## ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ МОХООБРАЗНЫХ

## В. А. КРАСИЛОВ

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Мохообразные — обширная и проиветающая группа избрали альтернативный по отношению к птеридофитам путь эволюционного развития на основе гаплоидного вегетативного тела и диплоидного органа бесполого размножения. Филогения мохообразных это сложный узел проблем, связывающий воедино возникновение высших растений и их основных подразделений, происхождение и эволюцию чередования поколений, соотношение гаплоидной и диплоидной фаз, их эволюционные потенции. Хорошо известны три основные позиции: 1) мохообразные в филогенетическом плане занимают промеж. уточное положение между водорослями с гаплоидным вегетативным телом и высшими растениями, эволюция последних была в целом однонаправленной и проходила под знаком редукции гаметофита; 2) мохообразные и птеридофиты имели общего предка с изоморфным чередованием поколений и представляют собой две рано разделившиеся ветви, развивавшиеся в противоположных направлениях; 3) мохообразные произошли от древнейших птеридофитов путем редукции спорофита — точка зрения, впервые высказанная С. Қашиапом [Kashyap, 1919] и отраженная в некоторых отечественных руководствах по систематике, где мохообразные помещают, без сколько-нибудь серьезной аргументации, после псилофитов.

Выбор между этими позициями определяет, по крайней мере частично, схему филогенетических взаимоотношений между основными группами мохообразных. Сторонники первой позиции считали первичными формы с наименее дифференцированным спорофитом, как у риччиевых [Сатрbell, 1905], второй и трегьей, — наоборот, формы с мощно развитым спорофитом, как у антоцеротовых [Меhra, Handoo, 1953]. На роль предковой группы претендуют также примитивные мецгериевые, радиально-симметричные юнгерманиевые, такакиевые и калобриевые [Зеров, 1966; Fulford, 1964; Schuster, 1966]. Если принять, что мохообразные возникли в результате редукции спорофита, то и тогда в отдельных линиях теоретически допустима противоположная направленность его эволюции.

Многократные усилия разрешить эти вопросы средствами сравнительной морфологии современных мохообразных, по-видимому, не увенчались успехом. Что же касается палеоботаников, то они не уделяют должного внимания мохообразным, изучая их от случая к случаю. В этом очерке я пытался дать критический анализ имеющихся фрагментарных палеоботанических данных и наметить предварительную схему исторического развития группы, которая может стать отправным пунктом дальнейших исследований.

Разумеется, многие вопросы еще не могут быть решены на современном уровне знаний.

Автор признателен С. В. Мейену за помощь в подборе литературы по палеозойским мохообразным.

## Проблема предковых форм

Наиболее древние высшие растения известны из силурийских отложений. Это барагванатии и куксонии, принадлежность которых к сосудистым не вызывает сомнений. *Praehepaticites* из позднего силура Подолии [Ищенко, 1975] — розетковидная слоевищная форма, систематическую принадлежность которой в настоящее время определить невозможно (водоросль, печеночник, гаметофит псилофита?).

Примерно так же обстоит дело и со среднедевонскими «маршанциевыми печеночниками», описанными Т. А. Ищенко и Р. Н. Шляковым [1979]. Один из них — Sciadophytopsis — описан как розетковидное слоевище до 23 мм в диаметре, состоящее из клиновидных лопастных сегментов, с лентовидными и булавовидными выростами, иногда с бугорками на поверхности (рис. 1). Лентовидные выросты интерпрети-

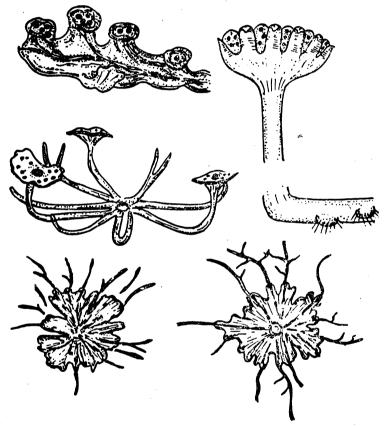


Рис. 1. Проблематичные девонские растения: Protosalvinia (вверху слева, по: [Niklas, Phillips, 1976]), Lyonophyton (вверху справа, по: [Remy, Remy, 1980в]), Sciadophyton — реконструкция растения и отдельный щиток (внизу справа, по: [Schweitzer, 1981]), Sciadophytopsis (внизу слева, по: [Ищенко, Шляков, 1979])

руются как брюшные чешуйки, бугорки — как гаметангии, булавовидные выросты — предположительно как спорогоны. Род отнесен к порядку Ricciales и сопоставляется с Ricciocarpus. Булавовидные «спорогоны» как будто противоречат такому сопоставлению, но это обстоятельство не смущает Р. Н. Шлякова, который рассматривает девонский Sciadophytopsis «как предковую форму Ricciocarpus natans (современный вид! — В. К.) с еще нередуцированной ножкой и непогруженным спорогоном» [Ищенко, Шляков, 1979, с. 122]. К сожалению, нередки

случаи, когда специалисты, не имеющие опыта работы с ископаемым материалом, допускают совершенно неправомерные аналогии и не способны оценить масштабы геологического времени. Частые, расположенные рядами через 0,5 мм, мелкие булавовидные выросты напоминают слизевые папиллы и не имеют ничего общего со спороносными органами каких-либо растений. В целом Sciadophytopsis имеет несомненное сходство с щитковидными органами Sciadophyton, которые в последнее время интерпретируются как гаметангиофоры.

Sciadophyton, весьма многочисленный в девоне Центральной Евроны, имеет звездчатую форму, с вильчатыми лучами, нередко несущими на концах лопастные щитки с округлыми или овальными тельцами — предположительно антеридиями и архегониями [Remy et al., 1980; Schweitzer, 1981]. Г. И. Швейцер полагает, что эти щитки после оплодотворения опадали с лучей и на них начинал расти спорофит, также первоначально имевший звездчатую форму. Позднее эта часть спорофита превращалась в ризом, дававший вертикальные побеги типа Zosterophyllum, Taeniocrada и, возможно, Drepanophycus.

Опавший щиток с радиально расходящимися лучами спорофита [Schweitzer, 1981, рис. 8] напоминает подольский Sciadophytopsis с его линейными «брюшными чешуями». У Lyonophyton из нижнего девона Шотландии предполагаемые гаметангии располагаются по краям того же типа щитков [Remy, Remy, 1980]. Их сходство с «булавовидными выростами» Sciadophytopsis бросается в глаза. Я думаю, что это образования одного плана. Из двух имеющихся интерпретаций — «спорогоны» (Ищенко и Шляков) и «гаметангии» (Реми) — последняя более правдоподобна, но все же кажется мне не вполне удовлетворительной. В слоях со Sciadophyton в большом количестве встречаются овальные тельца, отделившиеся от щитков [Remy et al., 1980]. Такая форма сохранности для гаметангиев маловероятна и наводит на мысль, что овальные тельца — это геммы, которые опадали со щитков или прорастали прямо на них. Если это предположение справедливо, то в настоящее время невозможно решить, были ли звездчатые растения со щитками гаметофитами или спорофитами. Современный Psilotum, например, размножается как гаметофитными, так и спорофитными геммами.

Эти сопоставления имеют лишь косвенное отношение к вопросу о происхождении мохообразных. Они показывают, однако, что еще предстоит много сделать, прежде чем будет выяснена природа слоевищных растений силура и девона Подолии — Praehepaticites, Sciadophytopsis и близкого к нему рода Riccielopsis.

Еще одна группа древних растений, представляющая интерес в связи с проблемой исходных мохообразных и вообще высших растений — это кутинизированные водорослеподобные формы — Orestovia, Protosalvinia, Spongiophyton, систематическое положение которых остается спорным. У сибирской орестовии автор недавно обнаружил развитую проводящую систему из спиральных и кольчатых трахеид [Кгазsilov, 1981 |. По-видимому, орестовия, внешне напоминающая высшие бурые водоросли, уже значительно продвинулась по пути к сосудистым растениям. Более примитивна Protosalvinia, часто встречающаяся в верхнем девоне Северной и Южной Америки. Американские исследователи считают ее водорослью, однако Д. К. Зеров [1966] и Ч. Лейси [Laсеу, 1969] не исключали возможность ее родства с мохообразными. Это слоевище неопределенных очертаний с короткими ответвлениями различной формы (их обычно находят отдаленными от главного слоевища и относят к разным видам). Некоторые из ответвлений трубчато расширенные, на верхушке лопастные, вогнутые или желобуатые. В желобке и местами на лопастях расположены гиподермальные камеры («концептакулы»), содержащие единственную тетраду крупных трилетных спор с оболочкой из спорополленина. В некоторых камерах вместо тетрады обнаружено пористое булавовидное тело. «Концептакулы» двустворчатые, раскрывающиеся отделением верхней створки (крышечки), с двуслойной стенкой.

К. Никлас и Т. Филлипс [Niklas, Phillips, 1976], обсуждая систематическое положение протосальвинии, обращают внимание на следующие признаки, роднящие ее с теми или иными группами растений: дифференцированное слоевище (как у Laminariales, Fucales, Metzgeriales), переход от радиальной к билатеральной симметрии (бурые и красные водоросли, многие бриофиты), кутинизация (высшие растения), эндогенные репродуктивные органы (тетраспорангии красных водорослей, гаметангии антоцероговых), присутствие лигниноподобных соединений и спорополленина (высшие растения). Эти исследователи делают вывод, что по совокупности морфологических и биохимических признаков протосальвиния занимает промежуточное положение между водорослями и бриофитами. Камеры с тетрадами и пористыми булавовидными телами они сопоставляют соответственно с одно- и многогнездными спорангиями бурых водорослей. Однако гиподермальных спороносных камер с концептакулами бурых водорослей весьма поверхностное. Мне представляется, что два слоя стенки камеры могут соответствовать калиптре И крайне редуцированному спорангию бриофитов, тогда как «булавовидное тело» может оказаться многоклеточной геммой.

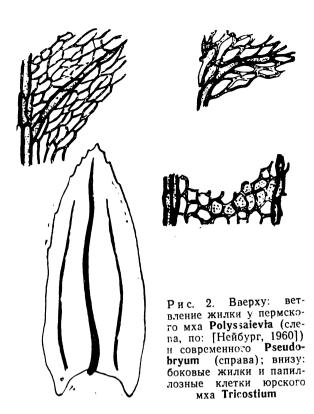
Была ли *Protosalvinia* сильно видоизмененным поздним представителем одной из эволюционных линий, ведущих от водорослей к бриофитам? Относятся ли хуже изученные *Spongiophyton* (кутинизированное слоевище с глубокими воронковидными ямками) и *Sporogonites* (слоевище неопределенной формы с вертикальными спорогонами) к другим линиям того же направления? Ответ на эти вопросы — дело будущего.

#### Палеозойский этап

В девоне пока известен лишь один достоверный печеночник — Hepaticites devonicus Hueber — с ризомом и дихотомически ветвящимся слоевищем без ризоидов, состоящим из жилки и однослойных зубчатых крыльев. Ф. Хьюбер [Hueber, 1961] сравнивал его с Meizgeria и Pallavicinia, а Р. Шустер [Schuster, 1964] выделил в особый род Pallavicinites. Надо сказать, что Pallavicinia, как и другой (неотличимый по строению слоевища — только по обертке гинецея) род из того же семейства — Symphyogyna — относится к высокоспециализированной группе печеночников, для которой характерно сложное строение срединного проводящего пучка, содержащего клетки с порами (пример конвергенции между мохообразными и сосудистыми). Среди печеночников с телом, подразделенным на ризом и вертикальное ветвящееся слоевище, наиболее примитивен Нутепорhytum, и, вероятно, прав И. Кувахара [Киwahara, 1966], сближающий девонский печеночник с этим родом.

Из каменноугольных отложений Дж. Уолтон [Walton, 1925] описал пять видов печеночников. Эта ставшая уже классической работа, по существу, положила начало палеобриологии. Уолтон детально изучил клеточное строение слоевищ и отнее все пять видов к Metzgeriales. Наиболее интересен среди них Hepaticites kidstonii с относительно широкими боковыми листьями и двумя рядами мелких чешуй (рис. 2). Уолтон считал, что чешуи дорсальные — основание для сопоставления с Treubic. у которой они расположены возле основания переднего края бокового листа и образуют зигзагообразную линию. Р. Шустер [Schuster, 1964] учредил для этого палеозойского печеночника род Treubites. Однако

слоевище у него далеко не столь массивное, как у современной Treubia. 11 чешуи располагаются приблизительно против основания босередины ковых листьев, прикрепкоторых описано ление Уолтоном как наклонное. Эта последняя особенность, а также сопоставление с юрскими печеночниками (см. ниже) наво-ДЯТ на мысль, что мы имеем дело со складчатодвулопастными листьями (из крупной боковой лопасти и мелкой, обособленной от нее брюшной), характерными для многих акрогинных печеночников (т. е. собственно юнгерманиевых; мецгериевые здесь рассматриваются как особый порядок). Проверка стоте предположения имеет большое значение, так



как от нее зависит решение вопроса о древности юнгерманиевых и их положении в системе.

Другие каменноугольные печеночники, описанные из Англии Уолтоном, сопоставимы с *Metzgeria* и *Riccardia*. Некоторые из них были затем найдены в Караганде и Донецком бассейне [Ошуркова, 1967; Фисуненко, 1974].

Достоверных палеозойских маршанциевых пока неизвестно. Розетковидный карбоновый *Hepaticites* sp. имеет поверхностное сходство с *Riccia*, но строение слоевища неразличимо [Walton, 1929]. На слоевищах «Marchantites» lorea Zalessky из перми Урала [Залесский, 1937] видны косые линии, отходящие от средней жилки — перегородки воздушных камер или ризоиды? Еще более проблематичны «Ricciopsis» и Jaganovia из перми Кузнецкого бассейна, описанные Н. Г. Вербицкой [1978]. Во всяком случае, «Ricciopsis» рагvа гораздо больше напоминает Metzgeria, чем Riccia.

Мхи найдены в верхнекаменноугольных отложениях Европы еще в прошлом веке [Renault, Zeiller, 1888]. Сравнительно недавно Б. Томас [Thomas, 1972] описал из нижнего карбона Англии Muscites plumatus— пока самый древний мох. Эти остатки весьма фрагментарны, напоминают побеги политриховых и гриммиевых, но установить их систематическое положение практически невозможно. Карбоновые мхи из Южной Африки [Plumstead, 1966] сопоставимы с дикрановыми. Раннепермские европейские мхи, известные по обрывкам побегов, сравнивают с Ернешегасеае, Нурпасеас и другими семействами [Busche, 1968].

Гораздо более многочисленны пермские мхи Ангариды (умеренной соны Северного полушария), открытием которых мы обязаны М. Ф. Нейбург [1960]. Она описала девять родов, шесть из них были отнесены к бриевым и три — к новой группе протосфагновых, для которой характерны диморфные (узкие темные и широкие светлые)

клетки, группировка которых напоминает расположение хлорофиллоносных и гиалиновых водозапасающих клеток в молодых листьях сфагнов. Однако морфология побегов и хорошо развитая жилка в листьях отличают протосфагновых от настоящих торфяных мхов. Нейбург считала пермских протосфагновых возможными предками сфагнов и в то же время отмечала их сходство с бриевыми из тех же местонахождений, особенно с *Intia* и *Polyssaievia*, обнаруживающими зачаточную клеточную дифференциацию в виде «дорожек» — косых рядов узких клеток у первого рода и анастомозирующих «боковых жилок» — у второго (рис. 3). Тенденция к клеточному диморфизму наве-

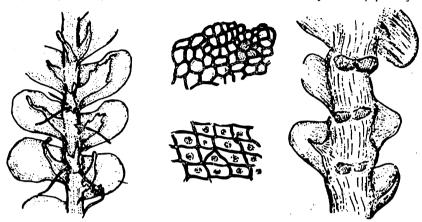


Рис. 3. Древнейшие юрские юнгерманиевые Cheirorhiza (слева и клетки возле края листа — вверху) и Laticaulina

ла Нейбург на мысль, что Intia или близкие к ней палеозойские бриевые (их лучше бы назвать интиевыми) в ходе приспособления ко все более влажному климату и заболачиванию дали начало протосфагновым.

Отмечу, что на фотографиях листьев еще одного ангарского рода бриевых — Bajdaievia — тоже можно различить «боковые жилки» [Нейбург, 1960, табл. 51, фиг. 5]. Короткие неправильные дорожки узких клеток видны у основания листьев Uskatia [там же, табл. 30, фиг. 3]. Диморфные клетки имеет описанный Л. А. Фефиловой [1978] вид Salairia. Эта исследовательница установила новый род Kosjunia, промежуточный по степени клеточного диморфизма между Intia и Salairia. Еще более примечательна открытая ею Syrjagia, связывающая Intia и Protosphagnum.

Я думаю, что в свете этих наблюдений первоначальную классификацию ангарских мхов следует несколько изменить. Все роды «брисвых» настолько тесно связаны как между собой, так и с «протосфагновыми», что их можно рассматривать как одну естественную группу. Далее, родство с торфяными мхами вызывает серьезные сомнения, так как единственный сближающий их признак — клеточный диморфизм — хорошо известен у Leucobryum и наблюдается также у Calymperaceae, Encalypta, Tortula и других мхов [Proctor, 1979]. Некоторые неогеновые и современные миневые сохранили «ветвящуюся жилку», вероятно, в качестве атавистического признака (см. статью А. С. Кундышева в этом издании). Можно предположить, что как интиевые, так и «протосфагновые» родственны эвбриевым и не имеют прямых связей со сфагновыми.

Итак, в палеозое существовали и были уже довольно разнообразными Metzgeriales — самая древняя (если не считать проблематичных водорослеподобных форм) группа мохообразных. Лиственные юнгер-

маниевые под вопросом. Зеленые мхи появились в палеонтологической летописи немногим позднее мецгериевых и уже с самого начала были так же обособлены от других групп мохообразных, как и в наши дни. Они процветали и достигли наивысшего развития в умеренном климате Ангариды. Связи с порядками системы современных мхов неясны. Лишь сугубо условно можно говорить о сходстве с политриховыми, гриммиевыми, дикрановыми и эвбриевыми. Все эти группы верхоплодные.

#### Эволюция в мезозое

Генеральная реконструкция растительности на рубеже палеозоя и мезозоя коснулась и бриофитов. Вымерли или значительно трансформировались протосфагновые. Появились несомненно юнгерманиевые, маршанцевые, а также, по-видимому, илеврекарповые и кладокарпные мхи. В мезозое существовали вымершие группы с признаками сферокарпо-

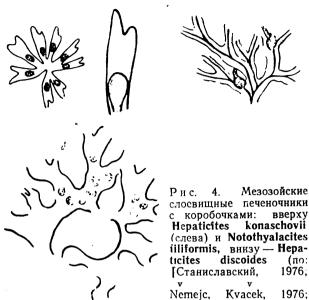
вых, калобриевых и антоцеротовых.

Мезозойские Metzgeriales встречались повсеместно и были представлены формами, близкими Metzgeria, Riccardia, Fossombronia, Pellia, Blasia и другим современным родам [Harris, 1931, 1961, Steere, 1946, Watson, 1969, Douglas, 1973, Krassilov, 1973]. Наиболее полно сохранившиеся юнгерманиевые происходят из верхней юры Буреинского бассейна [Красилов, 1970; Krassilov, 1973]. Они же и самые древние из известных по сей день достоверных представителей этого порядка. Наиболее многочисленный здесь род Cheirorhiza имеет интеркалярно и терминально ветвящиеся побеги, с вствями радулондного и микролепидозиоидного типов. Боковые листья однослойные, складчато-двулопастные, поперечно прикрепленные, набегающие, брюшная лопасть полностью отделена от спинной, амфигастрии рассеченные, иногда волосовидные, ризоиды рассеянные с дланевидно разветвленной верхушкой. В развитии листьев прослежены стадии равномерного, группового и сериального роста, а также сдвиг апикальной клетки в сторону от морфологической верхушки — мадотекоидный тип роста. Часто встречаются побеги с редуцированными листьями, возможно, развившиеся из гемм. У них амфигастрии и брюшные лопасти замещены папиллами или вообще не выражены. Уплощенные побеги с широкой спинкой и едва намеченной брюшной лопастью напоминают палеозойский Нераticites kidstonii. По-видимому, этот примитивный (по расположению ризоидов, совмещению разных типов ветвления и другим печеночник мог давать псердослоевищные формы. Эта особенность характерна и для другого юрского рода Laticaulina с субвертикальными боковыми листьями и довольно массивными амфигастриями. Хотя его принадлежность юнгерманиевым не вызывает особых сомнений, он в то же время похож на анакрогинную Pallavicinia — обстоятельство, ставляющее задуматься над возможностью полифилетического (итеративного? рекурентного?) происхождения высших мецгериевых. Мело вые юнгерманиевые пока недостаточно изучены (см., например [Scott, 1980]).

В верхнем триасе Англии известны нападитовые слои — карбонатные лагунные отложения, содержащие обильные остатки исключительно интересного растения — Najadita, покрывавшего дно лагуны сплошным ковром. Найадиту причисляли то к мхам, то к плауновидным. Т. Гаррис [Harris, 1939] обстоятельно изучил ее и показал, что это печеночник, родственный, по его мнению, Riella (Sphaerocarpales). Прямостоячие побеги найадиты достигали высоты 20 мм, были изофильными, с радиальными однослойными листьями и рассеянными незащищенными архегониями. За счет разрастания рецептакулярной ткани под архегонием развивалась стеблевая калиптра (перигиний) с четырьмя листовидными выростами, окружавшая молодой спорофит

(рис. 4). Стенка коробочки была однослойной. Все эти признаки настолько характерны для Calobryales [Schuster, 1966], что можно было бы с уверенностью отнести найадиту к этому порядку, если бы не ризоиды. Я думаю, что найадита заслуживает выделения в особую группу,

связывающую два порядка — калобриевых и сферокарповых.



Маршанциевые широко распространились начиная С позднего триаса. По общему облику они напоминают Riccia [Lundblad, 1954] и Cyathodium. Последыие наиболее многочисленны и включают такие виды, как *Маг*chantites cyathodoides из триаса Южной Африки [Townrow, 1958; Anderson, 1976], Striatothallus adnicanicus Буреинского юры бассейна на Дальнем [Krassilov, Востоке Marchantiolites 1973], porosus и *Hepaticites* haiburnensis из европейской юры [Lundblad. 1954:

1961], Marchantites hallei из нижнего мела Южной Америки [Lundblad, 1955], вероятно, также Hepaticites oishii из триаса Японии [Ниzioka, Takahashi, 1973], H. profusus из мела Австралии [Douglas, 1973] и другие. Все они имеют дихотомически ветвящиеся слоевища шириной около 4 мм, с жилкой, двуслойными крыльями, косыми по отношению к жилке перегородками воздушных камер, более чли менее частыми спинными порами простого строения и брюшными чешуйками. Это, повидимому, естественная группа печеночников, но репродуктивные органы известны лишь у немногих.

Douglas, 1973])

вверху

(no:

1976;

1976:

Д. Пант [Pant, 1977] сообщает о находке в триасе Индии печеночника со спорофитом, прикрепленным как у Cyathodium, но без ножки, с трилетными спорами и без элатер. Возможно, того же типа спорофит описан Ф. А. Станиславским [1976] у розетковидного триасового печеночника Hepaticites konaschovii, внешне напоминающего Riccia. К этой группе, несомненно, тяготеет и Hepaticites discoides из нижнего мела Австралии [Douglas, 1973], тоже риччнеподобный, с разбросанными по слоевищу (погруженными?) коробочками, содержащими многочисленные мелкие споры — существенное отличие от риччии. Весьма интересен позднемеловой Notothylacites filiformis с риччиеподобным слоевищем и спорогонами на средней жилке, состоящими, по описанию, из короткой ножки и овальной коробочки с многочисленными трилетными спорами, у которых сохранился морщинистый периспорий. Б. Пацлтова считает, что по спорам этот печеночник следует сближать с антоцеротовыми [Nemejc, Kvacek, 1976].

Не исключено, конечно, что эти мохообразные относятся к разным дорядкам, но их объединяет риччиеподобный облик, небольшие спорогоны с короткой или вообще редуцированной ножкой (нужно, впрочем, иметь в виду, что характер сохранности не всегда позволяет различить ножку), многочисленные трилетные споры и отсутствие элатер. Возникает предположение, что мы имеем здесь дело с вымершей группой, сочетающей в строении спорогона признаки сферокарповых, низших маршанцевых и антоцеротовых. Я склонен придавать этой группе большое филогенегическое значение, но для окончательных выводов время еще не наступило. Достоверные антоцеротовые (определения по изолированным спорам я не учитываю, так как они не вполне надежны) появляются лишь в начале кайнозоя [Chitaley, 1980].

Сведения о мезозойских мхах весьма фрагментарны. Существует тенденция сближать их с теми или иными семействами системы современных мхов, едва ли оправданная, если учесть те сюрпризы, с которыми мы столкнулись уже на имеющемся небольшом материале. Tricostium из верхней юры Буреинского бассейна имел три жилки — срединную и две боковые, изгибающиеся параллельно краям листа [Krassilov, 1973]. Все три образованы одинаковыми выгянутыми утолщенными клетками. Пластинка между жилками однослойная, из колленхиматических папиллозных клеток, края зубчатые, неокаймленные. Может быть, эти три жилки — проявление клеточного деформизма, унаследо-

Другие мхи буреинской бриофлоры сопоставлены с Fontinalis и Fissidens, хотя таксономически значимых признаков явно недостаточно. Триасовый вид Muscites guescelini из Южной Африки был предположительно отнесен его автором Дж. Таунроу к сем. Leucodontaceae [Тоwnгоw, 1958]. Дж. Андерсон [Anderson, 1976] обнаружил экземпляры этого мха с боковыми укороченными побегами и скученными наподобие перихеция листьями (кладокарпная организация?), у которого тоже наблюдается клеточный диморфизм, напоминающий о «протосфагновых». Дж. Пант [Pant, 1977] считает возможным выделить мхи этого типа в особый род Sphagnophyllites. Впрочем, как и в случае «протосфагновых», серьезных оснований для сближения с торфяными мхами нет, так как клеточный диморфизм свойствен и бриевым. Находки изолированных листьев сфагнов в юре и мелу я считаю сомнительными, так как они практически неотличимы от листьев современных торфяных мхов (см., например, [Reissinger, 1950]) и могли попасть в препараты в результате загрязнения проб.

Любопытно, что в палеозойских отложениях, где очень много остатков коры лепидофитов и кордаитов, совсем не найдено эпифитных мхов [Lacey, 1969]. В мезозое остатки коры довольно редки, но в бассейне р. Тырмь я обнаружил кутикулу листа гинкгового, сплошь покрытую

ориентированными в одном направлении побегами мха.

ванного от палеозойских «протосфагновых?»

# Схема филогении

До сих пор палеоботаники практически не принимали участия в реконструкции филогении бриофигов. Считали (в общем справедливо), что геологическая летопись мохообразных неполна, что все они очень древние и появились где-то вне поля зрения палеоботаники. Все же я думаю, что некоторые данные об ископаемых формах в филогенетических построениях следует учесть.

1. Известно несколько девонских форм, представляющих разные

группы, переходные от водорослей к высшим растениям.

2. Первые достоверные мохообразные появились вскоре после древнейших птеридофитов (со скидкой на неполноту летописи можно считать, что они появились одновременно). Ими были низшие мешгериевые.

3. Мхи появились вскоре после слоевищных печеночников и до лиственных. Они были с самого начала вполне обособлены от печеночников. Палеозойские мхи сопоставимы с разными верхоплодными группами. Бокоплодные появились в мезозое. Тогда же возникли и эпифитные мхи. Сфагновые до кайнозоя достоверно неизвестны.

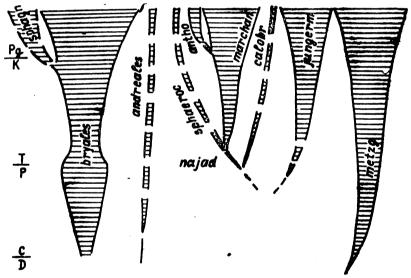
4. Мезозойская радиация мохообразных дала юнгерманиевых, формы, близкие к сферокарповым и калобриевым (найадитовые), а также примитивных маршанциевых и к концу эры — антоцеротовых.

5. Юрские юнгерманиевые имеют определенное сходство с некото-

рыми Metzgeriales, особенно с Paliavicinia.

6. Древнейшие маршанциевые по строению слоевища сопоставимы с Cyathodium, но отличаются от него такими признаками спорофита, как редукция ножки, споры с трилетным рубцом и отсутствие элатер. Эти признаки могут указывать на родство со сферокарповыми (воздушные камеры — из оберток гаметангиев?).

7. Представление о большой древности риччиевых и (или) антоцеротовых не подтверждается. Хотя их, как правило, рассматривают как филогенетически полярные формы, у них много общего в строении гаметофита и заложении гаметангиев. Воздушные камеры риччиевых можно, по-видимому, гомологизировать со слизевыми каналами антоцеротовых (у риччии они модифицированы в связи с водным образом жизни). Я решаюсь выдвинуть предположение, что риччиевые и антоцеротовые — поздно разошедшиеся ветви одной филогенетической линии, берущей начало от древних сферокарповых. Эволюция спорофита в этих ветвях приняла диаметрально противоположные направления: в одной — крайняя редукция, в другой — наиболее мощное развитие. Колонка спорофита — общий признак антоцеротовых, бриевых и риччиевых -- могла появиться в этих группах независимо, как результат стерилизации тканей спорангия.



Р н с. 5. Схема филогении мохообразных по палеоботаническим данным

Я попытался отразить эти соображения в схеме (рис. 5). Ее следует, конечно, рассматривать как предварительный набросок, который неизбежно подвергнется исправлениям и уточнениям по мере расшифровки геологической летописи мохообразных.

#### ЛИТЕРАТУРА

Вербицкая Н. Г. Новые пермские печеночники из Сибири. — В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Л.: Недра, 1978, с. 21—26.

Залесский М. Д. Описание некоторых ископаемых растений из бардинского яруса Урала. — В кн.: Проблемы палеонтологии, 1937, т. 2—3, с. 39. Зеров Д. К. Вопросы филогении печеночников (Hepaticopsida). — Ботан. ж.. 1966, т. 51, № 1, с. 3—14.

Ищенко Т. А. Позднесилурийская флора Подолии. Киев: Наук. думка, 1975. 80 c.

Ищенко Т. А., Шляков Р. Н. Маршанциевые печеночники из среднего девона Подолии. — Палеонтол. ж., 1979, № 3, с. 114—125.

девона подолии. — Палеонтол. ж., 1979, № 3, с. 114—125. Красилов В. А. Лиственные печеночники из юры Буреинского бассейна. — Палеонтол. ж., 1970, № 3, с. 131—142. Нейбург М. Ф. Листостебельные мхи из пермских отложений Ангариды. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 104 с. (Труды/ГИН АН СССР; Вып. 19). Ошуркова М. В. Палеофитологическое обоснование стратиграфии верхних свит каменноугольных отложений Карагандинского бассейна. Л.: Наука, 1967. 152 с. Станиславский Ф. А. Среднекейперская флора Донецкого бассейна. Ки-

ев: Наук. думка, 1976. 169 с.

Фефилова Л. А. Листостебельные мхи из перми севера Европейской части СССР. Л.: Наука, 1978. 120 с.

Фисуненко О. П. О первой находке печеночных мхов (Hepaticae) в каменноугольных отложениях Донецкого бассейна. — В кн.: Викопна фауна и флора Укранни. Киев: Наук. думка. 1974, вып. 2, с. 113—117.

Апderson Н. М. A review of the Bryophyta from the Upper Triassic Molteno Formation. Karroo basin, South Africa. — Palaeont. afr., 1976, v. 19, p. 21—30.

В и sche R. von. Als Laubmoosreste gedeutete Pflanzenfossilien aus den Lebacher Schichten (Autunien) von St. Wendel, Saar. — Argumenta Palaeobotanica, 1968, Hf 2, S. 1—14.

Сатрыеll D. H. The structure and den Lecharder Schichten (Autunien)

Campbell D. H. The structure and development of mosses and ferns. New

York, 1905.

Chitaley S., Yawale N. R. On Notothylites nirulai gen et sp. nov., a petrified sporogonium from the Decean Intertrappean beds of Mahgaonkalan, M. P., India.—

The Botanique, 1980, v. 9, p. 111—118.

Douglas J. G. The Mesozoic floras of Victoria, pts 1 and 2.—Geol. Surv. Victoria, 1973. Mem. 29. 185 p.

Fulford M. Contemporary thought in plant morphology: Hepaticae and Anthocerotae.—Phytomorphology, 1964, v. 14, N. 1, p. 103—119.

Harris T. M. The iossil flora of Scoresby Sound, East Greenland, pt. 1.—Med-

del. Groenl. Kobenhaven, 1931, Bd 85, N 2, p. 1—104.

Harris T. M. Naiadita, a fossil bryophyte with reproductive organs. — Ann. Bryol., Leiden, 1939, v. 12, p. 57—70.

Harris T. M. The Yorkshire Jurassic Flora, pr. 1. London: Brit. Mus. (Nat.

Hist.), 1961. 212 p.

Hueber F. M. Hepaticites devonicus a new fossil liverwort from the Devonian

of New York. — Ann. Miss. Bot. Gard., 1961, v. 48, p. 125—131.

Huzioka K., Takahasi E. A Triassic Hepatica from the Omine coal-field, southwest Honshu, Japan. — Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, 1973, new ser., N 89,

Kashyap S. R. The relationships of liverwarts especially in the light of some recently discovered Himalayan forms. — Proc. Asiat. Soc. Beng., 1919, v. 2, N 15.

Kras/silov V. A. Mesozoic bryophytes from the Bureja basin, Far East of the USSR. — Palacontographica, 1973, Bd 143, Abt. B, Lig. 5—6, p. 95—105.

Krassilov V. A. Orestovia and the origin of vascular plants. - Lethaia, 1981,

v. 14, p. 235--250.

Kuwahara Y. The family Metzgeriaceae in the North and South East Asia, Pacific Oceania, Australia and New Zealand. — Rev. bryol. lichenol., n. s., 1966, t. 34, fasc. 1-2, p. 191-239.

Lacey W. S. Fossil bryophytes. — Biol. Rev., 1969, v. 44, p. 189-205.

Lundblad B. Contributions to the geological history of the Hepaticae. Fossil

Marchantiales from the Rhaetic — Liassic coal-mines of Skromberga (Prov. of Scania), Sweden. — Svensk Bot. Tidskr, 1954, Bd 48, p. 381—417.

Lundblad B. Contributions to the geological history of the Hepaticae, II.—Bot. Notiser, 1955, v. 108, fasc. 1, p. 22—39.

Mehra P. N., Handoo O. N. Morphology of Anthoceros erectus and A. history of the Anthoceros erectus and A.

malayensis and the phylogeny of the Anthocerotales. - Bot. Gaz. 1953, v. 114, N 4, p. 371-382.

Nemejc F., Klacek Z. Senonian plant macrofossils from the region of Zliv and Huboká (near Ceské Budejovice) in South Bohemia. Praha: Universita Karlova, 1976. 83 p.

Niklas K. J., Phillips T. L. Morphology of Protosalvinia from the Upper Devonian of Ohio and Kentucky. — Am. J. Bot., 1976, v. 63, N 1, p. 9—29.

Pant D. D. Some strange witness of the past. Glimpses into the early history of primitive land plants with special reference to India. — Proc. 65 th. Session Indian

Sci. Congr., pt 2, 1977, p. 1—20.

Plumstead E. P. Recent palaeobotanical advances and problems in Africa. —
In: Symposium on Floristics and Stratigraphy of Gondwanaland, Lucknow, 1966,

p. 1-12.

Proctor M. C. F. Structure and eco-physiological adaptation in bryophytes.—
In: Bryophyte Syst. Int. Symp. Bangor., 1979, p. 479—509.
Reissinger A. Die «Pollenanalyse» ausgedehnt auf alle Sedimentgesteine der

geologischen Vergangenheit. — Palaeontographica, 1950, Bd 90, Abt. B. S. 99—126.

Remy W., Remy R. Devonian Gamelophytes with anatomically preserved gametangia. — Science, 1980a, v. 208, p. 295—296.

Remy W., Remy R. Lyonophyton zhyniensis nov. gen. et nov. spec., ein Gametophyt aus dem Chert von Rhynie (Unterdevon, Schottland). — Argumenta Palaeobo-

tanica, 1980, Hi 6, S. 37—72.

Remy W., Remy R., Hass H., Schultka St., Franzmever F. Sciadophyton Steinmann—ein Gametophyt aus dem Siegen.—Argumenta Palaeobotanica,

1980, Hf 6, S. 73-94.
Renault B., Zeiller R. Flore fossile de Commentry. — Bull. Soc. Industr.

Min., 1888, t. 41, p. 34.
Schuster R. M. Studies on Antipodal Hepaticae. IV. Metzgeriales. — J. Hattori Bot. Lab., 1964, N 26, p. 185—309.
Schuster R. M. Studies on Hepaticae. XV. Calobryales. — Nova Hedwigia, 1966,

Bd 13, p. 1—63.

Schweitzer H. J. Der Generationswechsel rheinischer Psilophyten. — Bonner Paläolot. Mitteil, 1981, v. 8, S. 1—19.
Scott E. B. Jungermannites noterocladioides n. sp. (Hepaticae) from the Potomac Group (Lower Cretaceous) of Maryland. U.S.A. — J. Paleont., 1980, v. 54, N 5,

p. 1119—1121. Steere W. C. Cenozoic and Mesozoic bryophytes of North America. — Am. Midl.

Nat., 1946, v. 36, p. 298—324.

Townrow J. A. Two Triassic bryophytes from South Africa.—J. South Afr.

Bot., 1958, v. 25, pt 1, p. 1—22.

Thomas B. A. A probable moss from the Lower Carboniferous of the Forest of

Dean, Gloucestershire. —Ann. Bot., 1972, v. 36, N 144, p. 155—161.

Walton J. Carboniferous Bryophyta, pt 1. —Ann. Bot. 1925, v. 39, p. 563—572.

Walton J. A thalloid plant (cf. Hepaticites sp.) showing evidence of growth in still, from the Coal Measures at Dollar, Clackmannanshire. —Trans. Geol. Soc. Glasgow,

1949, v. 21, pt 2, p. 278—280.

Watson J. A revision of the English Wealden flora. 1. Charales — Ginkgoales. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., 1969, v. 17, p. 209—254.

Wesley A. The status of some fossil plants. — In: Advances in Botanical Recearch/V. 1. Ed. R. D. Preston. London; New York, 1963, p. 1—72.