненными под широким углом широко ланцетными листьями без жилки и каймы. Листья среднего для мхов размера, 2–2,5×0,6–0,8 мм, их клетки 52–63×16–20 мкм, удлинено прямоугольные, расположенные в ясных продольных рядах.

*Muscites* sp. выглядит как современные представители верхоплодных мхов, в частности Dicranaceae, листья его 0,6–2,1×0,1 мм, жилка описана как отсутствующая, хотя изображения в работе могут быть интерпретированы и иначе (жилка Dicranaceae обычно очень широкая и при такой сохранности может выглядеть как на приводимых в работе иллюстрациях), микроструктура не сохранилась.

Остальные триасовые мхи происходят с территории Гондваны.

Описанный из триаса Южной Африки *Muscites guesceliniae* Townrow [Townrow, 1959] представлен густо облиственными побегами с листьями без жилки и сравнительно короткими прямоугольными клетками. В оригинальном описании вид сравнивался с Leucodontaceae, однако квадратные (а не ромбические) клетки и углов основания, и центральной части листа указывают, скорее, на принадлежность к верхоплодным мхам, которые при наличии широкой жилки (как у *Octoblepharum* из семейства Leucobryaceae/Dicranaceae s.l.) могли бы иметь сходный рисунок клеточной сети. Вместе с тем, нельзя исключать и действительно полное отсутствие жилки – такие примеры среди современных верхоплодных мхов известны в Gigaspermaceae, Hedwigiaceae, Eriodiaceae, Dicnemonaceae, хотя во всех случаях растения без жилки имеют много особенностей, не позволяющих сравнить их с *M. guesceliniae* напрямую.

Дисперсные фитолеймы, возможно, относящиеся ко мхам, были найдены в верхнем триасе Восточной Антарктиды [Bomfleur, Kerp, 2010].

Из среднего триаса Индии был описан род *Sphagnophyllites* Pant et Basu с одним видом *S. triassicus* Pant et Basu [Pant, Basu, 1978]. Описание и изображения клеток и листа вызывают сомнения в том, что они принадлежат мхам.

## Пермь

По богатству и разнообразию мхов пермский период сравним с эоценом и олигоценом, но намного интереснее, поскольку разнообразие форм здесь существенно больше. Пермские мхи особо хорошо представлены в отложениях Ангарида (Кузнецкий, Тунгусский и Печорский бассейны, отложения Предуральского прогиба), отчасти в Минусинском бассейне и на севере Русской платформы. Есть также данные и с территории южной Субангарида (Северо-Западный Китай, Приморье). Активизация изучения Гондваны также дала в последние десятилетия многочисленные находки из Южной Африки, Южной Америки, Антарктиды и Индии.

Отдельные экземпляры пермских мхов с территории Ангарида были найдены М.Ф. Нейбург еще в 1941 году, но первое сообщение об этом было отложено до 1956 года [Нейбург, 1956], а в скором времени вышла в свет ее обстоятельная сводка [Нейбург, 1960]. В ней описан единственный на сегодняшний день таксон ископаемых мхов надродового уровня – *Protosphagnales* – с тремя родами: *Protosphagnum* Neuburg, *Junjagia* Neuburg, *Vorcutannularia* Neuburg, отнесенные к бриевым мхам *Intia* Neuburg, *Salairia* Neuburg, *Uskatia* Neuburg, *Polyssaievia* Neuburg, *Bajdaievia* Neuburg, *Bachtia* Neuburg, а также *Muscites uniformis* Neuburg. Изученный материал относится к временному интервалу от кунгурского до татарского ярусов и происходит из Кузнецкого, Тунгусского и Печорского бассейнов.

Дальнейшее изучение верхнепалеозойской флоры северо-востока европейской части России было продолжено работами Л.А. Фефиловой [1978], описавшей находки мхов из флороносных толщ Печорского бассейна и Предуральского прогиба, преимущественно верхнепермского возраста. Л.А. Фефилова описала ряд новых видов из родов, установленных М.Ф. Нейбург, а также выделила еще два рода – *Kosjunia* Fefilova и *Syrjagia* Fefilova.

Видовой состав родов мхов, описанных Нейбург [1956, 1960] и Фефиловой [1978], следующий: *Intia vermicularis* Neuburg, *I. variabilis* Neuburg, *I. falciformis* Neuburg, *I. angustifolia* Neuburg, *I. vicaria* Fefilova; *Salairia longifolia* Neuburg, *S. confinis* Fefilova, *S. singularis* Fefilova; *Kosjunia polyedra* Fefilova, *K. retusa* Fefilova; *Syrjagia lingulata* Fefilova, *S. rectiserialis* Fefilova; *Uskatia conferta* Neuburg, *U. dentata* Fefilova, *U. vicina* Fefilova; *Polyssaievia spinulifolia* (Zalessky) Neuburg; *Bajdaievia linearis* Neuburg, *B. longiuscula* Fefilova, *B. speciosa* Fefilova; *Bachtia ovata* Neuburg; *Junjagia glottophylla* Neuburg;

*Vorcutannularia plicata* (Pogorevitsch) Neuburg, *V. laevis* Fefilova, *V. minuta* Ignatov; *Protosphagnum nervatum* Neuburg.

Объем группы протосфагновых мхов является особой проблемой. Уже М.Ф. Нейбург [1960] отмечала черты сходства *Protosphagnum* и *Intia*, которые интерпретировала как этапы эволюционного развития более примитивного бриевого типа в протосфагновый. Чтобы решить проблему с названием остатков листьев, у которых клеточное строение на верхушке листа соответствует *Intia*, а ближе к основанию – *Protosphagnum*, Л.А. Фефилова предложила еще один род, *Syrjagia*, совмещающий признаки этих родов. Вместе с тем, степень выраженности такой дифференциации варьирует в широких пределах (табл. X, фиг. 1–3), так что выбор при определении материала из трех родов оказывается ничуть не проще, чем из двух. Дальнейшее изучение материалов объемной мацерации выявило еще более причудливые сочетания признаков разных родов в пределах одного листа; в частности, Е.В. Маслова с соавторами [Maslova et al., 2012a] привели экземпляр, представляющий в верхней части *Vorcutannularia*, а в нижней части – *Intia* (табл. X, фиг. 4; ср. на той же таблице с фиг. 1, 5). Необычный характер развития листа, не свойственный современным мхам, выявленный в последней работе, заставляет в настоящее время рассматривать выделенные М.Ф. Нейбург роды как базовые и наиболее часто встречающиеся морфотипы, взаимоотношения между которыми требуют дополнительного изучения и уточнения границ этих родов. Вместе с тем и наличие переходов, и общие структурные особенности – размеры и форма листьев, наличие жилки, очень узкое основание листа, ограниченное практически одной лишь жилкой, при том, что основание листа ушковидное и «мочки» основания листа объемлют стебель, кайма по всему краю листа с характерной зубчатостью за счет выступающей дистальной части клетки, образование Т-образных ансамблей клеток, если не по всему листу, то по крайней мере близ основания – все это указывает на родство всех описанных М.Ф. Нейбург родов. Таким образом, порядок протосфагновых включает в нашем понимании десять родов: *Junjagia*, *Protosphagnum* (табл. X, фиг. 3, 7), *Vorcutannularia* (табл. X, фиг. 5), а также отнесенные М.Ф. Нейбург и Л.А. Фефиловой к бриевым мхам *Intia*, *Syrjagia*, *Kosjunia*, *Salairia*, *Uskatia*, *Polyssaievia*, *Bajdaievia*. Недостаточно данных для решения вопроса о том, принадлежит ли к этому порядку *Bachtia*, у которой в основа-

нии листа имеются немногочисленные Т-образные ансамбли клеток, однако кайма и некоторые другие признаки плохо сохранились и оставляют вопрос открытым.

Следует отметить также, что у двух родов, *Polyssaievia* и *Bajdaievia*, имеется еще и своеобразная дифференциация клеток листовой пластинки, названная М.Ф. Нейбург «сетчатым жилкованием» (табл. X, фиг. 6). Название это, разумеется, может использоваться только в метафорическом смысле, поскольку жилки в данном случае фактически представляют собой несколько более вытянутые и более темные клетки; они образуют сетчатую структуру по всему листу у *Polyssaievia*, или только в самом его основании у *Bajdaievia*, заключая в своих петлях по несколько десятков клеток.

Для протосфагновых мхов мы опустим характеристики видов и родов, и поскольку они подробно даны и иллюстрированы в отечественной литературе [Нейбург, 1960; Фефилова, 1978], а также и потому, что в настоящее время новый обширный материал по данной группе активно изучается [Maslova et al., 2012a, b], причем обнаруживаются новые проблемы (например, в отношении экземпляров, сходных с изображенным здесь на табл. X, фиг. 4), решение которых видится пока лишь в общих чертах.

Кроме того, к родам, описанным М.Ф. Нейбург, были отнесены также мхи с территории южной ветви Субангариды: *Uskatia* sp. из Синьцзянь-Уйгурского автономного округа Китая [Liu, Yan, 1996], *Intia* sp. из Приморья (В.И. Бураго в [Meуen, 1982]).

Изучение ископаемых остатков данного возраста с сопредельной территории севера Русской платформы выявило, помимо весьма частых здесь протосфагновых мхов (в частности, *Intia*, *Protosphagnum*, *Vorcutannularia*), еще целый ряд форм, определенно относящихся ко мхам. А.В. Гоманьков и С.В. Мейен [1987] описали из позднеатарских отложений род *Rhizinigerites* Gomanov et Meуen, а также изобразили без подробных описаний еще ряд морфотипов (как *Muscites* sp. 1–3). Эти коллекции были дополнены материалами объемной мацерации, а результаты их изучения подготовлены к печати и опубликованы М.С. Игнатовым [Ignatov, 1990]. По разнообразию морфотипов ископаемых мхов эта коллекция является богатейшей после собраний мхов из балтийского янтара.

Краткая характеристика этих родов следующая.

*Arvildia* Ignatov – листья ланцетные или продолговатые, постепенно заостренные и желобчатые (*A. elenae* Ignatov) или на верхушке возмож-

но широко закругленные (*A. obtusifolia* Ignatov), край цельный, жилка мощная, по всей длине, оканчивается незадолго перед верхушкой, клетки возможно квадратные на большей части листовой пластинки, с толстыми клеточными стенками (темно окрашенными в препаратах). В оригинальном описании род сравнивался с Pottiaceae, Grimmiaceae, Orthotrichaceae, Scouleriaceae. Некоторые побеги имели ризоиды с косыми клеточными стенками.

Род *Gomankovia* Ignatov (1 вид: *G. latifolia* Ignatov) представлен единственным листом полной сохранности. В отличие от предыдущего рода лист гораздо более широкий, коротко заостренный; жилка умеренно сильная, в дистальной части вильчато ветвящаяся (что изредка встречается во многих группах современных мхов), клетки его большей частью шестиугольные, клетки края не отличаются по форме, но более темно окрашенные, напоминающие кайму, характерную для современных Funariaceae. Клетки к основанию листа более длинные и широкие. В оригинальном описании род сравнивался со Splachnobryaceae и Funariaceae.

*Aristovia* Ignatov (2 вида: *A. subcordata* Ignatov, *A. microcellulata* Ignatov) включает листья с относительно тонкостенными шестиугольными клетками, но, в отличие от *Gomankovia*, форма листьев яйцевидно-треугольная, жилка более мощная, дифференциация каймы едва намечена. Клетки к основанию листа не дифференцированы, край листа цельный.

*Protoochyraea* Ignatov (1 вид: *P. polymorpha* Ignatov). Вид представлен фрагментами листьев очень разной формы, характеризующимися очень широкой жилкой, нечетко отграниченной от пластинки листа (что характерно для типового вида современного рода *Ochyraea*, Amblystegiaceae, а также перигониальных листьев некоторых представителей Bartramiaceae и других семейств верхоплодных мхов). Наиболее крупные фрагменты листьев имеют трехлопастную форму, фрагменты, отнесенные к верхушкам – ланцетные; все листья цельнокрайные; клетки удлинено прямоугольные; кайма не дифференцирована.

*Viledia* Ignatov, с единственным видом *V. minuta* Ignatov, представлена в коллекции единственным мелким ланцетным листом (или его фрагментом из верхней части) с длинными, до 5:1, клетками, чем род отличается от большинства прочих представителей пермских мхов. Данная комбинация признаков характерна для Dicranaceae, к которым был предположительно отнесен и экземпляр из Южной Африки [Lacey,

1969], однако детали клеточного строения этого остатка неизвестны.

**Ignatievia** Ignatov (1 вид: *I. papillosa* Ignatov) представлена несколькими фрагментами, которые позволяют реконструировать общую форму листа, поскольку клеточное строение позволяет однозначно определить принадлежность остатков к данному роду: клетки тонкостенные, несколько извилистые, имеющие на стыках клеточных стенок хорошо заметные папиллы. Реконструкция листа характеризует его как широко яйцевидный, постепенно широко заостренный в треугольную верхушку, по краю пильчатый, с широкой мощной жилкой.

**Rhizinigerites** S.Meyen (1 вид: *R. neuburgae* Meyen). Род представлен многочисленными рыхло облиственными побегами с линейно-ланцетными, коротко заостренными листьями с умеренно слабой жилкой, оканчивающейся немного ниже верхушки, продолговатыми клетками, равномерными на большей части листа (без Т-образных паттернов) и не дифференцированными по краю. На стебле ниже места прикрепления листа сидят ризоиды, причем они обычно располагаются группами на некотором возвышении. Кроме облиственных побегов ризоиды иногда сидят на осях, полностью лишенных листьев – на них есть только пучки ризоидов; иногда (повидимому, еще до начала развития ризоидов) на таких безлистных осях нет вообще никаких структур. На некоторых молодых веточках обнаруживается странный порядок листовых серий: если у современных мхов проксимальные листья всегда несколько мельче, то здесь листья увеличиваются к основанию веточки.

**Palaeosphagnum** Ignatov (1 вид: *P. meyenii* Ignatov). Данный род представлен фрагментами листьев, форма которых остается неизвестной, хотя по размеру фрагментов и толщине средней жилки они были сходны с не самыми крупными листьями *Protosphagnum* (листья 2,5–3 мм длиной, 1–1,5 мм шириной). В отличие от последнего рода, однако, петли «хлорофиллоносных» клеток у *Palaeosphagnum* были крупнее и заключали в себе большее количество, до десяти, гиалиновых клеток, особым образом расположенных.

**Serviktia** Ignatov (3 вида: *S. acuta* Ignatov, *S. undulata* Ignatov, *S. vorcutannularioides* Ignatov). Признак рода – наличие широкой однорядной однослойной каймы из клеток с сильно скошенными стенками. При этом листья цельнокрайные, с сильной жилкой, оканчивающейся за несколько клеток до верхушки листа, клетки от изодиаметрических до несколько удлиненных, сравнительно толстостенные. При этом у первых двух видов клетки равномерные на всем протяжении листа,

тогда как у третьего вида наблюдается дифференциация на более темные и более светлые клетки, причем светлые располагаются или по одной или парами, а в последнем случае их расположение напоминает таковое у *Vorcutannularia*.

Нижнепермский мох с острова Русский (Приморский край), **Palaeocampylopus** Ignatov et Shcherbakov с видом *P. buragoae* Ignatov et Shcherbakov [Ignatov, Shcherbakov, 2010] представлен побегами, густо облиственным линейными листьями 4–9×0,4–0,7 мм и несущими на верхушке чашевидно собранные короткие листья, весьма сходные с перигониальными листьями ряда современных групп, в частности, Dicranaceae и Polytrichaceae. Узкие клетки листа больше согласуются с принадлежностью этих растений к первому из этих двух семейств.

Нижнепермские остатки из Германии [Busche, 1968] в виде дисперсных однослойных кутикул имеют клеточное строение, вполне напоминающее мхи и, вероятно, представляющие фрагменты их листьев, однако общая морфология этих растений остается неизвестной.

Пермские мхи найдены и на территории Гондваны.

Из верхней перми Антарктиды был описан род **Merceria** Smoot et Taylor с видом *M. augustica* Smoot et Taylor [Smoot, Taylor, 1986]. Он представлен шлифами с кернов, на которых видны в основном срезы стеблей и прилегающих к ним листьев. Листья с жилкой, клетки которой не дифференцированы (что, вообще говоря, характерно для большинства порядков современных мхов, исключение составляют Dicranaceae, Pottiaceae, Mniaceae и немногие другие). Несколько фрагментов клеточной сети листа имеют удлиненные клетки, так что растения, вероятно, можно сравнить, например, с Grimmiaceae, хотя многие другие семейства имеют сравнимую степень сходства. Максимальная ширина листа *Merceria* 2,5 мм, что редко встречается у Grimmiaceae, хотя иногда перихециальные листья видов *Schistidium* имеют немногим меньшую ширину ~2 мм.

Из пермских отложений Южной Бразилии были описаны два рода [Christiano de Souza et al. 2012]: **Yguajemanus** Christiano de Souza, Ricardi Branco et Leon Vargas с одним видом с территории Южной Бразилии, **Y. yucapirus** Christiano de Souza, Ricardi Branco et Leon Vargas, и **Capimirinus** Christiano de Souza, Ricardi Branco et Leon Vargas с одним видом, **C. riopretensis** Christiano de Souza, Ricardi Branco et Leon Vargas. Первый из них представлен рыхло облиственными побегами с крупными яйцевидно-ланцетными



или ланцетными листьями до 2,2×0,7 мм, с жилкой и каймой по краю листа; клетки прямоугольные, расположенные в продольных рядах, более напоминающие клеточную сеть *Palaeodichelyma*, нежели пермской *Uskattia*, наиболее сходной с *Yguajemanus* по характеру ветвления и наличию каймы по краю листа. Второй род из этой работы, *Capimirinus*, характеризовался более короткими овальными листьями, до 1,4×0,5 мм, жилка представлена, кайма по краю листа отсутствует; микроструктура не сохранилась, поэтому комментировать отличия, например, от ангарских видов сложно.

Род *Buthlezia* Lacey, van Dijk et Gordon-Gray с видом *B. mooiensis* Lacey, van Dijk et Gordon-Gray [Lacey et al., 1975] из верхней перми Южной Африки представлен отпечатками побегов с листьями до 7 мм длиной, с жилкой; клеточное строение листа не описано. Обратнойцевидно-ланцетная форма листа встречается в разных современных группах, например у *Oedipodium* (Oedipodiaceae), *Tayloria* (Splachnaceae), *Rhizomnium* (Mniaceae) и других.

*Dwykea* J.M. Anderson et H.M. Anderson с видом *D. goedehoopensis* J.M. Anderson et H.M. Anderson [Anderson, Anderson, 1985] из нижней перми представляет собой густо облиственные побеги с возможно прижатыми листьями с жил-

кой. В отличие от южноафриканского же *Muscites quesceliniae*, у которого лист также не имеет жилки, данный вид имеет более крупные листья, до 5 мм длиной. Указание на ширину листа 0,15 мм непонятно: если оно точно, то принадлежность растения ко мхам сомнительно, поскольку листьев с пропорцией 33:1 у мхов не бывает. Возможно, несколько более расширено было основание, скрытое в густом листорасположении близ стебля. В таком случае вид более всего напоминает Dicranaceae. Показательно, что другой вид, описанный в этой работе как мох без названия, имеет листья 0,75 мм шириной. Клеточное строение этих видов неизвестно.

К нижней перми отнесены и остатки мхов из Индии [Chandra, 1995], которые были описаны в составе трех родов: *Saksenaphyllites* Chandra (вид *S. saksenae* Chandra), *Talchirophyllites* Chandra (*T. indicus* Chandra) и *Umariaphyllites* Chandra (*U. acutus* Chandra). Все они представляют собой побеги с листьями, имеющими жилку, и могут, таким образом, быть сравнены с верхоплодными мхами; у *Saksenaphyllites* описана структура, сходная со спорофитом. Сохранность материала и его опубликованные иллюстрации не позволяют обстоятельное обсуждение систематической принадлежности ни этого рода, ни остальных.

## Карбон

В верхнем карбоне Франции были найдены два мха: *Muscites polytrichaceus* Renault et Zeiller [Renault, Zeiller, 1885, 1888] и *M. bertrandii* Lignier [Lignier, 1914]. Первый представлен отпечатками разветвленных стеблей с эллиптическими листьями с сильной жилкой до верхушки листа, больше напоминающими современные Mniaceae (в связи с чем выбор видового эпитета авторами не вполне понятен), без описанной микроструктуры, что не позволяет более обстоятельное сравнение. Второй вид представлен единственным шлифом, на котором видно, что от поперечного среза стебля отходит ризоид с сильно скошенной клеточной стенкой, указывающий на принадлежность ко мхам.

Из верхнего карбона Бразилии описан образец, названный aff. *Dwykea* (в резюме просто *Dwykea*), представляющий облиственный стебель с латеральной структурой, интерпретируемый как молодой спорофит [Amaral et al., 2004]. Линейные листья до 6 мм длиной, с жилкой до верхушки, хотя и не явно различимой на приводимых фото, позволяют считать образец мхом; и латеральный спорофит, возможно, также таковым и является, хотя сохранность его весьма посредственная. Комментируя эту находку,

И.Кристиано де Соуза с соавторами [Christiano de Souza et al., 2012] указывают ее возраст как верхнекарбонный или нижнепермский.

*Muscites amplexifolius* Ottone et Archangelsky из верхнего карбона Аргентины [Ottone, Archangelsky, 2001] представлен побегами с крупными однослойными листьями, явно указывающими на принадлежность к мохообразным. Вместе с тем отсутствие жилки и изодиаметрические клетки около 50 мкм в диаметре более согласуются с отнесением растения к печеночникам, а не мхам.

Из нижнего карбона (визе) Великобритании был описан *Muscites plumatus* В.А. Thomas, представляющий очень густо облиственный побег с листьями, большая часть которых выполнена жилкой, а по краям имеется однослойная зона, не вполне четко выраженная. Данный экземпляр на протяжении долгого времени считался наиболее древней находкой мха. Недавно, однако, М.Хубер и Г.Керп [Hubers, Kerp, 2012] сочли, что принадлежность этого остатка к мхам сомнительна. В то же время эти авторы в качестве наиболее древних мхов привели свои находки также визейского возраста из Германии, а впоследствии описали их с большей детальностью

[Huber, Kerp, 2013]. В этой статье ими приводятся фотографии фрагментов листьев, один из которых представляет собой почти целый лист. Из выделенных трех типов фрагментов листьев отнесение ко мхам типа 2 сомнительно: по очень крупным, около 100 мкм, изодиаметрическим клеткам его скорее следовало бы сблизать с печеночниками. Тип 3 интерпретирован как сфагнум по наличию в клетках крупных пор и волокон, напоминающих поры и волокна современных сфагнов. Клеточный диморфизм на фотографиях не виден, но определенные черты сходства, в том числе и по размерным характеристикам налицо. Тип 1 представлен двумя фрагментами. Один из них, являющийся предположительно обрывком листа, имеет короткие клетки с

многочисленными очень мелкими кутикулярными папиллами. У второго фрагмента (почти полного листа, как считают авторы) клетки длинные. Узколанцетный лист без жилки трудно сопоставить с современными группами, да и мхами вообще: обычно листья такой формы имеют жилку. Клеточная сеть, однако, весьма похожа на встречающуюся в листьях мхов, особенно у рода *Viledia* (см. выше), клетки которой, однако, гладкие. Четвертый и пятый типы сравниваются с печеночниками, хотя их принадлежность ко мхам также нельзя исключать. В любом случае данные фрагменты, даже если часть из них действительно относится ко мхам, не дают скольконибудь определенного представления о строении этих растений.

### Общие замечания

Большую часть находок ископаемых мхов составляют роды, включающие единственный вид (как правило, из одного местонахождения, а зачастую и вообще описанные по единственному экземпляру). Относительно широко распространенными можно считать мезозойские роды *Bryokhutuliinia* и *Tricostium*, а также большинство родов пермских мхов, описанных М.Ф. Нейбург.

Если в эоцене не было форм, которые требовали бы описания новых родов, то уже с верхнего мела такие растения начинают встречаться (*Eopolytrichum*).

На границе юры и мела появляются формы (*Bryokhutuliinia*, *Tricostium*), которые невозможно с полной определенностью отнести к какому-либо из ныне живущих семейств из-за сильно уклоняющейся от современных мхов комбинации признаков. Находки в Забайкалье становятся многочисленными.

Появление бокоплодных мхов можно датировать поздней юрой или ранним мелом.

Наиболее древние остатки, несомненно, принадлежащие сфагновым мхам, известны из нижней юры.

Пермский период наиболее богат мхами как по числу находок, так и по их таксономическому и морфологическому разнообразию. Из отложений этого периода описано 26 родов, из которых 3–10 относятся к вымершему порядку протосфагновых мхов, доминировавших в Ангариде по крайней мере от верхов нижней и в течение всей верхней перми. В это же время довольно разно-

образна и флора мхов Гондваны. Ни один пермский мох не относится к современным родам, и некоторые из них имеют признаки, не встречающиеся у современных групп, а именно: 1) клеточный диморфизм протосфагнового типа; 2) «сетчатое жилкование» (*Polysaievia*); 3) прикрепление листа к стеблю практически одной жилкой (большинство протосфагновых мхов); 4) безлистные столоны (*Rhizinigerites*).

То, что в настоящее время известно о мхах карбона, позволяет утверждать, что в это время мхи начинают встречаться, но что-либо сказать про них трудно.

Схематизируя вышесказанное, можно представить следующее резюме:

- в кайнозой известны только современные роды;
- в мелу есть вымершие роды современных семейств и роды, трудно интерпретируемой систематической принадлежности;
- в триасе и юре остаются современные роды, но есть и роды едва ли близкие к современным; наблюдаются черты строения, неизвестные у современных групп мхов;
- в перми современных родов нет и многие группы характеризуются признаками, не имеющими аналогов у современных групп мхов;
- в карбоне мхи существовали, но что-либо сказать о них трудно. Находки крайне редки, сохранность неудовлетворительна, а если сохранилась микроструктура, доступные для изучения фрагменты слишком малы, чтобы получить представление об этих растениях.

### Благодарности

Автор благодарит Е.В. Маслову за предоставленные фотографии палеозойских мхов и Ю.В. Мосейчик за помощь в поиске литературы. Работа частично поддержана РФФИ (грант №13-04-01592).

Литература

- Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). – М.: Наука, 1987. – 174 с. (Тр. ГИН АН СССР. Т. 401).
- Нейбург М.Ф. Открытие листостебельных мхов в пермских отложениях СССР // Докл. АН СССР. – 1956. – Т. 102. – №2. – С. 321–324.
- Нейбург М.Ф. Листостебельные мхи из пермских отложений Ангариды. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – 104 с. (Тр. ГИН АН СССР. Т. 19).
- Сребродольская И.Н. Новые позднепермские листостебельные мхи из Забайкалья // Тр. ВСЕГЕИ. – 1980. – Т. 204. – С. 27, 28.
- Турутанова-Кетова А.И. Флористическая характеристика некоторых нижне-пермских продуктивных толщ восточного склона Среднего Урала // Бот. журн. – 1958. – Т. 43. – №5. – С. 664–678.
- Фефилова Л.А. Листостебельные мхи перми Европейского Севера СССР. – Л.: Наука, 1978. – 120 с.
- Amaral P.G.C., Bernardes de Oliveira M., Ricardi-Branco F., Broutin J. Presencia de Bryopsida fértil en los niveles Westfalianos del subgrupo Itararé, Cuenca de Paraná, Brasil // Tropical Bryology. – 2004. – Vol. 25. – P. 101–110.
- Anderson J.M., Anderson H.M. Palaeoflora of Southern Africa. Prodrum of South African Megaflores, Devonian to Lower Cretaceous. – Rotterdam: A.A. Balkema, 1985. – 423 pp.
- Bell N.E., York P.V. *Vetiplanaxis pyrrobryoides*, a new fossil moss genus and species from Middle Cretaceous Burmese amber // Bryologist. – 2007. – Vol. 110. – P. 514–520.
- Berry E.W. Contributions to the Mesozoic flora of the Atlantic coastal plain // Bull. Torrey Bot. Club. – 1928. – Vol. 55. – P. 441–448.
- Bomfleur B., Kerp H. *Dicroidium* diversity in the Upper Triassic of North Victoria Land, East Antarctica // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2010. – Vol. 160. – P. 67–101.
- Busche R. von. Als Laubmoosreste gedeutete Pflanzenfossilien aus den Lebacher Schichten (Autunien) von St. Wendel, Saar // Argumenta Palaeobotanica. – 1968. – Bd 2. – S. 1–14.
- Cantrill D.J. A Cretaceous (Aptian) flora from President Head, Snow Island, Antarctica // Palaeontographica B. – 2000. – Bd 253. – S. 153–191.
- Chandra S. Bryophytic remains from the early Permian sediments of India // The Palaeobotanist. – 1995. – Vol. 43. – №2. – P. 16–48.
- Christiano de Souza I.C., Ricardi Branco F.S., Leon Vargas Y. Permian bryophytes of western Gondwanaland from the Parana Basin in Brazil // Palaeontology. – 2012. – Vol. 55. – №1. – P. 229–241.
- Debey M.H., Ettingshausen C. Die Urweltlichen Acrobryen des Kreidegebirges von Aachen und Maestricht // Denkschr. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. (Wien). – 1859. – Bd 150 (17). – S. 183–248.
- Drinnan A.N., Chambers T.C. Flora of the Lower Cretaceous Koonwarra Fossil Bed (Korumburra Group), South Gipswarra, Victoria // Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists. – 1986. – Vol. 3. – P. 1–77.
- Frahm J.P. Die Laubmoosflora des Baltischen Bernsteinwaldes. – Jena, 2010. – 101 S.
- Goffinet B., Buck W.R. Systematics of the Bryophyta (mosses): from molecules to a revised classification // B. Goffinet, V. Hollowell, R. Magill (Eds). Molecular systematics of Bryophytes. – St.-Louis: Missouri Bot. Garden Press, 2004. – P. 205–239.
- Hubers M., Kerp H. Oldest known mosses discovered in Mississippian (late Visean) strata of Germany // Geology. – 2012. – Vol. 40. – P. 755–758.
- Hubers M., Kerp H. Dispersed plant mesofossils from the Middle Mississippian of eastern Germany: Bryophytes, pteridophytes and gymnosperms // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2013. – Vol. 193. – P. 38–56.
- Hueber F.M. *Hepaticites devonicus*, a new fossil liverwort from the Devonian of New York // Ann. Missouri bot. Gard. – 1961. – Vol. 48. – P. 125–131.
- Ignatov M.S. Upper Permian mosses from the Russia Platform // Palaeontographica B. – 1990. – Bd 217. – P. 147–189.
- Ignatov M.S. *Bryokhutuliinia jurassica*, gen. et spec. nova, a remarkable fossil moss from Mongolia // J. Hattori Bot. Lab. – 1992. – Vol. 71. – P. 377–388.
- Ignatov M.S., Karasev E.V., Sinita S.M. Upper Jurassic mosses from Baigul (Transbaikalia, South Siberia) // Arctoa. – 2011. – Vol. 20. – P. 43–64.
- Ignatov M.S., Perkovsky E.E. Mosses from Rovno amber (Ukraine) // Arctoa. – 2011. – Vol. 20. – P. 1–18.
- Ignatov M.S., Shcherbakov D.E. Did pleurocarpous mosses originate before the Cretaceous? // A.E. Newton, R. Tangney (Eds). Pleurocarpous mosses: systematics and evolution. – Boca Raton; London; N. Y.: CRC Press, 2007. – P. 321–336. (Systematic Association. Spec. Vol. 71).
- Ignatov M.S., Shcherbakov D.E. A new fossil moss from the Lower Permian of the Russian Far East // Arctoa. – 2009. – Vol. 18. – P. 201–212.
- Ignatov M.S., Shcherbakov D.E. Lower Cretaceous mosses from Khasurti (Baikal Area of South Siberia) // Arctoa. – 2011a. – Vol. 20. – P. 19–42.
- Ignatov M.S., Shcherbakov D.E. Lower Triassic mosses from Yaman Us (Mongolia) // Arctoa. – 2011b. – Vol. 20. – P. 65–80.
- Jovet-Ast S. Bryophyta // E. Boureau (Ed.). Traité de Paléobotanique. T. 2. – Paris: Masson et C<sup>ie</sup>, 1967. – P. 17–186.
- Konopka A.S., Herendeen P.S., Crane P.R. Sporophytes and gametophytes of Dicranaceae from the Santonian (Late Cretaceous of Georgia, USA) // Am. J. Bot. – 1998. – Vol. 85. – №5. – P. 714–723.
- Konopka A.S., Herendeen P.S., Smith Merrill G.L., Crane P.R. Sporophytes and gametophytes of Polytrichaceae from the Campanian (Late Cretaceous) of Georgia, USA // Int. J. Plant Sci. – 1997. – Vol. 158. – P. 489, 499.
- Krassilov V.A. Mesozoic bryophytes from the Bureja Basin, Far East of the USSR // Palaeontographica B. – 1973. – Bd 143. – S. 95–105.
- Krassilov V.A. Early Cretaceous flora of Mongolia // Palaeontographica B. – 1982. – Bd 181. – P. 1–43.
- Krassilov V.A., Schuster R.M. Paleozoic and mesozoic fossils // R.M. Schuster (Ed.). New manual of bryology. – Nichinan: Hattori Botanical Laboratory, 1984. – P. 1172–1193.
- Lacey W.S. Fossils bryophytes // Biol. Review. – 1969. – Vol. 14. – P. 189–205.
- Lacey W.S., van Dijk D.E., Gordon-Gray K.D. Fossils plants from the Upper Permian in the Mooi River district of Natal, South Africa // Annals of the Natal Museum. – 1975. – Vol. 2. – P. 349–420.
- Lignier O. Sur une mousse houillère a structure conservée // Bull. Société Linnéenne de Normandie, ser. 6. – 1914. – T. 7. – P. 128.

Liu L.J., Yao Z.Q. Early Late Permian Angara flora from Turpan-Hami Basin // Acta Palaeontol. Sinica. – 1996. – Vol. 35. – №6. – P. 644–671.

Maslova E.V., Ivanov O.V., Ignatov M.S. On differentiation of two species of Palaeozoic moss *Intia* (Protosphagnales) // Arctoa. – 2012a. – Vol. 21. – P. 237–240.

Maslova E.V., Mosseichik Y.V., Ignatiev I.A., Ivanov O.V., Ignatov M.S. On the leaf development in Palaeozoic mosses of the order Protosphagnales // Arctoa. – 2012b. – Vol. 21. – P. 241–264.

Meyen S.V. The Carboniferous and Permian floras of Angaraland (a synthesis) // Biol. Mem. – 1982. – Vol. 7. – P. 1–110.

Moisan P., Voigt S., Schneider J.W., Kerp H. New fossil bryophytes from the Triassic Madygen Lagerstätte (SW Kyrgyzstan) // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2012. – Vol. 187. – P. 29–37.

Newton A.E., Wikstrom N., Bell N., Forrest L.L., Ignatov M.S. Dating the diversification of the pleurocarpous mosses // A.E. Newton, R.Tangney (Eds). Pleurocarpous mosses: systematics and evolution. – Boca Raton; London; N. Y.: CRC Press, 2007. – P. 337–366. (Systematic Association. Spec. Vol. 71).

Ottone E.G., Archangelsky S. A new bryophyte from the Upper Carboniferous of Argentina // Ameghiniana. – 2001. – Vol. 38. – P. 219–223.

Pant D.D., Basu N. On two structurally preserved bryophytes from the Triassic of Nidpur, India // Palaeobotanist. – 1978. – Vol. 25. – P. 340–352.

Passalia M.G. Nuevos registros para la flora cretácica descripta por Halle (1913) en lago San Martín, Santa Cruz, Argentina // Ameghiniana. – 2007. – Vol. 44. – №3. – P. 565–595.

Reissinger A. Die "Pollenanalyse" ausgedehnt auf alle Sedimentgesteine der geologische Vergangenheit. Zweiter teil // Palaeontographica B. – 1950. – Bd 90. – S. 99–126.

Renault B., Zeiller R. Sur des Mousses de l'époque houillère // C. R. Acad. Sci. – 1885. – T. 100. – P. 660–662.

Renault B., Zeiller R. Flore fossile du terrain houiller de Commeny // Bull. Soc. Industr. Min. Saint-Etienne. – 1888. – P. 3–366.

Shaw A.J., Cox C.J., Goffinet B., Buck W.R., Boles S.B. Phylogenetic evidence of a rapid radiation of pleurocarpous mosses (Bryophyta) // Evolution. – 2003. – Vol. 57. – P. 2226–2241.

Smoot E.L., Taylor T.N. Structurally preserved fossil plants from Antarctica. II. A Permian moss from the Transantarctic Mountains // Am. J. Bot. – 1986. – Vol. 73. – P. 1683–1691.

Sun G., Zheng S.L., Dilcher D.L., Wang Y.D., Mei S.W. Bryophytes // Early Angiosperms and their associated plants from western Liaoning, China. – Shanghai: Shanghai Sci. & Techn. Educ. Publ. House, 2001. – P. 67, 68, 116, 117.

Thomas B.A. A probable moss from the Lower Carboniferous of the Forest of Dean, Gloucestershire // Ann. Bot. – 1972. – Vol. 36. – P. 155–161.

Townrow J.A. Two Triassic Bryophytes from South Africa // J. South Afr. Bot. – 1959. – Vol. 25. – №1. – P. 1–22.

Vera E.I. *Livingstonites gabriellae* gen. et sp. nov., permineralized moss (Bryophyta: Bryopsida) from the Aptian Cerro Negro Formation of Livingston Island (South Shetland Islands, Antarctica) // Ameghiniana. – 2010. – Vol. 48. – T. 1. – P. 122–128.

Wang Y.D., Wu X.W. Records and diversity of the fossil bryophytes in China // Chenia. – 2007. – Vol. 9. – P. 61–72.

Wang Z.Q. Bryophyta // Palaeontological Atlas of North China, II. Mesozoic Volume. – Beijing: Geological Publishing House, 1984. – 226 pp.

Wu S.Q. Bryophyta // Palaeoworld. – 1999. – Vol. 11. – P. 7–37.

Wu X.-W., Wu X.-Y., Wang Y.-D. Two new forms of Bryiidae (Musci) from the Jurassic of Junggar Basin in Xinjiang, China // Acta Palaeontol. Sinica. – 2000. – Vol. 39 (Suppl.). – P. 167–175.

Yang R.D., Mao J.R., Zhang W.H., Jiang L.J., Gao H.A. Bryophyte-like fossil (*Parafunaria sinensis*) from Early-Middle Cambrian Kaili Formation in Guizhou Province, China // Acta Bot. Sinica. – 2004. – Vol. 46. – P. 180–185.

## Объяснения к фототаблицам

### Таблица IX

Мезозойские мхи

Фиг. 1, 4. *Bryokhutuliinia obtusifolia* Ignatov et Shcherbakov, нижний мел, Хасурты: 1 – ПИН, экз. №5438/43; 4 – ПИН, экз. №5438/76 (из [Ignatov, Shcherbakov, 2011a]).

Фиг. 2, 3, 5. *Bryokhutuliinia ingodensis* (Srebrodolskaya) Ignatov, верхняя юра, Байгул: 2 – ПИН, экз. №5424/11; 3 – ПИН, экз. №5424/13; 5 – ПИН, экз. №5424/4 (из [Ignatov et al., 2011]).

Фиг. 6, 7. *Tricostium longifolium* Ignatov et Shcherbakov, нижний мел, Хасурты: 6 – ПИН, экз. №5438/33; 7 – ПИН, экз. №5438/21. (из [Ignatov, Shcherbakov, 2011a]).

### Таблица X

Палеозойские мхи

Фиг. 1, 2. *Intia* cf. *variabilis* Neuburg с разной степенью дифференциации Т-образных клеточных паттернов; верхняя пермь, Печорский бассейн, р. Адзья: 1 – ГБС, экз. №32М 7\_3\_4; 2 – ГБС, экз. №332М 5\_15\_1 (фиг. 2 из [Maslova et al., 2012a]).

Фиг. 3. *Protosphagnum nervalum* Neuburg, ГБС, экз. №32М 2\_76\_4; там же.

Фиг. 4. *Vorcutannularia* sp. (?), ГБС, экз. №32М 4\_35\_1; там же (из [Maslova et al., 2012b]).

Фиг. 5. *Vorcutannularia* sp., ГБС, экз. №32М 2\_27\_1; там же.

Фиг. 6. *Polyssaievia spinulifolia* (Zalessky) Neuburg, ГИН, экз. №3027/308; верхняя пермь, Кузбасс, Байдаевское месторождение (из [Нейбург, 1960]).

Фиг. 7. *Protosphagnum nervalum* Neuburg, ГИН, экз. №3774/3В-7; верхняя пермь, Русская платформа, Виледь (из [Maslova et al., 2012b]).



