
СООБЩЕНИЯ

ОБНАРУЖЕНЫ ЛИ МАКРООСТАТКИ АНТОЦЕРОТОВЫХ
В ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ?

© 2025 г. В. Р. Филин¹, А. Г. Платонова^{1, *}

¹Биологический факультет МГУ имени М. В. Ломоносова, кафедра высших растений
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234, Россия

*e-mail: platon-anna@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.04.2024 г.

Получена после доработки 17.10.2024 г.

Принята к публикации 14.01.2025 г.

Кратко изложены существующие в литературе взгляды на происхождение и время возникновения антоцеротовых и подробно рассмотрено строение сближаемых с антоцеротовыми ископаемых макроостатков. В кайнозойских отложениях достоверных макроостатков антоцеротовых нет. Из семи отнесенных к антоцеротовым макроостаткам из меловых отложений Индии большинство, на наш взгляд, в действительности антоцеротовыми не являются. *Shuklanites deccanii*, скорее всего, представляет собой остаток печеночника, а два вида *Krempogonium* — “мужской цветок” мха. О таксономической принадлежности трех других остатков по приведенным описаниям и изображениям ничего определенного сказать нельзя. Только *Notothylites nirulai*, по-видимому, является остатком антоцеротового, но его родство с *Notothylas* недостаточно обосновано. Типовой образец сближаемого с антоцеротовыми *Notothylacites fliformis* из меловых отложений Чехии представляет собой остатки растения, споры которого схожи с антоцеротовыми, но общая морфология макроостатка не позволяет отнести этот образец к антоцеротовым; другой отпечаток, отнесенный к тому же виду, напоминает скорее отпечаток водоросли, чем мохообразного. Отнесение *Dendroceros victoriensis* из раннемеловых отложений Австралии к современному роду не обосновано, хотя отпечатки паратипов, представленные слоевищами со спорогониями, и напоминают антоцеротовые. Из юры, триаса и палеозоя достоверные макроостатки антоцеротовых не обнаружены.

Ключевые слова: *Notothylas*, *Shuklanites*, *Notothylites*, *Krempogonium*, *Anthoceroites*, *Sporollites*, *Notothylacites*, *Dendroceros*, *Characiosiphonites*, *Sciadophytopsis*, *Bitelaria*

DOI: 10.31857/S0006813625020066, EDN: DMWLF5

В отделе Anthocerotophyta R. Stotl. et B. Stotl. насчитывают около 200 ныне живущих видов (Villarreal, Cargill, 2016) и различают два класса — Leiosporocerotopsida с единственным видом *Leiosporoceros dussii* (Steph.) Hässel и Anthocerotopsida с 11 или 12 родами, которые объединяют в четыре семейства — Anthocerotaceae, Dendrocerotaceae, Notothyladaceae и Phymatocerotaceae (Duff et al., 2007; Villarreal, Cargill, 2016). Существуют разные мнения о положении антоцеротовых на филогенетическом древе высших растений и времени их возникновения.

Л.И. Савич-Любичка и И.И. Абрамов (Savich-Lyubitskaya, Abramov, 1958), ссылаясь на находки дисперсных спор в нижнекембрийских и нижнесилурийских отложениях Прибалтики СССР (Naumova, 1949, 1953), предполагали, что основ-

ные классы мохообразных обособились в силуре, а может быть еще раньше. Б.М. Козо-Полянский (Kozo-Polyanskiy, 1965) относил современные антоцеротовые к предпобеговым растениям (Procormophyta) и называл их “живыми ископаемыми” и, возможно, дегенератами хорнеофитовых (Psilophytinae, Rhyniales, Horneophytaceae). Крупнейший знаток антоцеротовых И. Проскауэр, которого коллеги характеризовали как “a botanist of outstanding quality and ability” (Fulford et al., 1972: 188) и “outstanding bryologist of his generation” (Duckett, Richards, 1972: 107), также считал, что антоцеротовые произошли от растений типа *Horneophyton*, не исключая при этом, что антоцеротовые могли возникнуть еще в додевонский период от общего с риниофитами предка (Proskauer, 1960). И. Проскауэр (Proskauer, 1969)

не исключал того, что среди антоцеротовых, наряду с видами — современниками цветковых, сохранились и дошли до наших дней и очень древние виды.

Д.К. Зеров (Zerov, 1972) выводил от зеленых водорослей антоцеротовые, мохообразные и псилофитовые отдельными стволами. Р.Н. Шляков (Shlyakov, 1975) считал, что антоцеротовые произошли от кембрийских водорослей, а печеночники и мхи — от водорослей, живших в ордовике. А.Л. Тахтаджян выводил все моховидные (Bryophyta) от риниофитов, но при этом отмечал, что риниофитовую гипотезу признают далеко не все ботаники, но если она в конце концов подтвердится полностью, то спорофит моховидных можно будет истолковать как конечный результат редукции дихотомически разветвленного спорофита предковых форм” (Takhtadzhyan, 1978: 54). Р. Шустер (Schuster, 1981, 1984), “one of the few really great hepaticologist of the twentieth century” (Long, 2015: 151), считал, что антоцеротовые произошли от водорослевого предка независимо от мохообразных и от сосудистых растений в девоне, когда на суше уже сформировались участки с довольно густым растительным покровом. Г. Слюмен (Sluiman, 1983) сравнил строение жгутиков зооспоры водоросли *Coleochaete pulvinata* A. Braun со жгутиками сперматозооидов мохообразных и, не приводя аргументов, решил, что *Phaeoceros* обладает наиболее примитивными для архегониат жгутиками, и потому антоцеротовые, как и предполагал Р. Шустер, произошли от водорослей независимо от печеночников и мхов.

По мнению Б. Крендолл-Стотлер (Crandall-Stotler, 1980, 1984), мхи и примитивные папоротниковидные ведут свое начало от обладающей проводящей системой (“vascularized”) предка, печеночники — от “non vascularized” предка, а загадочные антоцеротовые — от “a remote group of plants”, не родственной современным печеночникам, мхам и папоротникообразным. В.А. Красилов, исходя только из данных палеоботаники, считал, что “представления о большой древности риччиевых и (или) антоцеротовых не подтверждаются” (Krassilov, 1983: 14); на представленной им схеме филогении мохообразных антоцеротовые отходят от маршанциевых в конце мелового периода. П. Кенрик и П. Крейн (Kenrick, Crane, 1997) выделяли четыре надот-

дела зародышевых (Embryobiotas) растений — Marchantiomorpha, Anthocerotomorpha, Bryomorpha и Polysporangiomorpha. Они отмечали, что несомненных находок антоцеротовых в более древних, чем меловые, отложениях не было обнаружено, но предполагали, что антоцеротовые существовали на Земле уже с позднего силура. А.Д. Потемкин (Potemkin, 2007) считал, что печеночники, мхи и антоцеротовые, представляющие собой альтернативные пути гаметофитного направления эволюции высших растений, произошли от разных предков, которые возникли от зеленых водорослей в разное время.

Сейчас не вызывает споров происхождение высших, или зародышевых растений от общего с харовыми водорослями предка. Филогенетические отношения между четырьмя признаваемыми сейчас отделами высших растений (Ruggiero et al., 2015) — Bryophyta, Marchantiophyta, Anthocerotophyta, Tracheophyta — на протяжении последних 25 лет методами молекулярной систематики устанавливали почти всеми логически возможными способами (Puttick et al., 2018). В последние годы мохообразные рассматривают как сестринский к сосудистым растениям таксон, в котором выделяют кладу “антоцеротовые” и кладу “печеночники+мхи” (Leebens-Mack et al., 2019; Su et al., 2021; Harris et al., 2022; Bechteler et al., 2023).

С появлением молекулярной систематики разработали и метод молекулярных часов, который позволил проводить оценку времени дивергенции таксонов при недостатке “вещественных” доказательств. Дж. Моррис с соавторами, проанализировав этим методом все возможные топологии четырех основных ветвей высших растений, пришли к выводу, что топология мало влияет на результат (Morris et al., 2018). Тем не менее время возникновения антоцеротовых разные исследователи (Clarke et al., 2011; Villarreal, Renner, 2012; Morris et al., 2018; Su et al., 2021; Harris et al., 2022; Bechteler et al., 2023) оценивают в широком диапазоне — от докембрия (эдиакарий) до позднего силура.

Для уточнения датировок узлов дерева в некоторых из упомянутых выше исследований (Villarreal, Renner, 2012; Harris et al., 2022) были использованы три ископаемых остатка антоцеротовых — макроостаток *Notothyrites nirulai* Chitaley et Yawale (поздний мел, маастрихт; Chitaley, Yawale, 1978), споры *Phaeoceros* sp. (нижний миоцен;

Graham, 1987) и спора типа А (нижний мел, апт; Archangelsky, Villar de Seoane, 1996). Дж. Моррис с соавторами (Morris et al., 2018) сочли нецелесообразным использование этих остатков в качестве реперов из-за их относительно молодого возраста и неоднозначности их интерпретации. Существует еще ряд макроостатков и дисперсных спор, сближаемых с теми или иными антоцеротовыми. Краткие сведения об этих остатках приведены в обзорных работах по ископаемым (Pant, Bhowmik, 1998; Taylor et al., 2009; Villarreal, Renner, 2012; Tomescu et al., 2018 и др.). Учитывая важность верной интерпретации ископаемых остатков для обсуждения эволюции и происхождения антоцеротовых и высших растений в целом, целесообразно более подробно рассмотреть и обсудить строение ископаемых макроостатков, которые сближали с антоцеротовыми. Не лишним будет также ознакомить читателя с тем, как менялись взгляды некоторых исследователей на таксономическую принадлежность остатков, изначально отнесенных ими к антоцеротовым, но впоследствии признавших свою ошибку.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Рисунки ископаемых выполнены в программе Photoshop CC по рисункам и фотографиям в оригинальных работах.

Для сравнения с ископаемыми были использованы образцы гербария водоросли *Cladophora sericea* (Hudson) Kutz. (Белое море, Великая Салма, ББС, литораль; 30.07.2001, coll. et det. А.А. Георгиев) и образцы *Notothylas javanica* (Sande Lac.) Gottsche и *N. cf. orbicularis* (Schwein.) Sull. (Индия, штат Махараштра, г. Колхапур, на территории кампуса университета Шиваджи, на почве; 4.09.2019, coll. А.Г. Платонова, Д.Д. Соколов, М.С. Нуралиев, М.В. Ремизова, Е.Э. Северова, det. В.Р. Филин и А.Г. Платонова). Фотография с гербарного образца *C. sericea* сделана с помощью бинокля Stemi 2000-C с камерой ADF Pro 20. Полутонкие срезы с заключенных в полимерную смолу Technovit 7100 талломов со спорогониями *Notothylas*, предварительно обработанных плавиковой кислотой для растворения частиц минерального грунта, выполнены стеклянным ножом на ультрамикротоме LKB2 и окрашены водным раствором толудинового синего. Ацетолиз спор проводили по стандартной методике; ацетолизированные и неацетолизиро-

ванные споры заключали с смесь Гойера. Препараты фотографировали с помощью микроскопа Zeiss Axioplan с камерой AxioCam MR. Ультратонкие срезы изготавливали по стандартной методике с фиксированного в 2.5%-ном р-ре глутарового альдегида материала алмазным ножом на ультрамикротоме LKB2 и изучали в межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета с помощью трансмиссионного электронного микроскопа JEM1011 с камерой ORIUS SC1000W.

КАЙНОЗОЙ

Макроостаток в доминиканском янтаре

Обнаружив остатки растения в полученном из Национального музея США образце янтара (рис. 1), Я.-П. Фрам (Frahm, 2005) решил, что — это слоевище антоцеротового со спорогониями. Для уточнения определения он послал образец известному гепатикологу Р. Гролле, чья первая работа по печеночникам из доминиканского янтара вышла еще в начале 1980-х гг. (Grolle, 1983). К сожалению, образец был получен Р. Гролле незадолго до смерти, и Я.-П. Фрам не узнал его мнения. Но, придавая большое значение своей находке, он решил кратко ее описать

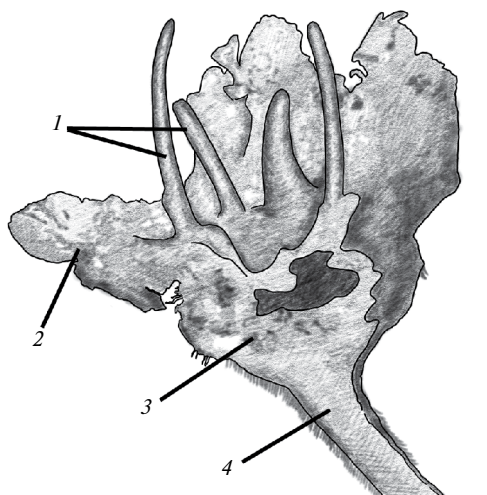


Рис. 1. Макроостаток в доминиканском янтаре. Пояснения см. в тексте. По: Frahm, 2005, p. 140, Fig. 2, с изменениями.

Масштабный отрезок: 1 мм.

Fig. 1. A macrofossil in Dominican amber. For explanations, see the text. After: Frahm, 2005, p. 140, Fig. 2, with changes.

Scale bar: 1 mm.

в качестве представителя Dendrocerotaceae, отметив невозможность более точной идентификации.

Т. Тэйлор с коллегами (Taylor et al., 2009) охарактеризовали это ископаемое как наиболее полно сохранившийся макроостаток антоцеротовых из кайнозоя. Но, внимательно рассмотрев опубликованную Я.-П. Фрамом фотографию (см. рис. 1), нетрудно убедиться в том, что им описаны остатки цветка, тычинки (рис. 1, 1) которого он принял за спорогонии, покрытую волосками цветоножку (рис. 1, 4), цветоложе (рис. 1, 3) и остатки околоцветника (рис. 1, 2) — за слоевище со срединным ребром, что и было показано в результате последующего изучения остатка с помощью светового микроскопа (Schmidt et al., 2010). А. Шмидт с соавторами полагают, что это ископаемое представляет собой цветок растения из подсемейства цезальпиниевых семейства бобовых. Сотрудник Национального музея естественной истории Кубы (М.А. Iturralde-Vinent) и сотрудник отдела маммологии Национального музея естественной истории Нью Йорка (R.D.E. MacPhee) отметили, что возраст доминиканского янтаря не эоцен-олигоценый, как писал Я.-П. Фрам, а раннемиоценовый. Они указывают, что этот янтарь образовался из смолы цезальпиниевых из рода *Hymenaea*¹ (Iturralde-Vinent, MacPhee, 1996).

МЕЗОЗОЙ

Макроостатки из межтрапповых отложений у населенного пункта Мойон Калан (Mohgaon-Kalan; штат Мадхья-Прадеш, Индия)

Многочисленные макроостатки антоцеротовых и других растений были обнаружены в кремнистых сланцах, или чертах (англ. chert) из межтрапповых слоев плоскогорья Декан. Начавшееся в конце позднего мела излияние траппов продолжалось до эоцена (Stratigraficheskiy..., 1960), поэтому не случайно по поводу возраста межтрапповых слоев с остатками животных и растений у Мойон Калана среди индийских палеонтологов шла дискуссия — датировать ли эти фоссилии поздним мелом или эоценом. Последние известные нам работы по изучению палинофлоры верхнемеловых-палеогеновых отложений у Мойон

Калана свидетельствуют в пользу верхнемелового возраста (маастрихт) чертов этого района (Samant, Mohabey, 2009). Тем не менее разногласия между индийскими палеоботаниками относительно возраста этих слоев сохранились до сих пор. В этом отношении примечательна статья о находке печеночника *Pelliaites deccanii* Narkhede et Bhowal (Narkhede, Bhowal, 2009). В первом абзаце этой работы авторы сообщают, что флора чертов Мойон Калана, содержащая многочисленные остатки мохообразных, палеоценовая, а в протологе вида указывают верхнемеловой возраст описанного ими нового таксона.

Спорогоний muna Notothylas

Первый представитель мохообразных из чертов межтрапповых слоев Мойон Калана был описан в 50-е гг. прошлого века (Gupta, 1956). Согласно описанию, он представлен спорогонием (рис. 2А) размером 1.67×0.17 мм, состоящим из округлой стопы (рис. 2А, 1), ножки (рис. 2А, 2) и коробочки (рис. 2А, 3), в которой К. Гупта не обнаружил колонки. Детали строения стенки коробочки (рис. 2А, 4) автору рассмотреть не удалось, но он обнаружил, что полость коробочки заполнена спорами и элатерами (рис. 2В), строение которых также не установлено в силу сохранности. К. Гупта не счел возможным дать название найденному макроостатку, но отметил сходство этого спорогония со спорогониями видов *Notothylas*, не имеющих колонки.

Заметим, что среди антоцеротовых колонка действительно может отсутствовать только в зрелых коробочках некоторых видов *Notothylas*, но даже у видов с колонкой она, из-за небольшой своей толщины, часто не попадает на почти радиальные срезы (см., например, рис. 3С), а потому использовать этот признак для установления родства следует с осторожностью. Хотя сужение в основании коробочки в спорогониях *Notothylas*, в отличие от других антоцеротовых, нередко называют ножкой, истинной ножки у них нет, а сужение представляет собой остановившуюся в развитии базальную меристему коробочки (рис. 3А, В). Но такого резкого, свойственного некоторым *Notothylas*, сужения не видно у ископаемого спорогония (рис. 2А, 2). К. Гупта не указывает размер спор, но, судя по рисунку, их диаметр не превышает 10 мкм, что также не характерно для современных *Notothylas*, у которых

¹ Дающие смолу (копал) американские растения следует относить к роду *Copaifera* (Vul'f, Maleyeva, 1969).

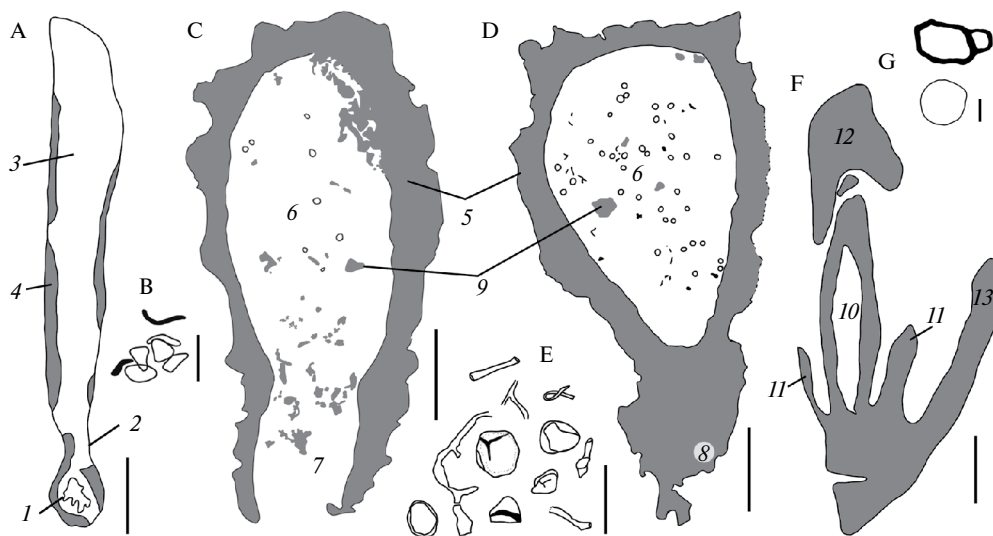


Рис. 2. Макроостатки из чертов, собранных близ населенного пункта Мойон Калан, Индия, верхний мел: спорогоний типа *Notothylas* (A, B), *Shuklanites deccanii* (C–E), *Notothylites nirulai* (F, G). A – спорогоний; B – споры и структуры типа элатер; C, D – почти радиальный (C) и следующий за ним в серии (D) шлифы образца; E – споры и псевдоэлатеры; F – радиальный шлиф образца; G – спора и двуклеточная псевдоэлатера; пояснения см. в тексте. A и B – по: Gupta, 1956, p. 541, Fig. B-2 (A) и Fig. B-3 (B), с изменениями; C и D – по микрофотографиям: Singhai, 1973, Plate 1-1 и Plate 1-2 соответственно; E – по: Singhai, 1973, p. 173, Text-fig. 3, с изменениями; F, G – по: Chitale, Yawale, 1978, p. 113, Text Figures 1 и 5, соответственно, с изменениями.

Масштабные отрезки: A, C, D – 250 мкм; B, E, G – 15 мкм; F – 1 мм.

Fig. 2. Macrofossils from the cherts collected near the Mohgaon-Kalan locality, India, Upper Cretaceous: sporogonium resembling *Notothylas* (A, B), *Shuklanites deccanii* (C–E), *Notothylites nirulai* (F, G). A – sporogonium; B – spores and elater-like bodies; C, D – an almost radial (C) and the next (D) section in the series of successive peels of a sample; F – radial section of sample; G – a spore and a two-celled pseudoeleater; for explanations, see the text. A and B – after: Gupta, 1956, p. 541, Fig. B-2 (A) and Fig. B-3 (B), with changes; C and D – after micrographs: Singhai, 1973, Plate 1-1 and Plate 1-2, respectively; E – after: Singhai, 1973, p. 173, Text-fig. 3, with changes; F, G – after: Chitale, Yawale, 1978, p. 113, Text Figures 1 and 5, respectively, with changes.

Scale bars: A, C, D – 250 μ m; B, E, G – 15 μ m; F – 1 mm.

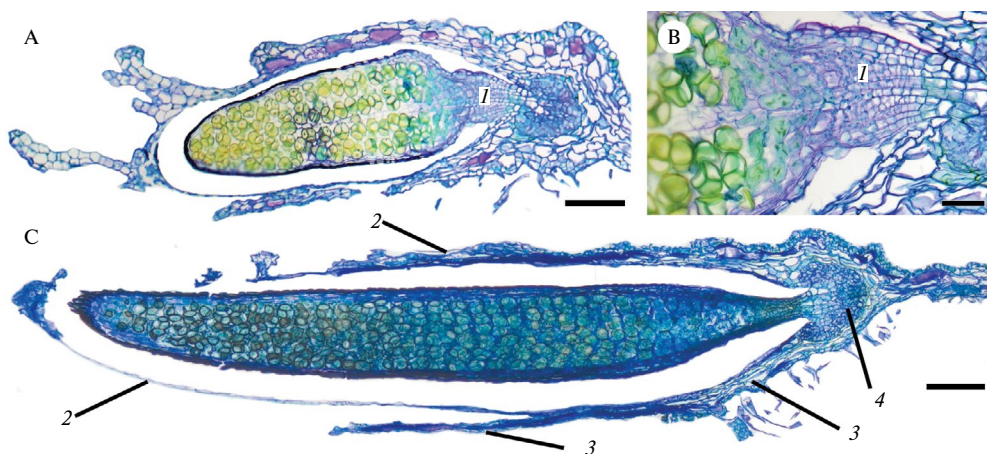


Рис. 3. Продольные срезы талломов со спорогониями *Notothylas javanica* (A, B) и *N. cf. orbicularis* (C). B – увеличенный фрагмент A. 1 – ножкоподобное сужение в основании коробочки; 2 – оберточка; 3 – таллом; 4 – стопа; колонка не попала на срез C.

Масштабные отрезки: A, C – 0.2 мм; B – 50 мкм.

Fig. 3. Thalli with sporogonia of *Notothylas javanica* (A, B) and *N. cf. orbicularis* (C) in longitudinal sections. B – an enlarged portion of A. 1 – seta-like slender part of the capsule base; 2 – involucre; 3 – thallus; 4 – foot; columella was out of the section in C.

Scale bars: A, C – 0.2 mm; B – 50 μ m.

споры крупнее (Chantanaorrapint, 2015). Мы считаем, что отсутствие многих деталей строения у этого объекта не позволяет, несмотря на общее сходство, считать его спорогонием антоцеротового, а тем более сближать с *Notothylas*; отсутствие же детальных микрофотографий не позволяет убедиться в правильности интерпретации этого ископаемого К. Гуптой.

Shuklanites deccanii Singhai

Этот макроостаток, первоначально описанный кратко (Singhai, 1964), а потом более подробно (включая диагноз рода и вида) (Singhai, 1973), представлен спорогонием размером 1.5×0.75 мм (рис. 2С, D). Согласно описанию он состоит из луковичеобразной стопы и расширяющейся кверху грушевидной коробочки. Стенка коробочки в одну–три клетки толщиной, без устьиц. В коробочке содержатся мелкие трехлучевые споры диаметром около 10 мкм и тонкостенные, короткие, одноклеточные или многоклеточные, простые, реже ветвящиеся псевдоэлатеры (рис. 2Е). Колонки в коробочке нет, но на некоторых репликах Л. Сингхаи обнаружил небольшие участки из стерильных клеток, которые он интерпретировал как остатки питавшей споры ткани. Как сообщает Л. Сингхаи, спорогоний погружен в “таллоидную” паренхимную темноокрашенную ткань, которая образует выросты (рис. 2С, D, 5). На некоторых репликах виден дорзивентральный таллом, к которому, возможно, прикреплялся спорогоний. Отметив у *S. deccanii* признаки строения печеночников, Л. Сингхаи, тем не менее, пришел к выводу, что эти остатки могли быть отнесены только к антоцеротовым, и рассматривал это ископаемое в качестве представителя той группы, которая, как и *Notothylas*, развивалась по пути редукции спорогония. Л. Сингхаи отмечал, что описанный ранее из той же местности спорогоний (Gupta, 1956, рис. 2А) отличается от *S. deccanii* не только размерами и формой, но и отсутствием четко выраженных спор и элатер.

Проанализировав микрофотографии шлифов в работе Л. Сингхаи, мы пришли к выводу, что ни на одной из них не видна стопа, и только на одной микрофотографии (Singhai, 1973: Plate 1-1) видны коробочка (рис. 2С, 6) и место, где располагалась еще не удлинившаяся ножка (рис. 2С, 7). Сама ножка, по-видимому,

не сохранилась, а за стопу Л. Сингхаи на других микрофотографиях (Singhai, 1973: Plate 1-2 и 1-3) и рисунках (Singhai, 1973: Text-fig. 1 и 2) со шлифов, не прошедших через центральную ось спорофита, принял участок темной ткани в основании коробочки (рис. 2D, 8). Эта ткань ничем не отличается от формирующей выросты темноокрашенной ткани, окружающей спорогоний (рис. 2С, D, 5), и потому не может быть стопой. Непонятно, что именно Л. Сингхаи рассматривал как питающую ткань, но вряд ли таковой следует считать темноокрашенные фрагменты в полости коробочки (рис. 2С, D, 9). Вероятно, это фрагменты окружающей спорогоний стерильной ткани, которые могли попасть в полость коробочки в результате разрушения ее стенки. Саму стенку коробочки на приведенных в работе Л. Сингхаи микрофотографиях не видно. Также не видны и детали строения псевдоэлатер и спор, которые он изображает на рисунках. Мы не исключаем, что по крайней мере некоторые из тех структур, которые Л. Сингхаи изображает на рисунках как псевдоэлатеры (Singhai, 1973: text-fig. 3; рис. 2Е), могли быть гифами грибов, которые частично разрушили ткани спорофита перед фоссилизацией. Для большинства антоцеротовых характерны споры, диаметр которых превышает 10 мкм (Hässel de Menéndez, 1986, 1989, 1990; Chantanaorrapint, 2015), и в еще не вскрывшейся коробочке (хотя бы в нижней ее части) плотно упакованы вместе со стерильными клетками, чего также не видно ни на микрофотографиях, ни на рисунках. Мы считаем, что это ископаемое представляет собой почти зрелый, но с еще не удлинившейся ножкой спорогоний печеночника, заключенный в перихеций или иную защитную структуру, и который был поврежден грибами до фоссилизации, вследствие чего, вероятно, стенка коробочки и чехлик не удастся рассмотреть на микрофотографиях.

Notothylites nirulai Chitale et Yawale

Согласно описанию (Chitale et al., 1978), это ископаемое из куска черта из Мойон Калана (рис. 2F) представлено тремя спорогониями, горизонтально расположенными на массивном, не имеющем срединного ребра слоевище (рис. 2F, 13). На шлифах полностью виден лишь один из спорогониев (рис. 2F, 10), а два выроста по бокам от него (рис. 2F, 11) С. Чхиталей

и Н. Явале считали основаниями двух других спорогониев. Срединный спорогоний в 6.72 мм длиной и до 1.05 мм шириной, имеет вид цилиндра со слегка суженными концами, но провести границу между спорогонием и слоевищем из-за сходства их клеток невозможно. Стенка коробочки имеет тощину в 8–15 клеток. В эпидерме есть участки из мелких клеток, под которыми видны полости, называемые авторами устьичными щелями. Виден также вертикальный ряд из прямоугольных, толстостенных клеток у верхушки коробочки, который авторы считают швом вскрывания. Колонки в коробочке нет, но имеются немногочисленные, округлые, с гладкой тонкой стенкой споры (диам. 33–47 мкм) и многочисленные, короткие, длиной 55–64 мкм, с утолщенной стенкой, одно- реже двуклеточные псевдоэлатеры (рис. 2G). Над коробочкой, не прилегая к ней, расположен крупный участок ткани (рис. 2F, 12), который авторы называют чехликом или колпачком (*англ.* calyptra²). Он состоит из чередующихся слоев более крупных и более мелких толстостенных клеток. Отмечая сходство *N. nirulai* с *Notothylas*, авторы не исключают того, что описанный ранее из Мойон Калана спорогоний (Gupta, 1956) – это молодой спорогоний *N. nirulai*. Они считают, что наличие у *N. nirulai* чехлика, устьичных щелей и многослойной стенки коробочки позволяют считать новый род связующим звеном между антоцеротовыми и мхами.

Все отмеченные С. Чхиталеем и Н. Явале признаки строения *N. nirulai*, за исключением чехлика или колпачка, свойственны антоцеротовым, архегоний которых обычно рассматривают как полностью погруженный в ткань слоевища. Мы предполагаем, что “чехлик” *N. nirulai* представляет собой фрагмент обертки (*англ.* involucre³), в которую был полностью заключен единственный срединный спорогоний (ср. рис. 2F, 12 и рис. 3C, 2), а основание этой обертки индийские

авторы принимают за два неполных спорогония (ср. рис. 2F, 11 и рис. 3C, 2).

N. nirulai действительно очень похож на *Notothylas*, но отсутствие тетрадного рубца у спор, значительная толщина стенки коробочки, наличие в эпидерме напоминающих устьица участков и межклетников в паренхиме стенки не свойственны современным *Notothylas*.

Х.-К. Вильярреаль и С. Реннер (Villarreal, Renner, 2012), отмечая сходство таллома, спорофита (включая отсутствие устьиц) и элатер этого ископаемого с современными *Notothylas*, выбрали этот остаток для уточнения возраста узла, в котором расходятся *Phaeoceros* и клада, объединяющая *Notothylas* и *Paraphymatoceros*. Из четырех видов недавно выделенного рода *Paraphymatoceros* (Hässel de Menéndez, 2006; Villarreal, Cargill, 2016) три обладают “типичным” для антоцеротовых обликом (длинные спорогонии, устьица в стенке коробочки, вскрывание коробочки по двум линиям), а один – *Paraphymatoceros hallii* (Austin) Hässel – имеет более короткие (4–6 мм) нерегулярно вскрывающиеся коробочки с более или менее одновременно созревающими спорами и напоминает *Notothylas* (Crandall-Stotler et al., 2008). Располагая *N. nirulai* в основании клады, объединяющей всех представителей семейства *Notothyladaceae*, Х.-К. Вильярреаль и С. Реннер, тем самым, предполагают, что в ходе эволюции антоцеротовых имела место реверсия от предка типа *Notothylas* к растениям с “типичным” для антоцеротовых обликом. Такой сценарий представляется нам маловероятным. Ранее мы уже отмечали (Filin, Platonova, 2018), что спорогоний *Notothylas* представляет собой скорее всего результат прогенеза “типичного” для антоцеротовых спорогония. В таком случае, целесообразнее было бы использовать *N. nirulai* в качестве репера для узла, где расходятся *Notothylas* и *Paraphymatoceros*, что могло бы привести к переоценке времени дивергенции этих родов. Однако, учитывая отсутствие в строении *N. nirulai* признаков, однозначно сближающих это ископаемое с современными *Notothylas*, использование этого остатка в качестве репера без уточнения деталей его строения может привести к неверной оценке возникновения рода *Notothylas*. Редукция спорогония имела место в разных эволюционных линиях антоцеротовых (*Notothyladaceae*: *Notothylas* и *Paraphymatoceros hallii*; *Anthocerothaceae*: *An-*

² В русскоязычной литературе по бриологии различают термины “чехлик” (разросшийся при развитии спорогония архегоний, покрывающий развивающийся спорогоний печеночников на протяжении большей части его развития) и “колпачок” (верхняя часть чехлика, разорвавшегося в результате удлинения ножки спорогония, прикрывающая развивающуюся коробочку мхов); в англоязычной литературе обоим этим терминам соответствует термин “calyptra”.

³ Г. Смит (Smith, 1955) отмечал, что термином “calyptra” иногда неудачно называют обертку (involucre) в основании спорогония антоцеротовых.

thoceros macounii Howe, Schuster, 1992). Учитывая большое значение строения спор в систематике и диагностике современных антоцеротовых, дополнительное изучение спор *N. nirulai* позволит уточнить сравнение этого ископаемого с современными растениями.

Krempogonium mohgaoensis Nambudiri, Chitale et Yawale и *K. deccanii* Patil

В собранном близ Мойон Калана куске черта Е. Намбудири с соавторами (Nambudiri et al., 2004) обнаружили остатки растения, которое описали в качестве нового вида монотипного рода. Авторы характеризуют это ископаемое как сидящую на спирально скрученной ножке (рис. 4А, 1) овальную коробочку (3 мм длиной, 2 мм шириной, рис. 4А, 2). Коробочка обладает неотчетливой крышечкой и на половину своей длины прикрыта гладким, клубковидным колпачком (hood-calyptra, рис. 4А, 3). Ни колонки, ни зубцов перистомы у этого ископаемого нет. В коробочке имеются десять разделенных перегородками (рис. 4А, 4) споровых мешков (рис. 4А, 5), содержащих тетрады спор, одиночные споры и псевдоэлатеры. Споры крупные, диаметром 25–30 мкм, с гладкой поверхностью и двуслойной спородермой. Авторы описали большую часть спор как безапертурные и лишь у некоторых спор отметили трехлучевой рубец, у концов лучей которого есть отверстия. Прижатые к спорам псевдоэлатеры длиной в 32–55 мкм имеют оболочку без утолщений.

Е. Намбудири с соавторами отмечали, что общая морфология *K. mohgaoensis* соответствует мхам, а размер спор, наличие и строение элатер напоминают печеночники и антоцеротовые. Они отнесли его к Bryopsida, в то время как Т. Тэйлор с соавторами (Taylor et al., 2009) рассматривали это ископаемое в разделе Anthocerotophyta, придавая, очевидно, большее значение наличию у этого ископаемого псевдоэлатер. Недавно в тех же отложениях был найден еще один образец, который был отнесен к тому же роду, но описан в качестве нового вида — *Krempogonium deccanii* Patil (Patil, 2023). Ш. Патил почти дословно повторяет описание типового вида, не приводя каких-либо признаков, позволяющих отличить описанный им вид от типового, и, как и Е. Намбудири с соавторами, считает, что найденное им ископаемое представляет собой прикрытую колпачком коробочку мха.

Перечисленные в диагнозе и описании *K. mohgaoensis* признаки Намбудири с коллегами отображают на реконструкции (см. рис. 4А), при этом диагноз, описание и реконструкция не всегда соответствуют друг другу, а на приведенных в работе микрофотографиях рассмотреть многие детали строения ископаемого (строение перегородок, спор, псевдоэлатер) вообще не представляется возможным. “Колпачок”, который в диагнозе охарактеризован как клубковидный, на рисунке изображен как шапочковидный, но не имеет характерной для колпачка мхов шейки архегония,

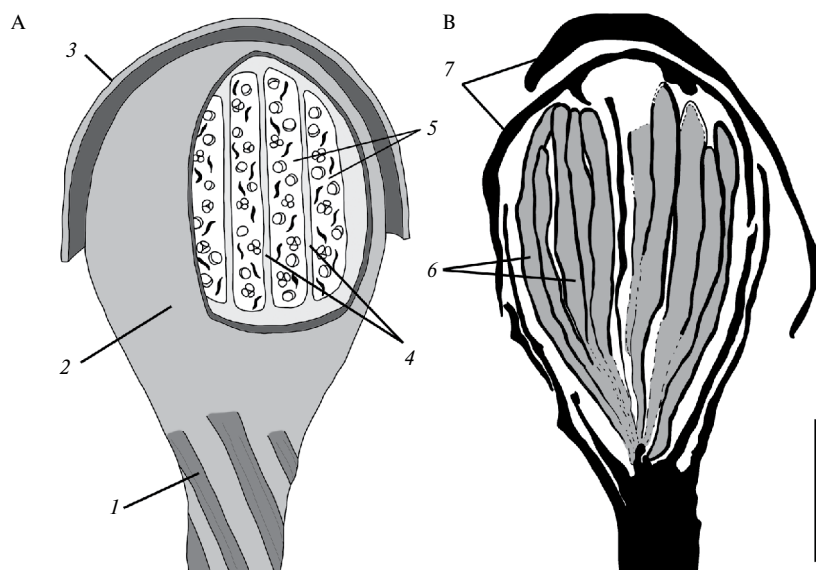


Рис. 4. Макроостатки из чертов, собранных близ населенного пункта Мойон Калан, Индия, верхний мел: *Krempogonium mohgaoensis*. А — реконструкция образца, выполненная Е. Намбудири с соавторами (по: Nambudiri et al., 2004, р. 174, Text-fig. 2, с изменениями); В — наша интерпретация, выполненная по микрофотографии (Nambudiri et al., 2004, р. 176, Plate 2-1); пояснения см. в тексте.

Масштабный отрезок: 1 мм.

Fig. 4. Macrofossils from the cherts collected near the Mohgaon-Kalan locality, India, Upper Cretaceous: *Krempogonium mohgaoensis*. A — reconstruction of the sample performed by E. Nambudiri and co-authors (after: Nambudiri et al., 2004, p. 174, Text-fig. 2, with changes); B — our interpretation of the micrograph (Nambudiri et al., 2004, p. 176, Plate 2-1); for explanations, see the text. Scale bar: 1 mm.

а под споровыми мешками авторы, очевидно, подразумевают не окружающие полости спорангия слои клеток, а сами полости. Приведенные на микрофотографиях темные тельца (Nambudiri et al., 2004, p. 175, Plate 1: 2 и 3), которые авторы считают тетрадами спор (l. c., p. 176, Plate 1: 3), спорами с “проростковыми порами” (l. c., p. 176, Plate 1: 4) и псевдоэлатерами, никак не соответствуют реконструкции, и никакие детали, позволяющие интерпретировать эти тельца как споры и псевдоэлатеры, не видны.

Мы считаем, что *K. mohgaoensis* представляет собой расположенный на верхушке стебля “мужской цветок” мха (рис. 4В) — собрание антеридиев (рис. 4В, 6), окруженное перигонияльными листьями (рис. 4В, 7). Характерные для “мужских цветков” многих мхов парафизы различить не удастся, но даже если они и были у растения, то, будучи представлены однорядными нитями или однослойными пластиночками, они могли и не сохраниться в процессе фоссилизации. Стенки этих антеридиев авторы, видимо, приняли за паренхимные перегородки, разделяющие “споровые мешки”.

Anthoceroites deccanii Khursel et Narkhede

Согласно описанию (Khursel, Narkhede, 2017) это ископаемое представляет собой дорзивентральное, разрезанное вдоль и сужающееся к обоим концам слоевище, около 3 мм в длину и 0.7 мм в ширину. Слоевище, сложенное однородными паренхимными клетками, покрыто слоем клеток с утолщенными наружными периклиральными стенками, ризоиды не обнаружены. Ближе к спинной стороне слоевища располагаются содержащие слизь каналы. Сравнив полученные признаки этого слоевища с признаками описанных из Мойон Калана трех ископаемых печеночников (*Riccia chitaley* Sheikh et Kapgate, *Preissia deccanensis* Adhao, *Hepaticites kashyapi* Sukundarwar), А. Хурзел и С. Наркхедэ пришли к выводу, что близкого родства между этими видами и *A. deccanii* нет, а, ознакомившись с признаками современных мохообразных по руководству Г. Смита (Smith, 1955, переиздание 1988 г.), они отметили близкое сходство обнаруженной ими находки с *Anthoceros*.

На прилагаемых к статье микрофотографиях (Khursel, Narkhede, 2017, p. 1199, Plate 1) и рисунках (l. c., p. 1200–1201, text-figs 1–16) шлифов

виден билатерально симметричный объект, разрезанный поперек (рис. 5А), а не вдоль, как сообщают авторы. Согласно масштабным отрезкам, приведенным к рисункам, размеры объекта примерно в два раза меньше, чем указано в описании. Непонятно, каким образом при отсутствии ризоидов и наличии у объекта более или менее единообразных клеток эпидермы, авторы установили, где спинная, а где брюшная стороны слоевища. Несмотря на некоторое сходство представленных в работе изображений со срезом слоевища, никаких признаков, позволяющих сближать этот объект именно с антоцеротовыми, на наш взгляд, нет. Учитывая значительную толщину кутикулы и наружных периклиальных стенок эпидермы, мы склоняемся к тому, что этот объект может представлять собой плохо сохранившийся лист сосудистого растения, и поэтому *A. deccanii* лучше отнести в группу *incertae sedis*.

Sporollites harisii Pundkar

В куске черта С. Пундкар (Pundkar, 2021) обнаружил четыре образца, которые он отнес к антоцеротовым из-за наличия у образцов таких характерных признаков, как длинной коробочки (рис. 5В, 3) с колонкой (рис. 5В, 4), не достигающей до ее верхушки, стопы (рис. 5В, 1) и меристематической зоны (рис. 5В, 2) между ними. Это позволило С. Пундкар описать эти остатки как новый род и вид антоцеротовых. Однако указанные в статье размеры частей “спорогония” не согласуются с приведенными рисунками и микрофотографиями. В описании спорогоний имеет длину 1.22 мм и ширину 1.65 мм, т. е. является более или менее изодиаметрическим, а на всех приведенных в работе иллюстрациях представлены структуры, длина которых превосходит ширину минимум в 3 раза. На приведенных микрофотографиях нам не удалось рассмотреть многие из тех деталей, которые С. Пундкар изобразил на рисунках. Так, например, на микрофотографиях 6 и 7 (Pundkar, 2021, p. 29) видны клетки в средней части образца, но они относительно короткие и широкие (рис. 5С, 5), что не характерно для клеток колонки антоцеротовых. Размер черных телец, которые С. Пундкар интерпретирует как споры, он не приводит, но, если судить об их размере относительно ширины полости коробочки (рис. 5С, 6), то станет очевидно, что они зна-

чительно мельче, чем споры современных антоцеротовых. Трехлучевой рубец в спорах и стопу на микрографиях нам рассмотреть не удалось (рис. 5D). Интерпретация данного объекта как спорогония антоцеротовых вызывает у нас большие сомнения.

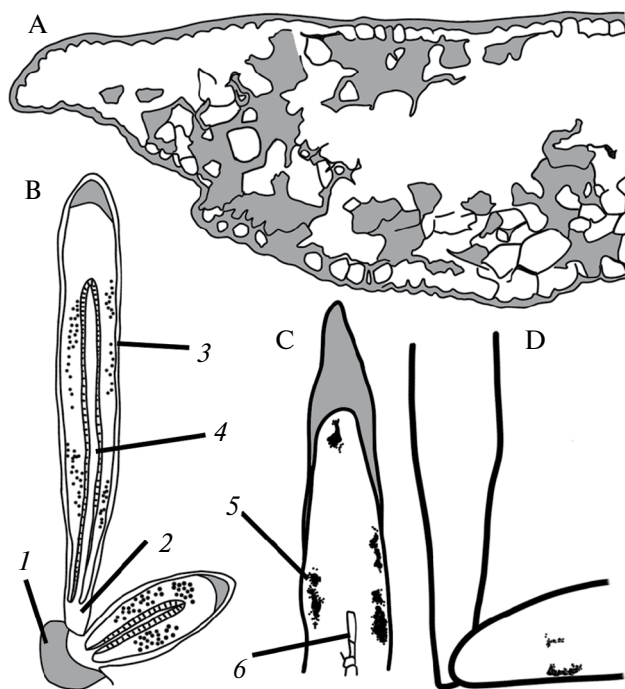


Рис. 5. Макроостатки из чертов, собранных близ населенного пункта Мойон Калан, Индия, верхний мел: *Anthoceroites deccanii* (A) и *Sporollites harisii* (B–D). A – наш рисунок по микрофотографии (Khursel, Narkhede, 2017, p. 1199, Plate-1, Fig. 5); B – схематичный рисунок С. Пундкара, с изменениями (Pundkar, 2021, p. 28, Text Fig. 1); C, D – наши рисунки по микрофотографиям (Pundkar, 2021, p. 29, Plate Fig 1 (D), Fig. 5–7 (C)); пояснения см. в тексте.

Из-за несоответствия размеров в описании и на изображениях в оригинальных статьях, масштабные отрезки здесь не приведены.

Fig. 5. Macrofossils from the cherts collected near the Mohgaon-Kalan locality, India, Upper Cretaceous: *Anthoceroites deccanii* (A) and *Sporollites harisii* (B–D). A – our drawing based on the micrograph (Khursel, Narkhede, 2017, p. 1199, Plate-1, Fig. 5); B – schematic drawing by S. Pundkar, with changes (Pundkar, 2021, p. 28, Text Fig. 1); C, D – our drawings based on the microphotographs (Pundkar, 2021, p. 29, Plate Fig 1 (D), Fig. 5–7 (C)); for explanations, see the text.

Because of the inconsistency of the sizes in descriptions and figures in the original articles, scale bars are not given.

*Notothylacites*⁴ *filiformis* Němejc et Pacltová: поздний мел, Чехия

Ф. Немейц и Б. Пацльтова (Němejc, Pacltová, 1974) описали обнаруженные на огнеупорной глине из сантонских (сенонских) слоев Южной Богемии (Чехия) отпечатки в качестве монотипного рода. Согласно описанию, на отпечатках видны вильчато (до трех–шести раз) ветвящиеся слоевища с узкими (0.4–0.8 мм) и длинными ветвями, обладающими срединным ребром (рис. 6A). Несмотря на внешнее сходство изображенных в работе Ф. Немейца и Б. Пацльтовой слоевищ *N. filiformis* с плавающими на поверхности воды слоевищами видов маршанциевых печеночников из рода *Riccia*, следов от перегородок воздухоносных камер у ископаемого обнаружено не было (Němejc, Pacltová, 1974). Только на некоторых отпечатках были найдены обугленные овальные спорангии, в 450–500 мкм длиной и в 430–450 мкм шириной, которые, согласно описанию, прикреплялись короткой ножкой в развилках слоевища (рис. 6A, стрелки). Ф. Немейц и Б. Пацльтова сравнивали эти спорангии со спорогониями *Notothylas*, и отмечали, что некоторые коробочки вскрывались продольной щелью, приводя этот признак под знаком “?”.

Подробное описание *N. filiformis* приведено также и в работе Ф. Немейца и З. Квачека (Němejc, Kvaček, 1975), которое они иллюстрируют микрофотографией другого образца (Němejc, Kvaček, 1975, Plate 1-1; рис. 6B). Этот объект не имеет ничего общего с голотипом и похож, на наш взгляд, на отпечаток скоплений нитчатых талломов какой-то водоросли (ср. рис. 6B и рис. 6F)⁵.

Строение спородермы типового образца было тщательно изучено авторами с помощью светового микроскопа (Němejc, Pacltová, 1974). Тетрады почти шаровидных трехлучевых спор диаметром около 50 мкм (рис. 6D) были выделены при

⁴ Т. Катагири (Katagiri, 2016), обращая внимание на сходство названий *Notothylacites* и *Notothylites*, полагал, что, согласно ст. 53.5 МКБН, Международным ботаническим конгрессом может быть рассмотрен вопрос о том, следует ли считать эти названия омонимами, и, если решение будет положительным, название *Notothylites* будет нелегитимным, и для *N. nirulai* потребуется новая комбинация. Номенклатурный комитет по ископаемым с этим не согласился (Herendeen, 2023).

⁵ Хотя *Cladophora sericea* — морская водоросль, в этом роде есть и пресноводные виды со сходной морфологией, а внешний вид таллома может значительно варьировать в зависимости от условий (А.А. Георгиев, устное сообщение). Водоросли с подобным обликом есть также и в других группах (Graham, Wilcox, 2000).

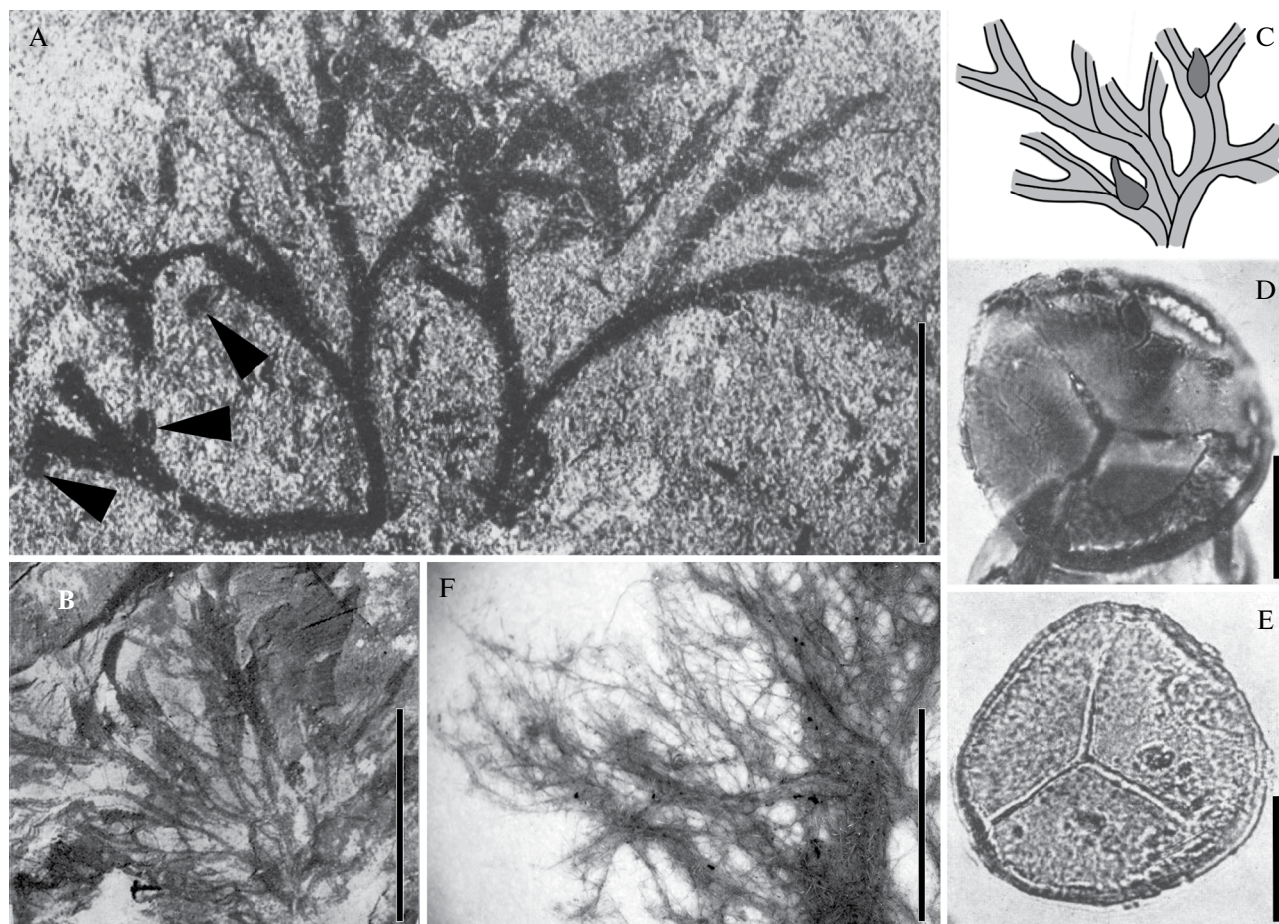


Рис. 6. *Notothylacites filiformis*, Чехия, поздний мел (А–Е) и *Cladophora sericea* (F). А – голотип (по: Němejc, Pacltová, 1974, Plate 1-1, с изменениями), Ф. Немец и Б. Пацльтова указали на фотографии только один спорангий (нижний левый); В – изотип (по: Němejc, Kvaček, 1975, Plate 1-1, с изменениями); С – рисунок из работы В.А. Красилова и Р. Шустера (по: Krassilov, Shuster, 1984, p. 1183, Fig. 2, с изменениями); D, E – споры на более ранней (D) и более поздней (E) стадиях мацерации (по: Němejc, Pacltová, 1974, Plate 4-13 (D) и Plate 4-15 (E), с изменениями); F – таллом гербарного образца; пояснения см. в тексте.

Масштабные отрезки: А – 5 мм, В, F – 2 мм; D, E – 20 мкм.

Fig. 6. *Notothylacites filiformis*, Czechia, Late Cretaceous (A–E), and *Cladophora sericea* (F). A – holotype (after: Němejc, Pacltová, 1974, Plate 1-1, with changes), F. Němejc and B. Pacltová indicated only one sporangium (lower left) in the photograph; B – isotype (after: Němejc, Kvaček, 1975, Plate 1-1, with changes); C – drawing from the paper of V.A. Krassilov and R. Shuster (after: Krassilov, Shuster, 1984, p. 1183, Fig. 2, with changes); D, E – spores at the earlier (D) and later (E) stages of maceration (after: Němejc, Pacltová, 1974, Plate 4-13 (D) and Plate 4-15 (E), with changes); F – thallus of herbarium specimen; for explanations, see the text.

Scale bars: A – 5 mm, B, F – 2 mm; D, E – 20 µm.

мацерации коробочек 5%-ным раствором КОН; стерильные клетки в полости спорангия, колонка и кутикула коробочки обнаружены не были. При дальнейшей мацерации перекисью водорода удалось установить, что спородерма представлена двуслойной периной и экзиной (ср. рис. 6D и 6E), а на проксимальной поверхности спор между лучами иногда видны три (реже больше) небольших углубления. Ф. Немец и Б. Пацльто-

ва отмечали, что споры похожи на споры *N. breutellii* (Gottsche) Gottsche, приведенные на микрофотографиях в работе М. Детманн (Dettmann, 1963), и несколько напоминают споры *Phaeoceros*, а строение спородермы этих спор соответствует описанию строения спородермы *N. breutellii* в работе Г. Эрлмана (Erdtman, 1965). Но Г. Эрлман пишет, что склерина у спор *N. breutellii* двуслойная, а не трехслойная, и состоит из экзины

и внешнего, похожего на перину слоя, который обычно отделяется, распадаясь на более или менее квадратные кусочки. Изучив споры четырех видов *Notothylas* из Индии, мы обнаружили, что у вида (*N. cf. orbicularis*) с темноокрашенными спорами (рис. 7А) над экзоспорием имеется двухслойный псевдопериспорий (рис. 7В). Внутренний, неразличимый в световой микроскоп слой псевдопериспория спор *N. cf. orbicularis* содержит кремнезем (см. рис. 7В), а толстый наружный слой при ацетоллизе растрескивается и отделяется от экзоспория (рис. 7С, D), и действительно напоминает внутренний слой перины ископаемых спор (ср. рис. 6D и 7С).

Ф. Немейц и З. Квачек считали, что признаки строения спор полностью исключают связь этого вида не только с плавающими на поверхности воды видами *Riccia*, но и с семейством Ricciaceae в целом. Ф. Немейц и Б. Пацльтова предположили, что описанное ими ископаемое растение может представлять aberrantную жизненную форму *Notothylas*, обитавшего в очень влажных условиях, а Ф. Немейц и З. Квачек пишут о том, что это мохообразное произрастало в широколиственном лесу на периодически заболачиваемой почве и, по-видимому, принадлежит вымершему роду, который сочетает признаки современных *Notothylas*, *Phaeoceros* и *Anthoceros*.

В.А. Красилов полагал, что название *Notothylacites* может вводить исследователей в заблуждение. Рассматривавший риччиевые и антоцеротовые как две ветви одной филогенетической линии, берущей свое начало от древних сферокарповых (Krassilov, 1983), он считал, что это ископаемое может быть отнесено к вымершей группе печеночников, связанной с proto-Ricciineae, а также со Sphaerocarpaceae, с которыми их сближает наличие короткой ножки и отсутствие в коробочке элатер (Krassilov, Schuster, 1984⁷). В статье В.А. Красилова и Р. Шустера даны описание и рисунок *N. filiformis* (Krassilov, Schuster, 1984: p. 1183, Fig. 2, рис. 6С), который, как указано в подписи, взят из работы Ф. Немейца и З. Квачека (Němejc, Kvaček, 1975).

⁶ Псевдопериспорий, в отличие от периспория, возникает в результате преобразования специальной оболочки тетрады спор, а не строится из поставляемого тапетумом материала (Filin, Platonova, 2024).

⁷ В описании этого вида Р. Шустер поместил, что сравнение с риччиевыми и сферокарповыми является мнением В.А. Красилова ("in the opinion of Krassilov", p. 1183).

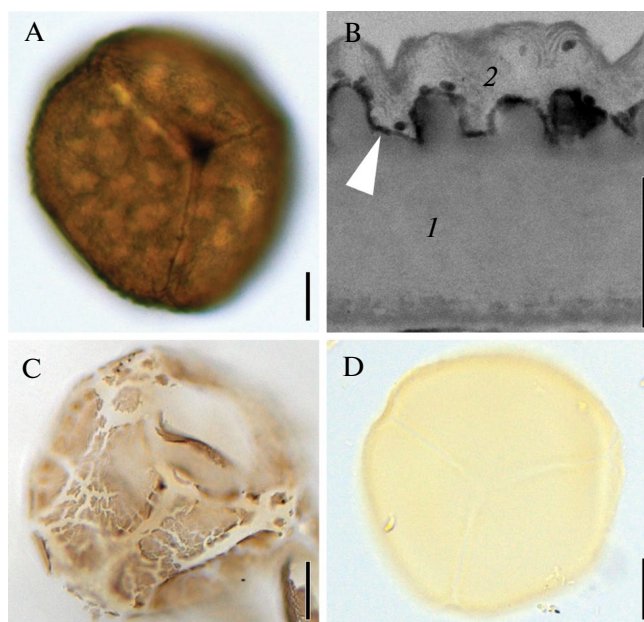


Рис. 7. Споры *Notothylas cf. orbicularis*. А — интактная спора; В — ультраструктура участка спородермы (ТЭМ); С — наружный слой псевдопериспория, слезший со споры после ацетоллиза; D — экзоспорий без псевдопериспория после ацетоллиза; 1 — экзоспорий, 2 — ламеллярный псевдопериспорий, стрелка — кремневый слой псевдопериспория.

Масштабные отрезки: А — 10 мкм, В — 1 мкм; С, D — 20 мкм.

Fig. 7. Spores of *Notothylas cf. orbicularis*. А — intact spore; В — ultrastructure of the sporoderm portion (TEM); С — outer layer of the pseudoperisporium peeled off the spore after acetolysis; D — exosporium without pseudoperisporium after acetolysis; 1 — exosporium; 2 — lamellate pseudoperisporium, arrow — siliceous layer of pseudoperisporium.

Scale bars: А — 10 μ m, В — 1 μ m; С, D — 20 μ m.

Такой же рисунок приведен в более ранней работе В.А. Красилова (Krassilov, 1983) и, очевидно, был нарисован В.А. Красиловым. Этот рисунок не похож ни на одну из фотографий *N. filiformis* (ср. рис. 6С с рис. 6А и В), а напоминает, скорее, фотографию стерильных слоевищ неопределенного печеночника из тех же отложений, что и *N. filiformis*, приведенную в работе Ф. Немейца и Б. Пацльтовой (Němejc, Pacltová, 1974: Plate 2). На рисунке к слоевищам В.А. Красиловым пририсованы некие колбачковидные структуры, также мало похожие на спорогонии типового образца (ср. рис. 6А и 6С), и которые, действительно, можно сравнить с обертками гаметангиев сферокарповых (Sphaerocarpaceae). От-

носящиеся к этому порядку растения являются эфемерами, гаметофиты которых сочетают в себе черты побега и таллома и значительно отличаются от типового ископаемого образца.

Хотя в строении спор *N. filiformis* и некоторых современных *Notothylas* есть определенное и значительное сходство, в морфологии этого ископаемого нет признаков, которые бы однозначно свидетельствовали в пользу его родства с антоцеротовыми, среди которых нет таксонов с вильчато ветвящимися талломами из узких длинных ветвей и округлыми спорангиями на ножках, расположенных поодиночке близ развилок. С другой стороны, в классе маршанциевых (*Marchantiopsida*) неоднократно возникали виды без элатер, без женских подставок и без дифференцировки таллома на ассимиляционную и гиалиновую ткань (Villarreal, Cargill, 2016). Однако несмотря на то, что среди маршанциевых есть виды с крупными трехлучевыми спорами, нам неизвестны такие печеночники, споры

которых были бы покрыты ацетализонеустойчивым периспориеподобным слоем. Очевидно, что без дополнительного изучения типового материала трудно сказать что-то определенное о родстве этого ископаемого.

***Dendroceros victoriensis* Drinnan et Chambers:
ранний мел, Австралия**

Обнаруженные на кусках алевролита аптского яруса угольного бассейна Гипслэнд на юго-востоке штата Виктория отпечатки вильчато ветвящихся стерильных слоевищ (рис. 8А) и слоевищ со спорогониями (рис. 8В) были описаны в качестве нового вида современного рода *Dendroceros* (Drinnan, Chambers, 1996). Согласно описанию, ветви слоевища шириной 2–3 мм, цельнокрайние, расходятся под углом в 10–90°. Самые короткие конечные веточки обладают выемчатой верхушкой. Для слоевища характерно наличие центрального многослойного реб-

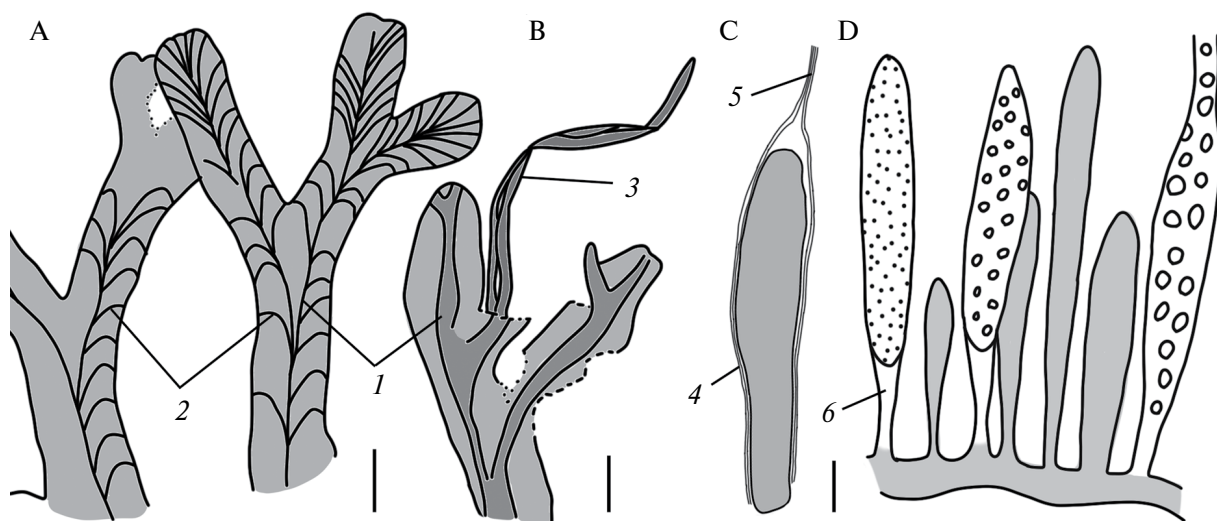


Рис. 8. *Dendroceros victoriensis*, Австралия, ранний мел (А, В) и *Characiosiphonites nipanica* (= *Sporangioceros nipanica*), Раджамахал Хиллс (Индия), юра (С, D); пояснения см. в тексте. А, В — по: Drinnan, Chambers, 1996, p. 12, Fig. 6А, В, с изменениями; С — по микрофотографиям: Sharma, Suthar, 1986, p. 272, Fig. А, С, также Sharma et al., 2002; p. 33, Plate 1–3, 4; D — по: Sharma et al., 2002, p. 35, Fig. 15, с изменениями.

Масштабные отрезки: А, В — 2 мм; С — 100 мкм; D — 500 мкм.

Fig. 8. *Dendroceros victoriensis*, Australia, Early Cretaceous (A, B) and *Characiosiphonites nipanica* (= *Sporangioceros nipanica*), Rajmahal Hills (India), Jurassic (C, D); for explanations, see the text. A, B — after: Drinnan, Chambers, 1996, p. 12, Fig. 6A, B, with changes; C — after micrographs: Sharma, Suthar, 1986, p. 272, Fig. A, C, also: Sharma et al., 2002; p. 33, Plate 1–3, 4; D — after: Sharma et al., 2002, p. 35, Fig. 15, with changes.

Scale bars: A, B — 2 mm; C — 100 μ m; D — 500 μ m.

ра (рис. 8А, В, 1) и тонких крыльев. А. Дриннэн и Т. Чэмберс пишут об отходящих от срединного ребра дуговидных боковых ребрышках, более тесно расположенных близ верхушек веточек последнего порядка (рис. 8А, 2). Они не исключают того, что ребрышки представляют собой отпечатки спинных пластиночек типа тех, что свойственны печеночнику *Petalophyllum*. Место прикрепления спорогониев к слоевищам на отпечатках видно неотчетливо, но авторы предполагают, что при основании спорогония имеется обертка. Узкие коробочки длиной около 14 мм вскрываются двумя продольными, спирально вдоль скрученными створками, соединенными на верхушке (рис. 8В, 3).

В качестве голотипа авторами было выбрано стерильное слоевище (рис. 8А), и только на фотографиях этого образца видно тонкое срединное ребро с отходящими от него боковыми ребрышками (Drinnan, Chambers, 1996, p. 13, Fig. 7А). У двух других приведенных на фотографиях образцов-паратипов (Drinnan, Chambers, 1996, p. 13, Fig. 7В, С) со спорогониями, такие ребрышки не видны, а срединное ребро выглядит значительно шире, чем у голотипа (ср. рис. 8А и 8В). Мы не исключаем того, что в качестве голотипа и паратипов были выбраны образцы разных растений. О строении клеточной сети крыльев слоевища и спорах авторы ничего не говорят (очевидно, фитолеймы на отпечатках отсутствуют). В целом же мы склонны согласиться с авторами в том, что в качестве паратипов ими были описаны остатки представителя антоцеротовых, но вряд ли целесообразно относить их к роду *Dendroceros*, пока не будут известны детали клеточного строения крыльев этого слоевища и морфология спор и элатер.

***Characiosiphonites nipanica* Sharma, Bohra, Suthar (= *Sporangioceros nipanica* Sharma, Bohra, Suthar): юра, Индия (Раджмахал Хилс, штат Бихар)**

Первоначально Б. Шарма с коллегами описали обнаруженные в черте мелкие тела как *Sporangioceros nipanica* (Sharma et al., 1984), которые они сближали, с одной стороны, со спорогониями тех видов *Notothylas*, в коробочке которых нет колонки, а с другой — со спорангиями неопределенных папоротникообразных. Позже, изучив дополнительный материал из того же местонахождения, они (Sharma, Suthar, 1986) опи-

сали эти удлинено-роговидные или цилиндрические тела (0.5–2.5 мм длиной и 0.2–0.5 мм шириной), как спорангиоподобные объекты, заполненные гексагональными клетками с темным содержимым в центре (рис. 8С). Эти объекты окружены “стенкой” (рис. 8С, 4), которая в некоторых случаях вытянута на одном конце в тонкую трубочку (рис. 8С, 5) около 200 мкм длиной с каналом, заполненным темным веществом. В ассоциации, но не в органической связи с этими объектами обнаружены вегетативные талломы и цилиндрические образования с энациями. Б. Шарма и О. Сутхар считали, что спорангии, обладающие похожим на архегоний покровом, сидят на слоевище, и эти ископаемые остатки нужно скорее сближать с примитивным печеночником *Haplomitrium*, а не с антоцеротовыми. При этом они не учли, что гаметофит *Haplomitrium* листостебельный. Не случайно в обзоре мохообразных Гондваны другие индийские палеоботаники связь ископаемого *Sporangioceros* с *Haplomitrium* характеризовали как “притянутую за уши” (англ. “extremely far fetched”) (Pant, Bhowmik, 1998, p. 37).

И, наконец, изучив еще больше образцов этого ископаемого на разных стадиях развития, Б. Шарма с коллегами (Sharma et al., 2002) пришли к выводу о том, что *S. nipanica* — это харовая водоросль, сходная с современной *Characiosiphon rivularis* М.О.Р. Iyengar, и, соответственно, дали этому ископаемому новое название — *Characiosiphonites nipanica* и привели реконструкцию его облика (рис. 8D).

Примечательно, что в статье 2002 г. Б. Шарма с соавторами привели те же микрофотографии типового образца, что и в статье 1986 г., но видимые на этих фотографиях структуры они интерпретируют совершенно иначе (буквально, перевернув с ног на голову). В работе 1986 г. авторы трактовали спорангиоподобные объекты как заключенный в архегоний спорогоний мохообразного, полагая, что стенка архегония образована одним—тремя слоями клеток (рис. 8С, 4), а его вытянутая и суженная часть — это шейка архегония (рис. 8С, 5). Клетки внутри спорангия они считали спорами с тонкой сетчато-бугорчатой экзиной. В работе 2002 г. авторы признали, что то, что они ранее принимали за стенку спорангия (см. рис. 8С, 4), представляет собой не клеточный слизистый чехол, окружающий вертикальный

таллом харовой водоросли. При этом суженную часть, которую они ранее интерпретировали как шейку архегония (рис. 8С, 5), они стали трактовать как слизистую ножку вертикального таллома (рис. 8D, 6), которая отсутствует у сидячих талломов. Клетки, заполняющие вертикальный таллом, авторы интерпретируют теперь как зооспоры или зоогаметы, отмечая при этом, что оболочка у них отсутствует, и полагают, что эти клетки покидали слизистый чехол через разрывы на закругленном конце объекта.

Остатки, сходные с коробочкой *Notothylas*: юра, Россия (Буреинский бассейн)

Найденный вместе со слоевищами печеночников и листьями мхов остаток В.А. Красилов (Krassilov, 1967) первоначально трактовал как спорофит печеночника, обладающий определенным сходством со спорофитом антоцеротовых (каких именно — автор не указывает). Согласно описанию это — маленькая коробочка, стенка которой состоит из шестиугольных клеток, не имеет устьиц, вскрывается двумя створками и содержит многочисленные коленчато согнутые элатеры без спиральных утолщений (рис. 9). Вероятно, после критических замечаний по поводу этой статьи, сделанных известным специалистом по печеночникам К.И. Ладыженской, В.А. Кра-

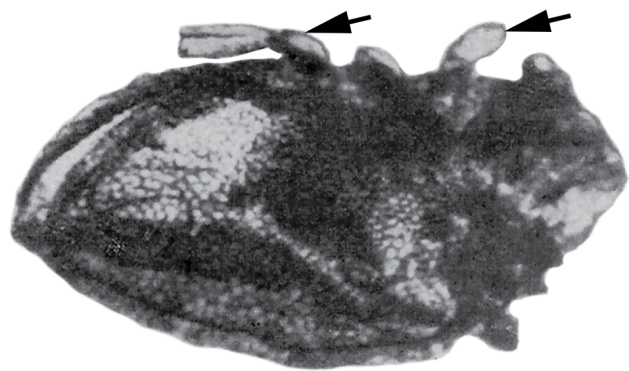


Рис. 9. Макроостаток из юрских отложений Буреинского бассейна. Стрелки указывают на структуры, которые В.А. Красилов интерпретирует как элатеры. По: Krassilov, 1967, Рис. 1.18.

Масштабный отрезок: 100 мкм.

Fig. 9. Macrofossil from Jurassic beds of Bureinsky basin. Arrows: the structures which V.A. Krassilov considered as elaters. After: Krassilov, 1967, Fig. 1.18.

Scale bar: 100 µm.

силов сообщил, что ископаемое, описанное ранее им как коробочка *Notothylas*, представляет собой “образование, вероятно, животного происхождения” (Krassilov, 1970, с. 131). Причину своей ошибки 1967 г. он видел в неполноте и фрагментарности материала, которым он тогда располагал. Но можно ли ссылаться на неполноту и фрагментарность материала, если в 1967 г. была найдена одна “коробочка”, да еще с “элатерами”.

ПАЛЕОЗОЙ

Некоторые макроостатки из палеозойских отложений сближали с антоцеротовыми. Так, Д.К. Зеров (Zerov, 1972) считал, что описанные Т.А. Ищенко (Ishchenko, 1968) из нижнедевонских отложений Приднестровья и отнесенные ею к псилофитам виды *Sciadophytopsis*, которые обладают розетковидными слоевищами с лентовидными лопастями, несущими округлые образования на коротких ножках, внешним видом напоминают гаметофиты *Anthoceros*. После того как в обсуждении этой находки принял участие специалист по печеночникам Р.Н. Шляков, Т.А. Ищенко согласилась с последним в том, что эти остатки принадлежат печеночникам (Ishchenko, Shlyakov, 1979). В.А. Красилов и Р. Шустер (Krassilov, Schuster, 1984) считали сходство и *Sciadophytopsis*, и описанного Т.А. Ищенко и Р.Н. Шляковым *Ricciolopsis* с мохообразными неубедительным, но А. Томеску с соавторами (Tomescu et al., 2018) рассматривают оба этих рода как представителей печеночников.

В.А. Красилов с соавторами (Krassilov et al., 1987), переизучив макроостатки из среднего девона Воронежской области, описанные Т.А. Ищенко и А.А. Ищенко (Ishchenko, Ishchenko, 1981) в качестве водоросли *Bitelaria dubjanskii* Т. Ищенко et А. Ищенко, пришли к выводу, что *Bitelaria* обладает сочетанием признаков, характерных для разных групп мохообразных. Они отмечали сходство между структурами, обнаруженными у *Bitelaria*, с гаметангиями и спорофитом антоцеротовых, а также сходство спор, обнаруженных в булавовидных органах, с дисперсными спорами *Archaezonotriletes perlotus* Naum. и *Chelinospora concinna* Allen и спорами антоцеротовых, особенно *Aspiromitus*⁸. Впоследствии, изучив обшир-

⁸ Это название сейчас сведено в синонимы к *Anthoceros*.

ный материал из нижнедевонских отложений п-ова Гаспе (Канада), где остатки этого растения образуют крупные (до 7×10 см) коврики, Н. Джонсон и П. Гензель (Johnson, Gensel, 1992) пришли к выводу, что *Bitelaria* — сосудистое растение. Те структуры, которые В.А. Красилов с соавторами называют булавовидными и сравнивают со спорогониями антоцеротовых, Н. Джонсон и П. Гензель рассматривают как остановившиеся в развитии верхушки боковых осей. Отсутствие спороносных структур и невозможность определить характер дифференцировки ксилемы, не позволили им установить более тесное родство этого рода с другими девонскими сосудистыми растениями, и поэтому они отнесли *Bitelaria* к группе *incertae sedis*.

Таким образом, макроостатки антоцеротовых в палеозойских отложениях пока не обнаружены. Тем не менее большинство авторов, работы которых мы обсуждали в начале статьи, исходя из морфологических или молекулярных данных считают, что антоцеротовые возникли в додевонский период.

Рассматривая мохообразные как парафилетическую группу, в которой антоцеротовые — сестринская к сосудистым растениям группа, Р. Лигрон с соавторами (Ligrone et al., 2012a, b) постулировали⁹, что эволюционный переход от антоцеротовых к полиспорангиатным растениям (рис. 10В) произошел благодаря тому, что обладающая неограниченной способностью к делениям базальная меристема антоцеротовых переместилась в апикальное положение и спорангии стали возникать позже в онтогенезе на верхушке оси. Заметим, что построения Р. Лигрона с соавторами фактически мало отличаются от гипотетической схемы эволюции полупаразитического спорофита типа антоцеротовых к свободноживущему спорофиту типа псилофитовых (Smith, 1955, рис. 10А).

Возобладавшая в последнее время “монофилетическая концепция” мохообразных как сестринского к сосудистым растениям таксона послужила новым толчком к появлению гипотез, согласно которым моноспорангиатный спорофит мохообразных возник в результате редукции

от более сложноустроенного разветвленного спорофита общего с сосудистыми растениями предка (см. Bowman, 2022). Эти идеи близки к широко распространенной в середине XX в. риниофитовой или псилофитовой гипотезе, сторонниками которой, среди упомянутых нами исследователей, были А.Л. Тахтаджян и И. Проскауэр. Мы считаем, что не только происхождение антоцеротовых от хорнеофитовых (Proskauer, 1960), но и предполагаемая редукционная эволюция спорофита мохообразных выглядит малоубедительной.

Мы полагаем, что вряд ли целесообразно обсуждать эволюцию спорофита высших растений, сравнивая между собой сформированные

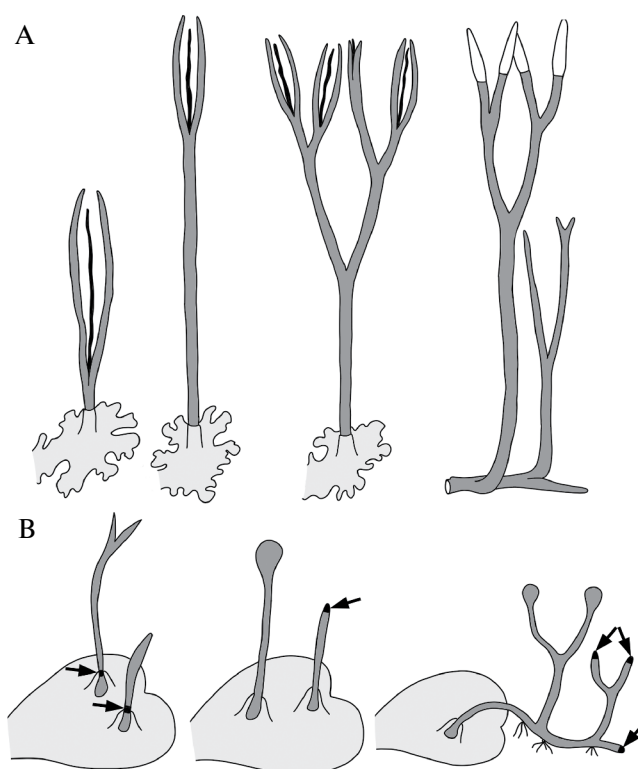


Рис. 10. Гипотетические этапы возникновения полиспорангиатного спорофита типа псилофитов от антоцеротоподобного предка (крайний слева); пояснения см. в тексте. А — по: Smith, 1955, p. 133, Fig. 82; В — по: Ligrone et al., 2012a, p. 863, Fig. 9, p. 861, Fig. 8, и Ligrone et al., 2012b, p. 938, Fig. 1, с изменениями. На рис. В стрелками указано положение меристемы.

Fig. 10. Hypothetical stages of a psilophyte-like polysporangiate sporophyte evolution from an anthocerot-like ancestor (far left); for explanations, see the text. A — after: Smith, 1955, p. 133, Fig. 82; B — after: Ligrone et al., 2012a, p. 863, Fig. 9, p. 861, Fig. 8, and Ligrone et al., 2012b, p. 938, Fig. 1, with changes. The meristem is indicated with arrows in Fig. B.

⁹ Понятие “постулат” обычно используют в качестве синонима понятия “аксиома”, означающее положение, принимаемое в рамках теории без доказательств.

спорофиты мохообразных и сосудистых растений. Поскольку принципиальные различия в строении зародыша мохообразных и сосудистых растений, включающие появление у зародыша сосудистых корней, ножки и подвеска, которые отсутствуют у мохообразных (см., например, Timonin, Filin, 2012; Niklas et al., 2016), мы считаем, что апикальная меристема возникла из тотипотентных клеток зародыша на ранних стадиях его развития независимо у спорофитов мхов и сосудистых растений. Мы полагаем, что базальную меристему антоцеротовых не следует рассматривать как недетерминированную меристему спорангиальной оси, как это делают Р. Лигрон с соавторами (Ligrone et al., 2012b). Спорофит антоцеротовых, на наш взгляд, представляет собой сильно специализированный вариант развития, и крайне маловероятно, что такой спорофит “уполз” с гаметофита и дал начало спорофиту полиспорангиатных растений, как это изображают Р. Лигрон с соавторами (Ligrone et al., 2012a).

Являясь сторонниками антитетической теории смены поколений, мы полагаем, что у первых зародышевых растений спорофит был представлен спорогонием, не способным к самостоятельному существованию, и в таком случае эти растения можно считать древнейшими мохообразными (Probrgyophyta). В ходе дальнейшей диверсификации от них произошли растения, которые мы сейчас называем печеночниками, мхами, антоцеротовыми и сосудистыми растениями. Как быстро шла эта диверсификация и, соответственно, появились растения, обладающие признаками “типичных” антоцеротовых, мы пока не знаем. Но находка в среднем силуре предсудистого растения *Cooksonia* (Edwards, Kenrick, 2015), позволяет предполагать, что мохообразные существовали на Земле еще раньше. Мы допускаем, что в ранних палеозойских отложениях споры древнейших антоцеротовых могли сохраниться с большей вероятностью, чем макроостатки.

И. Проскауэр считал антоцеротовые очень древней группой мохообразных, образ жизни которых позволил им находить себе место в каждой геологическую эпоху (Proskauer, 1964). Он полагал, что признаки, свойственные современным антоцеротовым, могли выработаться у них еще в начале палеозоя, претерпев очень небольшие изменения (Proskauer, 1969). В этом отноше-

нии антоцеротовые можно сравнить с обитающими в весенних лужах щитнями (*Triops*) – ракообразными, которые быстро проходят жизненный цикл. Триасовый щитень вполне сходен с современным, и потому “щитней можно с полным правом назвать живыми ископаемыми” (Birshiteyn, 1968, с. 389). В отличие от щитней размер и структура современных антоцеротовых таковы, что трудно предполагать, что макроостатки древнейших антоцеротовых сохранятся в ископаемом состоянии, а если и сохранятся, то, как отмечал И. Проскауэр (Proskauer, 1969), распознать такие остатки будет чрезвычайно трудно.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим сотрудников общефакультетской лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ за помощь в изучении ультраструктуры спородермы современных антоцеротовых; сотрудника кафедры микологии и альгологии МГУ А.А. Георгиева – за предоставленный гербарий *Cladophora sericea* и обсуждение; ст. н. с. Школы медицинских исследований Джона Кертена (Австралийский национальный университет) Т.А. Соболеву и сотрудника кафедры ботаники Университета Шиваджи (Колхатур, Индия) М.М. Лекхака – за помощь в поиске литературы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Archangelsky S., Villar de Seoane L. 1996. Estudios palinológicos de la Formación Baqueró (Cretácico), provincia de Santa Cruz, Argentina. VII. — *Ameghiniana*. 33(3): 307–314.
- Bechteler J., Peñaloza-Bojacá G., Bell D., Burleigh J.G., McDaniel S.F., Davis E.C., Sessa E.B., Bippus A., Cargill D.C., Chantanoarrapint S., Draper I., Endara L., Forrest L.L., Garilleti R., Graham S.W., Huttunen S., Lazo J.J., Lara F., Larraín J., Lewis L.R., Long D.G., Quandt D., Renzaglia K., Schäfer-Verwimp A., Lee G.E., Sierra A.M., von Konrat M., Zartman Ch.E., Pereira M.R., Goffinet B., Villarreal A.J.C. 2023. Comprehensive phylogenomic time tree of bryophytes reveals deep relationships and uncovers gene incongruences in the last 500 million years of diversification. — *Am. J. Bot.* 110(11): e16249. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16249>
- [Birshiteyn] Бирштейн Я.А. 1968. Подтип жабродышащие (Branchiata). Класс ракообразные (Crustacea). — В кн.: Жизнь животных. Т. 2. М. С. 377–529.
- Bowman J.L. 2022. The origin of a land flora. — *Nature Plants*. 8(12): 1352–1369.

- Chantanaorrapint S. 2015. Taxonomic studies on Thai Anthocerotophyta II. The genus *Notothylias* (Notothykladaceae). — Cryptog. Bryol. 36(3): 251–266.
- Chitaley S.D., Yawale N.R. 1978. On *Notothyllites nirulai* gen. et sp. nov. A petrified sporogonium from the Deccan — Intertrappean beds of Mohgaonkalan, M.P. (India). — Botanique. 9(1–4): 111–118.
- Clarke J.T., Warnock R.C.M., Donoghue Ph.C.J. 2011. Establishing a time-scale for plant evolution. — New Phytol. 192: 266–301.
- Crandall-Stotler B. 1980. Morphogenetic designs and a theory of bryophyte origins and divergens. — BioScience. 30: 580–585.
- Crandall-Stotler B. 1984. Musci, hepatics and anthocerotes — an essay on analogues. — In: New manual of bryology. Nichinan. Vol. 2. P. 1094–1129.
- Crandall-Stotler B.J., Stotler R.E., Doyle W.T., Forrest L.L. 2008. Chapter nineteen: *Phaeoceros proskaueri* sp. nov., a new species of the *Phaeoceros hallii* (Austin) Prosk. — *Phaeoceros pearsonii* (M. Howe) Prosk. complex and the systematic affinities of *Paraphymatoceros* Hässel. — Fieldiana Botany. 47(1): 213–238.
- Dettmann M.E. 1963. Upper Mesozoic microfloras from South-Eastern Australia. — Proc. Roy. Soc. Victoria, new series. 77(1): 1–148.
- Drinnan A.N., Chambers T.C. 1996. Plants and invertebrates from the Lower Cretaceous Koonwarra Fossil Bed, South Gippsland, Victoria. — In: Flora of the Lower Cretaceous Koonwarra Fossil Bed (Korumburra group), South Gippsland, Victoria. Memoir 3 of the Association of Australian Palaeontologists. Sydney. P. 1–77.
- Duckett J.G., Richards P.W. 1972. Johannes Proskauer. 1923–1970. — J. Bryol. 7: 107–110.
- Duff R.J., Villarreal J.C., Cargill D.C., Renzaglia K.S. 2007. Progress and challenges toward developing a phylogeny and classification of the hornworts. — Bryologist. 110(2): 214–243.
- Edwards D., Kenrick P. 2015. The early evolution of land plants, from fossils to genomics: a commentary on Lang (1937) 'On the plant-remains from the Downtonian of England and Wales'. — Philos. Trans., Ser. B. 370(1666): 20140343. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0343>
- Erdtman G. 1965. Pollen and spore morphology/ plant taxonomy. Gymnospermae, Bryophyta. (Text). Stockholm. 191 p.
- Filin V.R., Platonova A.G. 2018. Siliceous sporoderm of hornworts: an apomorphy or a plesiomorphy? — Wulfenia. 25: 131–156.
- Filin V.R., Platonova A.G. 2024. Is there a tapetum in the hornwort capsule? Evidence from the sporogenesis of *Phaeoceros*. Bot. J. Linn. Soc.: boae052.
- Frahm J.-P. 2005. The first record of a fossil hornwort (Anthocerotophyta) from Dominican amber. — Bryologist. 108(1): 139–141.
- Fulford M., McBride G.E., Embree C. 1972. Johannes Max Proskauer (1923–1970). — Bryologist. 75(2): 168–173.
- Graham A. 1987. Miocene communities and paleoenvironments of Southern Costa Rica. — Amer. J. Bot. 74(10): 1501–1518.
- Graham L.E., Wilcox L.W. 2000. Algae. New York. 640 + 59 p.
- Grolle R. 1983. *Leucolejeunea antiqua* n. sp., das erste Lebermoos aus Dominikanischem Bernstein. — Stuttgart. Beitr. Naturk. 13(96): 1–9.
- Gupta K.M. 1956. Fossil plants from the Deccan intertrappean series. I. A bryophytic type of sporogonium. — Sci. & Cult. 2(9): 540–541.
- Harris B.J., Clark J.W., Schrempf D., Szöllösi G.J., Donoghue P.C., Hetherington A.M., Williams T.A. 2022. Divergent evolutionary trajectories of bryophytes and tracheophytes from a complex common ancestor of land plants. — Nat. Ecol. Evol. 6(11): 1634–1643.
- Hässel de Menéndez G.G. 1986. *Leiosporoceros* Hässel n. gen. and Leiosporocerotaceae Hässel n. fam. of Anthocerotopsida. — J. Bryol. 14(2): 255–259.
- Hässel de Menéndez G.G. 1989. The North, South and Central American species of *Phaeoceros* (Anthocerotophyta); their spore ornamentation and taxonomy. — Candollea. 44: 715–739 (In Spanish).
- Hässel de Menéndez G.G. 1990. The North, South and Central American species of *Anthoceros* and *Folioceros* (Anthocerotophyta); their spore ornamentation and taxonomy. Candollea. 45: 201–220 (In Spanish).
- Hässel de Menéndez G.G. 2006. *Paraphymatoceros* Hässel, gen. nov. (Anthocerotophyta). — Phytologia. 88(2): 208–211.
- Herendeen P.S. 2023. Report of the Nomenclature Committee for Fossils: 16. — Taxon. 72(1): 205–207.
- [Ishchenko] Ищенко Т.А. 1968. Флора верхов нижнего — низов среднего девона Подольского Приднестровья. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия нижнего палеозоя Вольно-Подольи. Киев. С. 80–113.
- [Ishchenko, Ishchenko] Ищенко Т.А., Ищенко А.А. 1981. Среднедевонская флора Воронежской антеклизы. Киев. 110 с.
- [Ishchenko, Shlyakov] Ищенко Т.А., Шляков Р.Н. 1979. Маршанциевые печеночники из среднего девона Подольи. — Палеонтол. журн. (3): 114–125.
- Iturralde-Vinent M.A., MacPhee R.D.E. 1996. Age and paleogeographical origin of Dominican amber. — Science. 273(5283): 1850–1852.
- Johnson N.G., Gensel P.G. 1992. A reinterpretation of the Early Devonian land plant, *Bitelaria* Istchenko and Istchenko, 1979, based on new material from New Brunswick, Canada. — Rev. Palaeobot. Palynol. 74(1–2): 109–138.
- Katagiri T. 2016. (46) Request for a binding decision on whether *Notothyllacites* Němejc & Pacltová (Anthocerotae or Hepaticae) and *Notothyllites* Chitaley & Yawale (Anthocerotae:

- Notothyladaceae) are sufficiently alike to be confused. — *Taxon*. 65(5): 1184.
- Kenrick P., Crane P.R. 1997. The origin and early diversification of land plants. A cladistic study. Washington and London. 441 p.
- Khursel A.S., Narkhede S.D. 2017. Report of a new petrified bryophytic thallus from the Deccan Intertrappean beds of Mohgaonkalan, MP, India. — *Int. J. Res. Biosci. Agric. Technol.* 5(2): 1197–1200.
- [Kozo-Polyanskiy] Козо-Полянский Б.М. 1965. Курс систематики высших растений. Воронеж. 407 с.
- [Krassilov] Красилов В.А. 1967. Комплексная мацерация — перспективный метод палеоботанических исследований. — *Докл. АН СССР*. 174(5): 1191–1194.
- [Krassilov] Красилов В.А. 1970. Лиственные печеночки из юры Буреинского бассейна. — *Палеонтол. журн.* 3: 131–142.
- [Krassilov] Красилов В.А. 1983. Происхождение и эволюция мохообразных. — В кн.: *Палеоботаника и флористратегия Востока СССР*. Владивосток. С. 5–16.
- Krassilov V.A., Schuster R.M. 1984. Paleozoic and Mesozoic fossils. — In: *New manual of bryology*. Vol. 2. Nichinan. P. 1172–1193.
- [Krassilov et al.] Красилов В.А., Ищенко А.А., Раскатова М.Г. 1987. Бителариевые и проблема происхождения мохообразных. — В кн.: *Комаровские чтения*. Вып. 34. Владивосток. С. 3–7 + табл. I–VIII.
- Leebens-Mack J.H., Barker M.S., Carpenter E.J. et al. 2019. One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants. — *Nature*. 574(7780): 679–685.
- Ligrone R., Duckett J.G., Renzaglia K.S. 2012a. Major transitions in the evolution of early land plants: a bryological perspective. — *Ann. Bot.* 109(5): 851–871.
- Ligrone R., Duckett J.G., Renzaglia K.S. 2012b. The origin of the sporophyte shoot in land plants: a bryological perspective. — *Ann. Bot.* 110(5): 935–941.
- Long D.G. 2015. Rudolf M. Schuster (1921–2012). — *J. Bryol.* 37: 151–155.
- Morris J.L., Puttick M.N., Clark J.W., Edwards D., Kenrick P., Pressel S., Wellman Ch.H., Yang Z., Schneider H., Donoghue P. C. 2018. The timescale of early land plant evolution. — *PNAS*. 115(10): E2274–E2283. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719588115>
- Nambudiri E.M.V., Chitaley S., Yawale N.R. 2004. *Krem-pogonium mohgaensis* gen. et sp. nov., a permineralized bryophyte from the Deccan Intertrappean beds (Upper Cretaceous) India. — In: *Vistas in Palaeobotany and Plant Morphology: Evolutionary and Environmental Perspectives*. Lucknow. P. 171–178.
- Narkhede S.D., Bhowal M. 2009. *Pelliaites deccanii* gen. et. sp. nov., a bryophytic sporogonium from the intertrappean beds of Mohgaonkalan, MP, India. — *BIOINFORM. LET.* 6(1): 9–13.
- [Naumova] Наумова С.Н. 1949. Споры нижнего кембрия. *Изв. АН СССР, сер. геол.* (4): 49–56.
- [Naumova] Наумова С.Н. 1953. Споры нижнего силура. — В кн.: *Труды конференции по спорово-пыльцевому анализу*, 1948. М. С. 165–190.
- Němejc F., Kvaček Z. 1975. Senonian plant macrofossils from the region of Zliv and Hluboká (near České Budějovice) in South Bohemia. Praha. 183 p. + 24 Pl.
- Němejc F., Pacltová B. 1974. Hepaticae in the Senonian of South Bohemia. — *Palaeobotanist*. 21: 23–26.
- Niklas K.J., Cobb E.D., Kutschera U. 2016. Haeckel's biogenetic law and land plant phylotypic stage. — *BioScience*. 66(6): 510–519.
- Pant D.D., Bhowmik (néé Basu) N. 1998. Fossil bryophytes — with special reference to Gondwanaland forms. — In: *Topics in bryology*. New Delhi et al. P. 1–52.
- Patil Sh.P. 2023. Report of a bryophytic capsule from the Deccan Intertrappean series of Madhya Pradesh, India. — *Universal Research Reports*. 10(03): 145–149.
- [Potemkin] Потемкин А.Д. 2007. Marchantiophyta, Bryophyta, Anthocerotophyta — особые пути гаметофитного направления эволюции высших растений. — *Бот. журн.* 92(11): 1625–1652.
- Proskauer J. 1960. Studies on Anthocerotales VI. — *Phytomorphology*. 10(1): 1–19.
- Proskauer J. 1964. *Riccia tuberosa* Taylor = *Anogramma leptophylla* (L.) Link, or on the importance of being bryophytic. — *J. Indian Bot. Soc.* 42A: 185–188.
- Proskauer J. 1969. Studies on Anthocerotales. VIII. *Phytomorphology*. 19(1): 52–66.
- Pundkar S.V. 2021. A new sporophyte from the Deccan intertrappean beds of Central India. — *Int. J. Adv. Res. Innov.* 8(4): 25–30.
- Puttick M.N., Morris J.L., Williams T.A., Cox C.J., Edwards D., Kenrick P., Pressel S., Wellman Ch.H., Schneider H., Pisani D., Donoghue Ph.C.J. 2018. The interrelationships of land plants and the nature of the ancestral embryophyte. — *Curr. Biol.* 28: 733–745.
- Ruggiero M.A., Gordon D.P., Orrell T.M., Bailly N., Bourgoin T., Brusca R.C., Cavalier-Smith Th., Guiry M.D., Kirk P.M. 2015. A higher level classification of all living organisms. — *PloS one*. 10(4): e0119248. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119248>
- Samant B., Mohabey D.M. 2009. Palynoflora from Deccan volcano-sedimentary sequence (Cretaceous-Palaeogene transition) of central India: implications for spatio-temporal correlation. — *J. Biosci.* 34: 811–823.
- [Savich-Lyubitskaya, Abramov] Савич-Любицкая Л.И., Абрамов И.И. 1958. Геологическая летопись мохообразных. — *Бот. журн.* 43(10): 1409–1417.
- Schmidt A.R., Hentschel J., Heinrichs J. 2010. The fossil hornwort described from Dominican amber is an angiosperm flower. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 160(3–4): 209–211.
- Schuster R.M. 1981. Paleoeecology, origin, distribution through time, and evolution of hepaticae and anthocero-

- tae. — In: Paleobotany, paleoecology and evolution. New York. P. 149–191.
- Schuster R.M. 1984. Evolution, phylogeny and classification of the Hepaticae. — In: New manual of bryology. Vol. 2. Nichinan. P. 892–1070.
- Schuster R.M. 1992. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the Hundredth Meridian. Vol. 6. Chicago. 937 p.
- Sharma B.D., Suthar O.P. 1986. *Sporangioceros nipanica* Sharma et al., a petrified primitive bryophyte from the Jurassic of Rajmahal Hills, India. — J. Hattori Bot. Lab. 60: 271–274.
- Sharma B.D., Bohra D.R., Suthar O.P. 1984. Two isolated petrified sporangia from the Rajmahal Hills, India. — Indian Journal of Earth Sciences. 11(1): 87–91 (цит. по: Sharma, Suthar, 1986).
- Sharma B.D., Bohra D.R., Suthar O.P. 2002. Reinterpretation of an extinct taxon *Sporangioceros nipanica* Sharma et al. from the Rajmahal Hills, India. — Palaeobotanist. 51: 31–36.
- [Shlyakov] Шляков Р.Н. 1975. Печеночные мхи. Морфология, филогения, классификация. Л. 148 с.
- Singhai L.C. 1964. On a fossil bryophytic sporogonium from the Deccan Intertrappean beds. — Curr. Sci. 33(4): 117–119.
- Singhai L.C. 1973. *Shuklanites deccanii* Singhai, an anthocerotaceous sporogonium from the Deccan Intertrappean beds of Mohgaonkalan. — Palaeobotanist. 22(2): 171–175.
- Sluiman H.J. 1983. The flagellar apparatus of the zoospore of the filamentous green alga *Coleochaete pulvinata*: absolute configuration and phylogenetic significance. — Protoplasma. 115: 160–175.
- Smith G.M. 1955. Cryptogamic botany. Vol. II. Bryophytes and Pteridophytes. — 2nd ed. New York et al. 399 p.
- [Stratigraficheskiy...] Стратиграфический справочник. Индия, Пакистан, Непал, Бутан, Бирма, Цейлон. 1960. М. 493 с.
- Su D., Yang L., Shi X., Ma X., Zhou X., Hedges S.B., Zhong B. 2021. Large-scale phylogenomic analyses reveal the monophyly of bryophytes and neoproterozoic origin of land plants. — Molec. Biol. Evol. 38(8): 3332–3344.
- [Takhtadzhyan] Тахтаджян А.Л. 1978. Происхождение моховидных. — В кн.: Жизнь растений Т. 4. М. С. 54–55.
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. 2009. Paleobotany. 2nd ed. Amsterdam et al. 1230 p.
- [Timonin, Filin] ТИМОНИН А.К., ФИЛИН В.П. 2012. Ботаника: в 4 т. Т. 4, кн. 1. М. 313 с.
- Tomescu A.M., Bomfleur B., Bippus A.C., Savoretti A. 2018. Why are bryophytes so rare in the fossil record? A spotlight on taphonomy and fossil preservation. — In: Transformative paleobotany. P. 375–416. DOI: 10.1016/b978-0-12-813012-4.00016-4.
- Villarreal J.C., Cargill D.C. 2016. Anthocerotophyta. — In: L. Söderström et al. World checklist of hornworts and liverworts. — PhytoKeys. 59: 27–41.
- Villarreal J.C., Renner S.S. 2012. Hornwort pyrenoids, carbon-concentrating structures, evolved and were lost at least five times during the last 100 million years. — Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 109(46): 18873–18878.
- [Vul'f, Maleyeva] Вульф Е.В., Малеева О.Ф. 1969. Мировые ресурсы полезных растений. Л. 566 с.
- [Zerov] Зеров Д.К. 1972. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев. 315 с.

HAVE MACROFOSSILS OF HORNWORTS BEEN DETECTED IN GEOLOGICAL RECORD?

V. R. Filin¹, A. G. Platonova^{1,*}

¹Department of Higher Plants, Faculty of Biology, Moscow State University
Leninskie Gory, 1 (12), Moscow, 119234, Russia

*e-mail: platon-anna@yandex.ru

Based on literature, the opinions on the evolution and time of the origin of hornworts are briefly summarized, and the structure of macrofossils that were referred to as hornworts is described in detail. There are no reliable macrofossils of hornworts from the Cenozoic. The majority of the seven macrofossils classified as hornworts from the Cretaceous deposits of India, in our opinion, are not true hornworts. *Shuklanites deccanii* most likely represents a remain of a liverwort, and the two species of *Krempogonium* are the “male flower” of a moss. Nothing definite can be said about the taxonomic affiliation of the three other remains basing on the descriptions and images in the original articles. Only *Notothylites nirulai* is most likely the remain of a hornwort, but its relationship to *Notothylas* is insufficiently grounded. The type specimen of *Notothylacites filiformis* from the Cretaceous deposits of the Czech Republic is the remains of a plant whose spores are similar to hornworts, but the general morphology of the specimen does not

allow it to be attributed to hornworts; another impression, attributed to the same species, resembles an alga rather than a bryophyte. Treatment of *Dendroceros victoriensis* from the Early Cretaceous deposits of Australia as a member of the modern genus is unfounded, although the impressions of its paratypes (which are the thalli with sporogonia) resemble hornworts. Macrofossils of hornworts are unknown from the Jurassic, Triassic, and Paleozoic.

Keywords: *Notothylas*, *Shuklanites*, *Notothylites*, *Krempogonium*, *Anthoceroites*, *Sporollites*, *Notothylacites*, *Dendroceros*, *Characiosiphonites*, *Sciadophytopsis*, *Bitelaria*

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the staff of the Electron microscopy laboratory of the Faculty of Biology of Moscow State University for their help in studying the ultrastructure of the sporoderm of modern hornworts; an employee of the Mycology and Algology Department of Moscow State University, A.A. Georgiev, for providing a herbarium of *Cladophora sericea* and discussion; a senior researcher of the John Curtin School of Medical Research (Australian National University), T.A. Soboleva and an employee of the Department of Botany of Shivaji University (Kolhapur, India), M.M. Lekhak, for their help in finding the literature.

REFERENCES

- Archangelsky S., Villar de Seoane L. 1996. Estudios palinológicos de la Formación Baqueró (Cretácico), provincia de Santa Cruz, Argentina. VII. — *Ameghiniana*. 33(3): 307–314.
- Bechteler J., Peñaloza-Bojacá G., Bell D., Burleigh J.G., McDaniel S.F., Davis E.C., Sessa E.B., Bippus A., Cargill D.C., Chantanoarrapint S., Draper I., Endara L., Forrest L.L., Garilleti R., Graham S.W., Huttunen S., Lazo J.J., Lara F., Larraín J., Lewis L.R., Long D.G., Quandt D., Renzaglia K., Schäfer-Verwimp A., Lee G.E., Sierra A.M., von Konrat M., Zartman Ch.E., Pereira M.R., Goffinet B., Villarreal A.J.C. 2023. Comprehensive phylogenomic time tree of bryophytes reveals deep relationships and uncovers gene incongruences in the last 500 million years of diversification. — *Am. J. Bot.* 110(11): e16249.
<https://doi.org/10.1002/ajb2.16249>
- Birshteyn Ya.A. 1968. Podtip zhabrodysashchie (Branchiata). Klass rakoobraznye (Crustacea) [Subphylum Branchiata. Classis Crustacea]. — In: *Zhizn' zhivotnykh*. Vol. 2. Moscow. P. 377–529 (In Russ.).
- Bowman J.L. 2022. The origin of a land flora. — *Nature Plants*. 8(12): 1352–1369.
- Chantanoarrapint S. 2015. Taxonomic studies on Thai Anthocerotophyta II. The genus *Notothylas* (Notothyladaeae). — *Cryptog. Bryol.* 36(3): 251–266.
- Chitale S.D., Yawale N.R. 1978. On *Notothylites nirulai* gen. et sp. nov. A petrified sporogonium from the Deccan — Intertrappean beds of Mohgaonkalan, M.P. (India). — *Botanique*. 9(1–4): 111–118.
- Clarke J.T., Warnock R.C.M., Donoghue Ph.C.J. 2011. Establishing a time-scale for plant evolution. — *New Phytol.* 192: 266–301.
- Crandall-Stotler B. 1980. Morphogenetic designs and a theory of bryophyte origins and divergens. — *BioScience*. 30: 580–585.
- Crandall-Stotler B. 1984. Musci, hepatics and anthoceroles — an essay on analogues. — In: *New manual of bryology*. Nichinan. Vol. 2. P. 1094–1129.
- Crandall-Stotler B.J., Stotler R.E., Doyle W.T., Forrest L.L. 2008. Chapter nineteen: *Phaeoceros proskaueri* sp. nov., a new species of the *Phaeoceros hallii* (Austin) Prosk. — *Phaeoceros pearsonii* (M. Howe) Prosk. complex and the systematic affinities of *Paraphymatoceros* Hässel. — *Fieldiana Botany*. 47(1): 213–238.
- Dettmann M.E. 1963. Upper Mesozoic microfloras from South-Eastern Australia. — *Proc. Roy. Soc. Victoria*, new series. 77(1): 1–148.
- Drinnan A.N., Chambers T.C. 1996. Plants and invertebrates from the Lower Cretaceous Koonwarra Fossil Bed, South Gippsland, Victoria. — In: *Flora of the Lower Cretaceous Koonwarra Fossil Bed (Korumburra group)*, South Gippsland, Victoria. Memoir 3 of the Association of Australian Palaeontologists. Sydney. P. 1–77.
- Duckett J.G., Richards P.W. 1972. Johannes Proskauer. 1923–1970. — *J. Bryol.* 7: 107–110.
- Duff R.J., Villarreal J.C., Cargill D.C., Renzaglia K.S. 2007. Progress and challenges toward developing a phylogeny and classification of the hornworts. — *Bryologist*. 110(2): 214–243.
- Edwards D., Kenrick P. 2015. The early evolution of land plants, from fossils to genomics: a commentary on Lang (1937) 'On the plant-remains from the Downtonian of England and Wales'. — *Philos. Trans., Ser. B*. 370(1666): 20140343.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0343>
- Erdtman G. 1965. Pollen and spore morphology/ plant taxonomy. Gymnospermae, Bryophyta (Text). Stockholm. 191 p.
- Filin V.R., Platonova A.G. 2018. Siliceous sporoderm of hornworts: an apomorphy or a plesiomorphy? — *Wulfenia*. 25: 131–156.
- Filin V.R., Platonova A.G. 2024. Is there a tapetum in the hornwort capsule? Evidence from the sporogenesis of *Phaeoceros*. *Bot. J. Linn. Soc.*: boae052.

- Frahm J.-P. 2005. The first record of a fossil hornwort (Anthocerotophyta) from Dominican amber. — *Bryologist*. 108(1): 139–141.
- Fulford M., McBride G.E., Embree C. 1972. Johannes Max Proskauer (1923–1970). — *Bryologist*. 75 (2): 168–173.
- Graham A. 1987. Miocene communities and paleoenvironments of Southern Costa Rica. — *Amer. J. Bot.* 74(10): 1501–1518.
- Graham L.E., Wilcox L.W. 2000. *Algae*. New York. 640 + 59 p.
- Grolle R. 1983. *Leucolejeunea antiqua* n. sp., das erste Lebermoos aus Dominikanischem Bernstein. — *Stuttgart. Beitr. Naturk.* 13(96): 1–9.
- Gupta K.M. 1956. Fossil plants from the Deccan intertrappean series. I. A bryophytic type of sporogonium. — *Sci. & Cult.* 2(9): 540–541.
- Harris B.J., Clark J.W., Schrempf D., Szöllösi G.J., Donoghue P.C., Hetherington A.M., Williams T.A. 2022. Divergent evolutionary trajectories of bryophytes and tracheophytes from a complex common ancestor of land plants. — *Nat. Ecol. Evol.* 6(11): 1634–1643.
- Hässel de Menéndez G.G. 1986. *Leiosporoceros* Hässel n. gen. and *Leiosporocerotaceae* Hässel n. fam. of Anthocerotopsida. — *J. bryol.* 14(2): 255–259.
- Hässel de Menéndez G.G. 1989. The North, South and Central American species of *Phaeoceros* (Anthocerotophyta); their spore ornamentation and taxonomy. — *Candollea*. 44: 715–739 (In Spanish).
- Hässel de Menéndez G.G. 1990. The North, South and Central American species of *Anthoceros* and *Folioceros* (Anthocerotophyta); their spore ornamentation and taxonomy. *Candollea*. 45: 201–220 (In Spanish).
- Hässel de Menéndez G.G. 2006. *Paraphymatoceros* Hässel, gen. nov. (Anthocerotophyta). — *Phytologia*, 88(2): 208–211.
- Herendeen P.S. 2023. Report of the Nomenclature Committee for Fossils: 16. — *Taxon*. 72(1): 205–207.
- Ishchenko T.A. 1968. Flora verhov nizhnego – nizov srednego devona Podol'skogo Pridnestrov'ya [Flora of the upper Lower – lower Middle Devonian of Podolsk Transdnistria]. — In: *Paleontologia i stratigrafia nizhnego paleozoya Volyno-Podolii*. Kiev. P. 80–113 (In Russ.).
- Ishchenko T.A., Ishchenko A.A. 1981. Srednedevonskaya flora Voronezhskoy anteklizy [Middle Devonian flora of the Voronezh antecline]. Kiev. 110 p. (In Russ.).
- Ishchenko T.A., Shlyakov R.N. 1979. Marshantsievye pechenochniki iz srednego devona Podolii [Marchantoid hepatics from Middle Devonian of Podolia]. — *Paleontol. Zhurn.* (3): 114–125 (In Russ.).
- Iturralde-Vinent M.A., MacPhee R.D.E. 1996. Age and paleogeographical origin of Dominican amber. — *Science*. 273(5283): 1850–1852.
- Johnson N.G., Gensel P.G. 1992. A reinterpretation of the Early Devonian land plant, *Bitelaria* Istchenko and Istchenko, 1979, based on new material from New Brunswick, Canada. — *Rev. Palaeobot. Palynol.* 74 (1-2): 109–138.
- Katagiri T. 2016. (46) Request for a binding decision on whether *Notothylacites* Němejc & Pacltová (Anthocerotae or Hepaticae) and *Notothylites* Chitaley & Yawale (Anthocerotae: Notothyladaceae) are sufficiently alike to be confused. — *Taxon*. 65(5): 1184.
- Kenrick P., Crane P.R. 1997. The origin and early diversification of land plants. A cladistic study. Washington and London. 441 p.
- Khursel A.S., Narkhede S.D. 2017. Report of a new petrified bryophytic thallus from the Deccan Intertrappean beds of Mohgaonkalan, MP, India. — *Int. J. Res. Biosci. Agric. Technol.* 5(2): 1197–1200.
- Kozo-Polyanskiy B.M. 1965. Kurs sistematiki vysshykh rasteniy [The course of systematics of higher plants]. Voronezh. 407 p. (In Russ.).
- Krassilov V.A. 1967. Kompleksnaya matseratsiya – perspektivnyy metod paleobotanicheskikh issledovaniy [Complex maceration is a perspective method of palaeobotanical research]. — *Dokl. AN SSSR*. 174(5): 1191–1194 (In Russ.).
- Krassilov V.A. 1970. Listvennye pechenochniki iz yury Bureinskogo basseina [Leafy hepatics from Jurassic of the Bureinsky basin]. — *Paleontol. Zhurn.* 3: 131–142 (In Russ.).
- Krassilov V.A. 1983. Proiskhozhdenie i evolutsiya mokhoobraznykh [Origin and evolution of bryophytes]. — In: *Paleobotanika i fitostratigriya Vostoka SSSR*. Vladivostok. P. 5–16 (In Russ.).
- Krassilov V.A., Schuster R.M. 1984. Paleozoic and Mesozoic fossils. — In: *New manual of bryology*. Vol. 2. Nichinan. P. 1172–1193.
- Krassilov V.A., Ishchenko A.A., Raskatova M.G. 1987. Bite-lyariyevye i problema proiskhozhdeniya mokhoobraznykh [Bitelariales and the problem of the origin of bryophytes]. — In: *Komarovskie chteniya*. Iss. 34. Vladivostok. P. 3–7 + Plates I–VIII (In Russ.).
- Leebens-Mack J.H., Barker M.S., Carpenter E.J. et al. 2019. One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants. — *Nature*. 574(7780): 679–685.
- Ligrone R., Duckett J.G., Renzaglia K.S. 2012a. Major transitions in the evolution of early land plants: a bryological perspective. — *Ann. Bot.* 109(5): 851–871.
- Ligrone R., Duckett J.G., Renzaglia K.S. 2012b. The origin of the sporophyte shoot in land plants: a bryological perspective. — *Ann. Bot.* 110(5): 935–941.
- Long D.G. 2015. Rudolf M. Schuster (1921–2012). — *J. Bryol.* 37: 151–155.
- Morris J.L., Puttick M.N., Clark J.W., Edwards D., Kenrick P., Pressel S., Wellman Ch.H., Yang Z., Schneider H., Donoghue P.C. 2018. The timescale of early land plant evolution. — *PNAS*. 115(10): E2274–E2283. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719588115>

- Nambudiri E.M.V., Chitaley S., Yawale N.R. 2004. *Krem-pogonium mohgaensis* gen. et sp. nov., a permineralized bryophyte from the Deccan Intertrappean beds (Upper Cretaceous) India. — In: Vistas in Palaeobotany and Plant Morphology: Evolutionary and Environmental Perspectives. Lucknow. P. 171–178.
- Narkhede S.D., Bhowal M. 2009. *Pelliaites deccanii* gen. et sp. nov., a bryophytic sporogonium from the intertrappean beds of Mohgaonkalan, MP, India. — BIOINFO-LET. 6(1): 9–13.
- Naumova S.N. 1949. Spory nizhnego kembriya [Spores of Lower Cambrian]. Izv. AN SSSR, ser. geol. (4): 49–56 (In Russ.).
- Naumova S.N. 1953. Spory nizhnego silura [Spores of Lower Silurian]. — In: Trudy konferentsii po sporovo-pyl'tsevomu analizu 1948 g. Moscow. P. 165–190 (In Russ.).
- Němejc F., Kvaček Z. 1975. Senonian plant macrofossils from the region of Zliv and Hluboká (near České Budějovice) in South Bohemia. Praha. 183 p. + 24 Pl.
- Němejc F., Pacltová B. 1974. Hepaticae in the Senonian of South Bohemia. — Palaeobotanist. 21: 23–26.
- Niklas K.J., Cobb E.D., Kutschera U. 2016. Haeckel's biogenetic law and land plant phylotypic stage. — BioScience. 66(6): 510–519.
- Pant D.D., Bhowmik (née Basu) N. 1998. Fossil bryophytes — with special reference to Gondwanaland forms. — In: Topics in bryology. New Delhi et al. P. 1–52.
- Patil Sh.P. 2023. Report of a bryophytic capsule from the Deccan Intertrappean series of Madhya Pradesh, India. — Universal Research Reports. 10(03): 145–149.
- Potemkin A.D. 2007. Marchantiophyta, Bryophyta, Anthocerotophyta — the specific ways of gametophyte trend of evolution of the land plants. — Bot. Zhurn. 92(11): 1625–1652 (In Russ.).
- Proskauer J. 1960. Studies on Anthocerotales VI. — Phytomorphology. 10(1): 1–19.
- Proskauer J. 1964. *Riccia tuberosa* Taylor = *Anogramma leptophylla* (L.) Link, or on the importance of being bryophytic. — J. Indian bot. Soc. 42A: 185–188.
- Proskauer J. 1969. Studies on Anthocerotales. VIII. Phytomorphology. 19(1): 52–66.
- Pundkar S.V. 2021. A new sporophyte from the Deccan intertrappean beds of Central India. — Int. J. Adv. Res. Innov. 8(4): 25–30.
- Puttick M.N., Morris J.L., Williams T.A., Cox C.J., Edwards D., Kenrick P., Pressel S., Wellman Ch.H., Schneider H., Pisani D., Donoghue Ph.C.J. 2018. The interrelationships of land plants and the nature of the ancestral embryophyte. — Curr. Biol. 28: 733–745.
- Ruggiero M.A., Gordon D.P., Orrell T.M., Bailly N., Bourgoin T., Brusca R.C., Cavalier-Smith Th., Guiry M.D., Kirk P.M. 2015. A higher level classification of all living organisms. — PloS one. 10(4): e0119248. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119248>
- Samant B., Mohabey D.M. 2009. Palynoflora from Deccan volcano-sedimentary sequence (Cretaceous-Palaeogene transition) of central India: implications for spatio-temporal correlation. — J. Biosci. 34: 811–823.
- Savicz-Lyubitzkaja L.I., Abramov I.I. 1958. Geological annals of Bryophyta. — Bot. Zhurn. 43(10): 1409–1417 (In Russ.).
- Schmidt A.R., Hentschel J., Heinrichs J. 2010. The fossil hornwort described from Dominican amber is an angiosperm flower. — Rev. Palaeobot. Palynol. 160(3–4): 209–211.
- Schuster R.M. 1981. Paleoecology, origin, distribution through time, and evolution of hepaticae and anthocerotae. — In: Paleobotany, paleoecology and evolution. New York. P. 149–191.
- Schuster R.M. 1984. Evolution, phylogeny and classification of the Hepaticae. — In: New manual of bryology. Vol. 2. Nichinan. P. 892–1070.
- Schuster R.M. 1992. The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the Hundredth Meridian. Vol. 6. Chicago. 937 p.
- Sharma B.D., Suthar O.P. 1986. *Sporangioceros nipanica* Sharma et al., a petrified primitive bryophyte from the Jurassic of Rajmahal Hills, India. — J. Hattori Bot. Lab. 60: 271–274.
- Sharma B.D., Bohra D.R., Suthar O.P. 1984. Two isolated petrified sporangia from the Rajmahal Hills, India. — Indian Journal of Earth Sciences. 11(1): 87–91 (cited after: Sharma, Suthar, 1986).
- Sharma B.D., Bohra D.R., Suthar O.P. 2002. Reinterpretation of an extinct taxon *Sporangioceros nipanica* Sharma et al. from the Rajmahal Hills, India. — Palaeobotanist. 51: 31–36.
- Shlyakov R.N. 1975. Pechenochnye mkhi. Morfologiya, filogeniya, klassifikatsiya [Liverworts. Morphology, phylogeny, classification]. Leningrad. 148 p. (In Russ.).
- Singhai L.C. 1964. On a fossil bryophytic sporogonium from the Deccan Intertrappean beds. — Curr. Sci. 33(4): 117–119.
- Singhai L.C. 1973. *Shuklanites deccanii* Singhai, an anthocerotaceous sporogonium from the Deccan Intertrappean beds of Mohgaonkalan. — Palaeobotanist. 22(2): 171–175.
- Sluiman H.J. 1983. The flagellar apparatus of the zoospore of the filamentous green alga *Coleochaete pulvinata*: absolute configuration and phylogenetic significance. — Protoplasma. 115: 160–175.
- Smith G.M. 1955. Cryptogamic botany. Vol. II. Bryophytes and Pteridophytes. — 2nd ed. New York et al. 399 p.
- Stratigraficheskiy spravochnik [Stratigraphic guide. India, Pakistan, Nepal, Bhutan, Burma, Ceylon]. 1960. Moscow. 493 c. (In Russ., transl. from Eng.).
- Su D., Yang L., Shi X., Ma X., Zhou X., Hedges S.B., Zhong B. 2021. Large-scale phylogenomic analyses reveal the monophyly of bryophytes and neoproterozoic origin of land plants. — Molec. Biol. Evol. 38(8): 3332–3344.

- Takhtadzhyan A.L. 1978. Proiskhozhdenie mokhovidnykh [Origin of bryophytes]. — In: Zhizn' rasteniy. Vol. 4. Moscow. P. 54–55 (In Russ.).
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. 2009. Paleobotany. 2nd ed. Amsterdam et al. 1230 p.
- Timonin A.K., Filin V.R. 2012. Botanika: v 4 tomakh [Botany: in 4 volumes]. Vol. 4, part 1. Moscow. 313 p. (In Russ.).
- Tomescu A.M., Bomfleur B., Bippus A.C., Savoretti A. 2018. Why are bryophytes so rare in the fossil record? A spotlight on taphonomy and fossil preservation. — In: Transformative paleobotany. P. 375–416.
DOI: 10.1016/b978-0-12-813012-4.00016-4.
- Villarreal J.C., Cargill D.C. 2016. Anthocerotophyta. — In: L. Söderström et al. World checklist of hornworts and liverworts. — PhytoKeys. 59: 27–41.
- Villarreal J.C., Renner S.S. 2012. Hornwort pyrenoids, carbon-concentrating structures, evolved and were lost at least five times during the last 100 million years. — Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 109(46): 18873–18878.
- Wulf E.W., Maleeva O.F. 1969. The world resources of the useful plants. Leningrad. 566 p. (In Russ.).
- Zerov D.K. 1972. Outlines of non vascular plant phylogeny. Kiev. 315 p. (In Russ.).