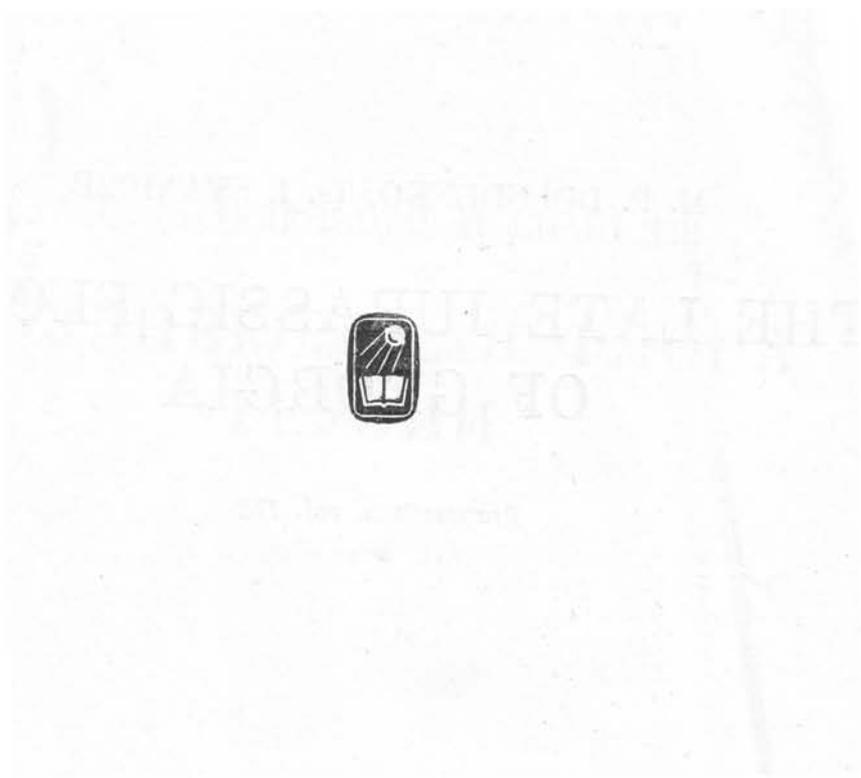




М. П. ДОЛУДЕНКО, Ц. И. СВАНИДЗЕ

**ПОЗДНЕЮРСКАЯ ФЛОРА
ГРУЗИИ**



ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

GEOLOGICAL INSTITUTE

M. P. DOLUDENKO, Ts. I. SVANIDZE

THE LATE JURASSIC FLORA
OF GEORGIA

Transactions, vol. 178

PUBLISHING OFFICE «NAUKA»

MOSCOW, 1969

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

Г Е О Л О Г И Ч Е С К И Й И Н С Т И Т У Т

М. П. ДОЛУДЕНКО, Ц. И. СВАНИДЗЕ

ПОЗДНЕЮРСКАЯ ФЛОРА ГРУЗИИ

Труды, вып. 178

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1969

Позднеюрская флора Грузии. Долуденко М. П., Сванидзе Ц. И. 1969 г. Труды Геологического института, вып. 178.

В книге изучена уникальная по своей сохранности позднеюрская флора, насчитывающая более 50 видов растений, 26 из которых являются новыми. Детально описаны морфология и строение эпидермиса всех листьев. Дан исторический и критический обзор родов *Pachypteris*, *Paracycas*, *Pseudocstenis*, *Nilssoniopteris* и *Pterophyllum*. Проведено сравнение с одновозрастными флорами Шотландии, Франции, Казахстана и Средней Азии, а также Индии, Китая и Японии. Разбирается вопрос о границе средней и верхней юры по палеоботаническим и палинологическим данным.

Описанная флора явится эталоном при изучении позднеюрских флор юга СССР, а книга — хорошим справочником по флорам поздней юры Индо-Европейской палеофлористической области.

Книга рассчитана на палеоботаников, ботаников и геологов.

Табл. 9, иллюстраций 92, библиогр. назв. 128.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

академик А. В. Пейве (главн. редактор),

К. И. Кузнецова, академик В. В. Меннер, П. П. Тимофеев

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

В. А. Вахрамеев

EDITORIAL BOARD:

Academician A. V. Peive (Editor-in-chief),

K. I. Kuznetzova, academician V. V. Menner, P. P. Timofeev

RESPONSIBLE EDITOR

V. A. Vakhrameev

ВВЕДЕНИЕ

Находки позднеюрской флоры в Европе, Казахстане и Средней Азии — явление чрезвычайно редкое. Поэтому богатейшее местонахождение ее в Грузии представляет исключительный интерес. Это фактически второе местонахождение позднеюрской флоры на территории СССР и всего лишь четвертое крупное местонахождение в пределах Индо-Европейской палеофлористической области. Три первых расположены в Шотландии, Франции и Казахстане.

Как известно, характер континентальных отложений в Южной Европе, Казахстане и Средней Азии в поздней юре существенно меняется. Вместо угленосных или сероцветных морских отложений, широко распространенных в среднеюрское время, на территории указанных районов в поздней юре появляются либо морские, преимущественно карбонатные, либо континентальные, нередко красноцветные образования, очень редко содержащие растительные остатки. В келловейских же отложениях Грузии растительные остатки имеют прекрасную сохранность. Кроме того, на большинстве отпечатков сохранилась фитолейма, что позволило изучить эпидермальное строение листьев почти всех видов. Обнаружено и описано много новых видов, большинство из которых, по-видимому, явится руководящими формами для верхнеюрских континентальных отложений юга страны. Детальное изучение келловейской флоры явится новым вкладом в познание юрской флоры Грузии в целом, истории ее развития и становления.

Верхнеюрские отложения Верхней Рачи, и в частности окрестностей сел. Цеси, были известны еще в прошлом веке. Геологическому строению данного района посвящены труды многих отечественных и зарубежных геологов: Г. Абиха, С. Симоновича, А. Фавра, А. Фурнье, Б. Ф. Мефферта, И. Г. Кузнецова, А. И. Джанелидзе, И. Р. Кахадзе, Н. Г. Химшиашвили, Н. С. Бендукидзе и др. («Геология СССР», т. X. Грузинская ССР, ч. 1, 1964). Наличие растительных остатков в верхнеюрских отложениях изучаемого района отмечалось почти всеми названными исследователями. Некоторые из них собирали флористический материал, и в геологической литературе имеются небольшие списки ископаемых растений. Незначительное количество образцов с отпечатками листьев хвойных (*Brachyphyllum*), семенных папоротников (*Pachypteris*), неопределимого цикадового и отпечатки побегов хранится в монографическом музее Геологического института АН Груз. ССР (сборы и коллекция А. И. Джанелидзе). Определение этого материала до вида невозможно ввиду его плохой сохранности. Долгое время был известен и затем часто упоминался в работах многих геологов лишь небольшой список растений, приведенный в работе И. Г. Кузнецова (1937). Флористический материал определял В. Д. Принада. Приведено всего девять представителей разных родов, из которых четыре определено до вида, а остальные до рода: *Sagenopteris* sp., *Anomozamites* cf. *inconstans* Goepp., *Ptilophyllum angustifolium* Morr.

Ptilophyllum catchense Morr., *Phoenicopsis* sp., *Thinnfeldia* sp. nov. ex gr. *speciosa* Ettingsh., *Brachyphyllum* sp. ind., *Taxites* sp. nov., *Araucarites* sp. Как выяснилось в дальнейшем, растения, приведенные в этом списке, даже приблизительно не отражают состава позднеюрской флоры изучаемого района.

Материалом для данной работы послужила коллекция флоры, собранная авторами в 1961—1965 гг. Глава 1, а также раздел, касающийся палеогеографии в главе 3, написаны Ц. И. Сванидзе. Главы 3, 4, 5 написаны М. П. Долуденко. Ею же описаны цикадовые и беннеттитовые в главе 2 и строение эпидермиса всех листьев.

Остальная часть работы написана совместно.

Хвойные определены предварительно и не всегда достаточно точно, поскольку строение их эпидермиса не было изучено. Это связано с тем, что монографическая обработка хвойных из верхней юры Грузии будет сделана в дальнейшем сотрудницей Ботанического института АН СССР Г. В. Делле, которой мы передали весь имеющийся в нашем распоряжении материал.

Авторы считают своим долгом выразить сердечную благодарность прежде всего Н. С. Бендукидзе, указавшей местонахождение цесинской флоры, и В. А. Вахрамееву за постоянное руководство выполненной работой. Мы неоднократно пользовались советами и консультациями Г. В. Делле, С. В. Мейена, В. А. Самылиной, М. Д. Узнадзе, В. А. Красилова, за что выражаем им свою искреннюю признательность. Авторам представилась возможность показать часть своего материала профессору Редингского университета (Англия) Т. М. Харрису, приезжавшему в СССР. Он дал очень ценные советы относительно диагностики родов *Sagenopteris*, *Pachypteris*, *Pseudoctenis*, *Paracycas* и некоторых других, а также прислал кусочки фитолемм среднеюрских растений Англии, использованных нами для сравнения.

Все фотоработы выполнены в Геологическом институте АН СССР: фото препаратов кутикул сделаны С. Н. Кузнецовым, фото отпечатков растений — В. Д. Лачевской и С. К. Веселовой. Авторы выражают им глубокую признательность.

Свою благодарность мы выражаем также сотруднице ГИН АН СССР О. П. Ярошенко и сотрудницам Геологического Управления Грузии Б. Д. Карашвили и К. Г. Чантурия, изучившим споры и пыльцу из келловейских отложений окрестностей сел. Цеси и передавшим нам списки спорово-пыльцевых комплексов и свои заключения.

Авторы рассматривают эту работу как начало изучения позднеюрской флоры Грузии, поскольку дополнительные сборы, несомненно, дадут много нового. В настоящее время в распоряжении авторов имеется некоторое количество репродуктивных органов, а также большая коллекция позднеюрской флоры, собранная летом 1964 и 1965 гг. в бассейне р. Бзыбь, в Юго-Осетии и в окрестностях сел. Цхмори.

Коллекция хранится в Тбилисском государственном университете (ТГУ), а дубликаты и препараты кутикул — в Геологическом институте АН СССР (ГИН АН СССР).

ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ОКРЕСТНОСТЕЙ СЕЛЕНИЯ ЦЕСИ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ ПО РАЗРЕЗУ

Исследуемый район находится в Западной Грузии в пределах Верхней Рачи (рис. 1), включая в основном сел. Цеси и его окрестности. Сел. Цеси расположено в 6 км к востоку от районного центра г. Амбролаури. Его окрестности характеризуются расчлененным рельефом — высокими горами и небольшими равнинами. Высшей точкой является гора Саелио, а наиболее низкие места приурочены к пойме р. Риони. Главной водной артерией является р. Риони со своими многочисленными притоками, из которых в пределах изучаемого района протекают реки Сацисквиле-Геле, Барула, Лухуни и др. Река Риони здесь имеет широтное направление. Сацисквиле-Геле, правый приток р. Риони, берет начало на горе Саелио и, протекая через сел. Цеси, в его же пределах впадает в р. Риони. Маленькая речка Цинцикла-Геле — левый приток р. Сацисквиле-Геле. Вторая река, также правый приток р. Риони, — р. Лухунис-Цхали — (или просто Лухуни) находится за пределами сел. Цеси и впадает в р. Риони около пос. Моджалабеби. В 3 км к востоку от р. Лухуни находится левый приток р. Риони — р. Барула, которая берет начало в окрестностях сел. Земо-Бари и около сел. Мухли впадает в р. Риони. Выходы келловейских отложений и местонахождения ископаемой флоры приурочены к р. Риони и ее притокам Цинцикла-Геле, Барула и к истокам р. Сацисквиле-Геле на горе Саелио. Геологические разрезы приводятся ниже.

Верхнеюрские отложения Грузии приурочены в основном к двум большим геотектоническим единицам — к геосинклинали южного склона Кавказа и к эпиконтинентальным морям северной периферии Грузинской глыбы. В поздней юре на северной периферии Грузинской глыбы намечались два эпиконтинентальных моря — одно в Западной и Центральной Абхазии, и второе — в Верхней Раче и Осетии. Моря отделялись друг от друга меридиональным поднятием (Джанелидзе, 1957). Последнее образовалось во время батской орогенической фазы и разделило геосинклинали южного склона Кавказа на две части (Кахадзе, 1947). По данным А. И. Джанелидзе (1940, 1957), И. Р. Кахадзе (1947), Н. Г. Химшиашвили (1957, 1962) и Н. С. Бендукидзе (1964) установлено следующее геологическое строение изучаемого района (см. рис. 1).

Древнейшими отложениями сел. Цеси и его окрестностей является «сорская свита» (тоар-аалец), которая представлена чередованием темных сланцев, содержащих слюду, и плотных, мелко- и среднезернистых песчаников, часто содержащих растительный детрит.

За отложениями «сорской свиты» с постепенным переходом следуют вулканогенно-осадочные образования порфиритовой свиты байоса. Граница между этими отложениями проводится условно (Кахадзе, 1947) там, где появляются первые признаки вулканической деятельности. Свита представлена туфогенными песчаниками, туфобрекчиями, порфириновыми покровами.

Над порфиритовой свитой со стратиграфическим перерывом и угловым несогласием залегают отложения верхней юры. Келловей начинается базальным конгломератом или глыбовыми брекчиями, которые переходят вверх по разрезу в крупнозернистые песчаники. За ними сле-

дует плотный песчаный известняк с фауной *Astarte baraconiensis* Khim., *A. barulense* Khim., *A. pulla* Roem., *Thracia incerta* Thrum., *Th. rionensis* Pčel., *Th. trigonata* Pčel. и др. Еще выше располагаются известковистые песчаники с прослоями глинистых песчаников, заключающих растительные остатки, сменяющиеся глинистыми песчаниками и сланцеватыми глинами с богатой фауной аммонитов: *Macrocephalites macrocephalus* (Schloth.) Waag., *M. macrocephalus* var. *canizarroi* Gemm., *M. macrocephalus* var. *madagascariensis* Lem., *Grossouvria subtilis* Neum., *Sphaeroceras globuliforme* Gemm., *Cadoceras elatmae* Nik. и др. Из этих отложений собрано большое количество остатков растений. Выше залегают бурые известковистые

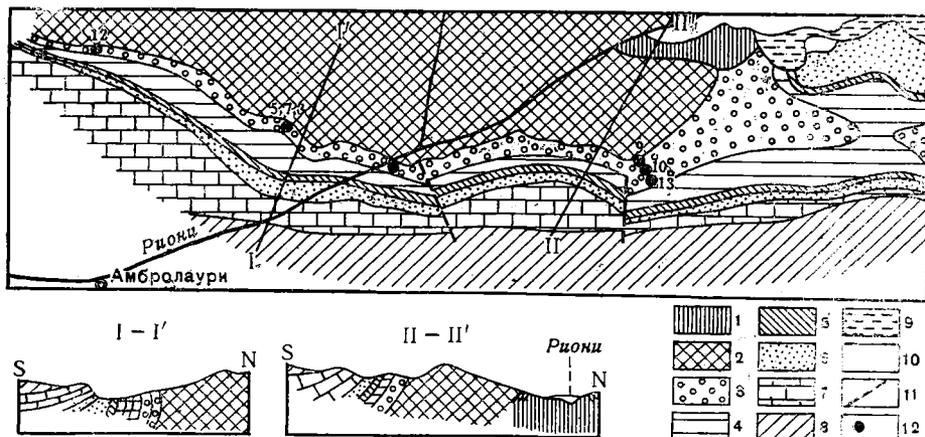


Рис. 1. Схема геологического строения окрестностей сел. Цеси (по Н. Г. Химшиашвили, 1954—1955 гг.)

1 — свита сорских сланцев — тоар-аален и титон; 2 — порфиритовая свита — байос; 3 — глины, песчаники, конгломераты — келловей; 4 — песчаники, песчаные известняки, песчаные глины — оксфорд; 5 — массивные рифовые известняки, сероватые и серые песчаники — лузитан; 6 — пестроцветная свита — киммеридж; 7 — кварцевые песчаники и известняки — нижний мел; 8 — серые глины — третичные; 9 — террасовые конгломераты — четвертичные; 10 — четвертичная система; 11 — линии разрыва; 12 — номера местонахождений

и глинистые песчаники и песчаные глины с *Trigonia reticulata* Ag., *Callyphylloceras disputabile* Zitt., *Macrocephalites transiensis* Waag., *Pholadomya subexaltata* Kas., указывающими на келловейский возраст вмещающих слоев.

На келловейских отложениях с постепенным переходом располагаются средне- и крупнозернистые песчаники оксфорда с фауной *Aspidoceras perarmatum* Sow., *A. faustum* Bayle, *Oppelia georgica* Khim., *Neumayria* aff. *flexuosa* Münst., *Aspidoceras* cf. *eucyphus* Opp. и др. В песчаниках часто встречаются кремневые побеги и небольшие стволы растений.

Разрез юры завершается пестроцветной свитой, в основном представленной средне- и крупнозернистыми серыми, зеленоватыми, голубоватыми песчаниками, которые заканчиваются довольно мощным слоем гипса. Отложения пестроцветной свиты датируются киммеридж-титоном (?). На пестроцветной свите расположены карбонатные отложения нижнего мела.

Западнее сел. Цеси выходы нижних частей верхней юры известны в истоках р. Сацисвиле-Геле, на водораздельном хребте Саелио. Мощность отложений здесь сильно сокращена. Восточнее сел. Цеси выходы низов верхней юры известны в разрезах сел. Бари, Сева, Джоисубани и своим характером не отличаются от описанного выше.

Разрезы отложений с растительными остатками были составлены нами по р. Риони, р. Сацисвиле-Гале и ее притоку р. Цинцкила-Геле, по р. Барула и на хребте Саелио.

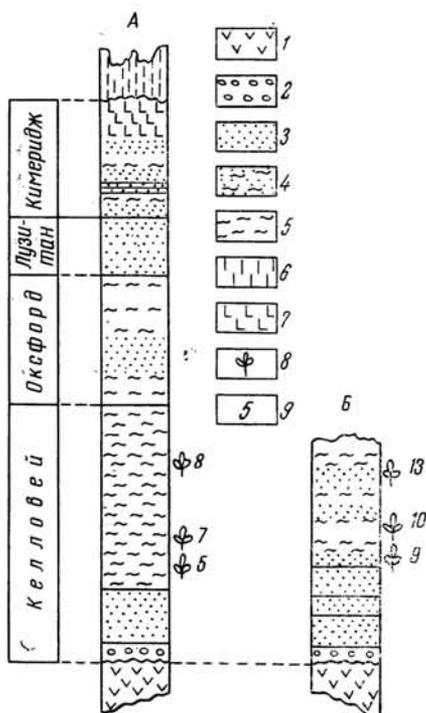
Самое богатое местонахождение флоры найдено по р. Барула в ее среднем течении (рис. 2). Здесь прослеживается следующий разрез (снизу вверх).

На отложениях порфиритовой свиты байоса со стратиграфическим и угловым несогласием залегают:

1. Базальные конгломераты, состоящие из перемытого материала порфиритовой свиты 7—14 м.
2. Крупнозернистые коричнево-бурые песчаники, имеющие местами микроконгломератовый габитус 9—11 м.
3. Серовато-зеленоватые средне- и мелкозернистые песчаники с отпечатками стеблей растений 4—5 м.
4. Мелкозернистые глинистые песчаники с отпечатками листьев хорошей сохранности (обн. 9) 3—4 м.
5. Чередование серовато-коричневых песчаников с глинами очень богатыми растительными остатками (обн. 10, 11, 13) 30—35 м.

Рис. 2. Сопоставление разрезов окрестностей сел. Цеси: р. Цинцикла-Геле (А) и р. Барула (Б) (по Химшнавшили, 1957)

1 — порфириты; 2 — конгломераты; 3 — песчаники; 4 — глинистые песчаники и песчаные глины; 5 — глины; 6 — массивные рифовые известняки; 7 — гипс; 8 — флора; 9 — номера местонахождений флоры



В обнажениях 9, 10, 11, 13 по р. Барула собраны следующие растения: *Cladophlebis denticulata*, *Sphenopteris* sp., *Sagenopteris phillipsii*, *S. colpodes*, *S. heterophylla*, *S. sp.*, *Pachypteris lanceolata*, *P. bendukidzei*, *Ctenozamites usnadzei*, *Nilssonia* sp., *Paracycas brevipinnata*, *P. intermedia*, *P. raripinnata*, *Pseudecten barulensis*, *P. aff. eathiensis*, *P. latus*, *P. aff. lanei*, *P. magnifolius*, *P. oleosa*, *P. sp. a*, *P. sp. b*, *Nilssoniopteris angustifolia*, *N. longifolia*, *N. muchlensis*, *N. stenophylla*, *N. vulgaris*, *Otozamites graphicus*, *Pseudocycas cessiensis*, *Pterophyllum raripinnatum*, *P. aff. ptilum*, *P. papillatum*, *P. georgiense*, *P. aff. georgiense*, *P. aff. subaequale*, *P. magnum*, *P. insigne*, *P. sp.*, *Ptilophyllum caucasicum*, *Zamites vachrameevii*, *Cycadolepis ovalis*, *C. cf. rugosa*, *C. sp.*, *Sphenobaiera samylinae*, *Pseudotorellia* sp., *Podozamites lanceolatus*, *Tomharrisia* sp., *Pagiophyllum astrachanense*, *Brachyphyllum aff. expansum*, *B. aff. mamillare*, *B. sp.*, *Widringtonites karataviensis*.

Далее в обнажении довольно большой перерыв и уже в пределах сел. Квемо-Бари выходят:

6. Коричневатые, бурые крупнозернистые песчаники, характерные для пестроцветной свиты. Растительные остатки не встречаются.

По р. Риони, на ее левом берегу, напротив церкви Баракони наблюдается следующий разрез (внизу вверх). На отложениях байосской порфиритовой свиты залегают:

1. Базальные конгломераты келловей, в основном состоящие из перемытого материала байосской порфиритовой свиты 10—15 м.
2. Перерыв в обнажении 7—8 м.
3. Средне- и крупнозернистые, серые, голубоватые песчаники с редкими растительными остатками в виде стеблей 9—12 м.
4. Мелкозернистые, серые, редко желтоватые песчаники с прослоями таких же песчаников, но переполненных двусторчатými моллюсками. Песчаники среднеслоистые. В них найдена флора (обн. 15) очень плохой сохранности, представленная родами: *Cladophlebis*, *Pachypteris*, *Pseudecten*, *Nilssoniopteris*, *Pterophyllum*, *Ptilophyllum*, *Sphenobaiera*, *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum* 6—7 м.
5. Чередование сланцеватых, тонкослоистых глинистых песчаников и глин с редкими среднеслоистыми песчаниками. В последних найдены отпечатки растений 30—40 м.

Перерыв в обнажении около 50 м. Затем по р. Мухли обнажаются песчаники пестроцветной свиты. А по р. Риони обнажаются отложения порфиритовой свиты. Надо отметить, что этот разрез можно посмотреть только в случае спада воды в р. Риони.

В самом сел. Цеси, по р. Цинцкила-Геле, наблюдается следующий восходящий разрез. На отложениях порфиритовой свиты байоса трансгрессивно расположены:

1. Базальные конгломераты, которые состоят из перемытого материала порфиритовой свиты 4—5 м.
2. Крупнозернистые, зеленоватые песчаники 6—7 м.
3. Чередование мелкозернистых песчаников с глинистыми песчаниками с растительным детритом 3—4 м.
4. Голубовато-серые песчаные глины с хорошо сохранившимися остатками растений (обн. 5, 6, 7) 15—20 м.
5. Темно-серые, зеленоватые глины с флористическими остатками (обн. 8) 8—10 м.

В обнажениях 5, 6, 7, 8 по р. Цинцкила-Геле собраны следующие растения: *Sphenopteris* sp., *Sagenopteris phillipsii*, *S. colpodes*, *Pachypteris lanceolata*, *P. bendukidzei*, *Paracycas raripinnata*, *Pseudecten magnifolius*, *P. sp. c.*, *Nilssoniopteris angustifolia*, *N. longifolia*, *N. aff. vittata*, *N. vulgaris*, *Otozamites* sp., *Pterophyllum* aff. *ptilum*, *P. rionense*, *P. papillatum*, *P. mirabile*, *P. georgiense*, *P. magnum*, *P. paradoxum*, *Ptilophyllum okribetuse* f. *ratchianum*, *P. caucasicum*, *Eretmophyllum thomasii*, *Araucariodendron angustifolium*, *Tomharrisia* sp., *Elatocladus* sp., *Pagiophyllum astrachanense*, *Brachyphyllum* aff. *expansum*, *B. sp.*

Более высокие части разреза, представленные крупнозернистыми песчаниками, постепенно переходящими в отложения пестроцветной свиты, выступают по р. Сацисквиле-Геле.

В окрестностях горы Саелио, находящейся северо-западнее сел. Цеси, в сторону которого мощность свиты очень сокращается, наблюдается следующий разрез (снизу вверх):

1. Свита туфобрекчий (байос)
2. Свита конгломератов 3—3,5 м.
3. Крупнозернистые глинистые песчаники с растительным детритом . . . 6 м.
4. Чередование коричневатого-желтых песчаников и глин 5 м.
5. Желтоватые сланцевые глины с остатками растений (обн. 12) 20—22 м.

Далее следует небольшой перерыв в обнажении. Еще выше располагаются известняки нижнего мела, залегающие на подстилающих отложениях с угловым несогласием.

ОПИСАНИЕ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

Ниже приводится список всех ископаемых растений, собранных из келловейских отложений окрестностей сел. Цеси, за которым в том же порядке следует их описание (кроме хвойных).

I. Папоротники. Filices

Cladophlebis Brongniart

1. *Cladophlebis denticulata* (Brongn.) Font.
Sphenopteris (Brongniart) Sternberg
2. *Sphenopteris* sp.

II. Кейтониевые. Caytoniales

Sagenopteris Presl

3. *Sagenopteris phillipsii* (Brongn.) Presl
4. *S. colpodes* Harris
5. *S. heterophylla* Dolud. et Svan. sp. nov.
6. *Sagenopteris* sp.

III. Семенные папоротники. Cycadofilicales

Pachypteris Brongniart

7. *Pachypteris lanceolata* Brongn.
8. *P. bendukidzei* Dolud. et Svan. sp. nov.
Ctenozamites Nathorst
9. *Ctenozamites usnadzei* Dolud. et Svan. sp. nov.

IV. Цикадовые. Cycadales

Nilssonia Brongniart

10. *Nilssonia* sp.

Paracycas Harris

11. *Paracycas brevipinnata* Delle
12. *P. intermedia* Dolud. sp. nov.
13. *P. raripinnata* Dolud. sp. nov.

Pseudoctenis Seward

14. *Pseudoctenis barulensis* Dolud. sp. nov.
15. *P. aff. eathiensis* (Richard) Sew.
16. *P. latus* Dolud. sp. nov.
17. *P. aff. lanei* Thomas.

18. *P. magnifolius* Dolud. sp. nov.
19. *P. oleosa* Harris.
20. *Pseudoctenis* sp. a.
21. *Pseudoctenis* sp. b
22. *Pseudoctenis* sp. c

V. Беннеттитовые. Bennettitales

Nilssoniopteris Nathorst

23. *Nilssoniopteris angustifolia* Dolud. sp. nov.
24. *N. longifolia* Dolud. sp. nov.
25. *N. muchlensis* Dolud. sp. nov.
26. *N. stenophylla* Dolud. sp. nov.
27. *N. aff. vittata* (Brongn.) Florin
28. *N. vulgaris* Dolud. sp. nov.

Otozamites Braun

29. *Otozamites graphicus* (Leckenby) Harris
30. *Otozamites* sp.

Pseudocycas Nathorst

31. *Pseudocycas cessiensis* Dolud. sp. nov.

Pterophyllum Brongniart

32. *Pterophyllum raripinnatum* Dolud. sp. nov.
33. *P. aff. ptilum* Harris
34. *P. rionense* Dolud. sp. nov.
35. *P. papillatum* Dolud. sp. nov.
36. *P. mirabile* Dolud. sp. nov.
37. *P. georgiense* Dolud. sp. nov.
38. *P. aff. georgiense* Dolud. sp. nov.
39. *P. aff. subaequale* Hartz.
40. *P. magnum* Dolud. sp. nov.
41. *P. insigne* Dolud. sp. nov.
42. *P. paradoxum* Dolud. sp. nov.
43. *Pterophyllum* sp.

Ptilophyllum Morris in Grant

44. *Ptilophyllum caucasicum* Dolud. et Svan.
45. *P. okribense* f. *ratchiana* Dolud. et Svan.

Zamites Brongniart

46. *Zamites vachrameevii* Dolud. sp. nov.

Cycadolepis Saporta

47. *Cycadolepis ovalis* Dolud. sp. nov.
48. *C. rugosa* (Halle) Harris
49. *Cycadolepis* sp.

VI. ГИНКГОВЫЕ. Ginkgoales

Eretmophyllum Thomas

50. *Eretmophyllum thomasi* Dolud. et Svan. sp. nov.

Sphenobaiera Florin

51. *Sphenobaiera samylinae* Dolud. et Svan. sp. nov.

Pseudotorellia Florin

52. *Pseudotorellia* sp.

VII. ХВОЙНЫЕ. Coniferales

Araucariodendron Krassilov

53. *Araucariodendron angustifolium* Krassilov

Brachyphyllum Brongniart

54. *Brachyphyllum* aff. *expansum* (Sternb.) Sew.

55. *B.* aff. *mamillare* Brongn.

56. *Brachyphyllum* sp.

Elatocladus Halle

57. *Elatocladus* sp.

Pagiophyllum Heer

58. *Pagiophyllum astrachanense* Dolud.

Podozamites C. F. W. Braun

59. *Podozamites lanceolatus* (Brongn.) Schimper

Tomharrisia Florin

60. *Tomharrisia* sp.

Widdringtonites Endlicher

61. *Widdringtonites karataviensis* Tur.-Ket.

FILICES. ПАПОРОТНИКИ

Род *Cladophlebis* Brongniart, 1849

Cladophlebis denticulata (Brongniart) Fontaine

табл. I, 1—5

1828—1836. *Pecopteris denticulata* Brongniart. Histoire des végétaux fossiles, стр. 301, табл. ХСVIII, фиг. 1—2.

1889. *Cladophlebis denticulata* Fontaine. The Potomac or Younger Mesozoic Flora, стр. 71, табл. VII, фиг. 7.

1935. *Cladophlebis denticulata* Брик. Мезозойская флора южной Ферганы. 1. Папоротники, стр. 12, табл. I, фиг. 1, 2.

1963. *Cladophlebis denticulata* Генкина. Ископаемая флора среднеюрских угленосных отложений восточноуральского месторождения Орского бурогоугольного бассейна, стр. 28, табл. X, фиг. 2—6, табл. XI, фиг. 1, 2.

О п и с а н и е. В коллекции имеется лишь три отпечатка неважной сохранности. На лучшем отпечатке (табл. I, 1, 2) представлено перо последнего порядка с тонким (1 мм) стержнем. Перышки прикрепляются поочередно, имеют серповидную форму. Основание расширенное, верхушка заостренная, края зубчатые. Жилкование, характерное для данного вида: средняя жилка прослеживается до верхушки, где она делится и теряется среди боковых. Вторичные жилки один раз делятся дихотомически. Длина перышек 14—15 мм, ширина 7 мм. На двух других отпечатках (табл. I, 3—5) видно перо последнего порядка с перышками более мелких размеров.

С р а в н е н и е. Несмотря на плохую сохранность, описываемые отпечатки имеют все характерные признаки этого вида: серповидной формы сегменты с зубчатым краем и характер жилкования. Они вполне идентичны с кавказской *Cl. denticulata*, описанной В. Д. Принадой (1933) из Ткварчельской среднеюрской флоры.

Почти все представители данного вида, приводимые А. Ч. Сьюордом (1907), сходны с рачинскими, за исключением одного, изображенного им на табл. I, фиг. 8. Последний, возможно, принадлежит *Cl. denticulata* Brongn. var. *caucasica* Ргун., описанному Принадой (1933) из Ткварчели, так как имеет более длинные перышки и сравнительно густое жилкование.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 9, обр. 413, 414, 415.

Г е о л о г и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Юра Сибири, Средней Азии, Кавказа, Донбасса, Англии, Шотландии, Польши, Китая, Японии, Афганистана и Северной Америки; нижний мел Якутии и Приорья.

Под *Sphenopteris* (Brongniart) Sternberg, 1825

Sphenopteris sp.

Табл. I, 6—10

О п и с а н и е. В коллекции имеются три отпечатка стерильных перьев. Лучший из них (табл. I, 7, 9) представляет собой часть дважды перистого листа со стержнем толщиной в 1 мм. От него с обеих сторон, чередуясь, с интервалом в 8 мм отходят перья второго порядка. Полностью сохранилась длина одного пера 25 мм, ширина пера у основания 7—8 мм постепенно суживается в верхушке, которая заканчивается одним перышком. Перья правой стороны отпечатка прикрепляются под углом, близким к прямому, а левой стороны — под углом 55—60°. На тонком стержне пера второго порядка прикрепляются перышки небольших размеров длиной 2—6 мм, при ширине 2 мм приосновных перышек и меньше при-верхушечных. Перышки правой стороны прикрепляются под углом 45—50°, с левой стороны — 80—85°. Перышки правой стороны немного длиннее и уже, левой — короче и шире. Перышки расположены на стержне тесно, супротивно, с суженными и нисходящими основаниями. Края их лопастные (5—6); лопасти округлые, за исключением верхушечной лопасти, которая слегка заостряется. Рельефно выделяющаяся средняя жилка прослеживается до верхушки, от нее отходят вторичные жилки, которые направляются в лопастные края и один раз вильчато делятся под углом 30—35°. Отпечаток, представленный на табл. I, 8—10, является продолжением предыдущего и представляет собой более низкую часть листа. Размер перьев и перышек здесь несколько меньше. На табл. I,

6 изображена верхушечная часть листа. Длина его равна 22 мм, ширина 16 мм. Перо асимметричное. Перышки правой стороны длиннее (14 мм) и уже (4 мм), перышки левой стороны короче (9 мм) и шире (5 мм). Они под разным углом прикрепляются к тонкому (1 мм) стержню, причем перышки правой стороны прикрепляются под углом, близким 25—30°, а перышки левой стороны — под углом, близким 35—40°. Перышки сфеноптероидного типа расположены на стержне почти супротивно, с суженным основанием, нижний край перышек слегка нисходящий по стержню. Пластинка расчленена на пять — восемь довольно глубоких лопастей.

Лопастные края гладкие, слегка волнистые. Хорошо выделяющаяся средняя жилка прослеживается до верхушки; от нее отходят немногочисленные вторичные жилки, которые, не доходя до края перышек, вильчато делятся один, редко два раза.

С р а в н е н и е. Форма перышек, способ их прикрепления к стержню, характерное сфеноптероидное жилкование и лопастные края позволяют относить вышеописанный отпечаток к роду *Sphenopteris*. Некоторое сходство имеет он с *Coniopteris hymenophylloides*. Среди мезозойских видов *Sphenopteris* нам не удалось найти сходных форм. С другой стороны, не имея достаточного количества образцов, трудно судить, имеем ли мы дело с новым видом.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Цинцкила-Геле, обн. 4, обр. 331; р. Барула, обн. 9, обр. 9/1, 9/2.

САУТОНИАLES. КЕЙТОННИЕВЫЕ

Род *Sagenopteris* Presl, 1838

Д и а г н о з (по Harris, 1964). Листья черешковые, обычно от черешка наверху отходят две пары листочков. Листочки ланцетные, главная жилка проходит на большем или меньшем расстоянии от средней линии листа; боковые жилки отходят под небольшим углом, но изгибаются наружу, разветвляются и анастомозируют, образуя наклонные удлиненные петли (ячейки), конечные жилки свободно выходят в края. Устьица собраны на нижней стороне листа, овальные, поверхность замыкающих клеток плоская, но участок вокруг апертуры погружен, устьица окружены кольцом побочных клеток.

Т и п о в о й в и д: *Filicites nilssoniana* Brongniart, 1825.

Sagenopteris phillipsii (Brongniart) Presl

Табл. II, 1—8; табл. III, 1—6

1829. *Pecopteris paucifolia* Phillips. Illustrations of the Geology of Yorkshire, стр. 148.
1829. *Pecopteris longifolia* Phillips. То же, стр. 189, табл. 8, фиг. 8.
1828—1836. *Glossopteris phillipsi* Brongniart. Histoire des végétaux fossiles, 1, стр. 225, табл. 61bis, фиг. 5, табл. 63, фиг. 2.
1875. *Glossopteris phillipsi* Phillips. Illustrations of the Geology of Yorkshire. Pt. I. The Yorkshire Coast, стр. 203, табл. 8, фиг. 8.
1900. *Sagenopteris phillipsi* Seward. The Jurassic Flora. I—The Yorkshire coast, стр. 162—166, рис. 24 в тексте, табл. 18, фиг. 4.
1940. *Sagenopteris phillipsi* Harris. On some Jurassic specimens of *Sagenopteris*, стр. 256, рис. 3—5, 6 Н—Е в тексте.
1951. *Sagenopteris phillipsi* Harris. The relationships of Caytoniales, стр. 30, рис. 1 в тексте.
1964. *Sagenopteris phillipsi* Harris. The Yorkshire Jurassic Flora, 11, стр. 8, рис. 1—6 в тексте.

Полная синонимика приведена в работе Харриса (Harris, 1964, стр. 8—9).

О п и с а н и е. В коллекции имеется восемь отпечатков листочков данного вида. На лучшем отпечатке (табл. II, 1) представлен изолированный слегка асимметричный листочек ланцетной формы, небольшого раз-

мера, длина его около 80 мм, ширина в наиболее широкой части 9 мм, у верхушки 4 мм, верхушка не сохранилась полностью. Края цельные. От основания почти до верхушечной части сегмента прослеживается средняя жилка, которая не очень рельефно выделяется среди боковых жилок. Боковые жилки уже у основания несколько раз делятся и, отходя от средней под острым углом, не меняя направления, входят в края. Боковые жилки многочисленны, очень тесно расположенные друг к другу и только у входа в край слегка расходятся. Образец № 335 (табл. III, 1) представляет собой сегмент небольшого размера, длиной 35 мм, шириной 8 мм. Сегмент удлиненоланцетной формы, асимметричный, несколько суживающийся к обоим концам, но более резко к верхушке, которая на описанном отпечатке не сохранилась. Основание закругленное. На табл. II, 3 виден узкий (7 мм) и относительно длинный (44 мм) ланцетный листочек, с узкой закругленной верхушкой. Кутикула тонкая. Строение верхней и нижней поверхности листа различно. Верхняя поверхность (табл. II, 2, 4, 6, табл. III, 2) состоит из четырех- или многоугольных изодиаметричных клеток с прямыми стенками. Жилкам соответствуют трех-, шестирядные полосы более узких клеток. Устьица находятся только на нижней поверхности листа (табл. II, 7, табл. III, 3—6), где они расположены в устьичных полосах, разделенных трех-, четырехрядными узкими полосами, соответствующими жилкам. На ширину полосы приходится два-три устьица. Устьица гаплохейльные. Замыкающие клетки бобовидные, непогруженные, кутинизированы вокруг устьичной щели, некрупные, мельче остальных клеток эпидермиса. Замыкающие клетки окружены шестью — восемью побочными клетками, которые ничем не отличаются от остальных клеток эпидермиса. Папиллы и основания волосков на клетках верхнего и нижнего эпидермиса отсутствуют.

С р а в н е н и е. Как по внешнему виду, так и по строению эпидермиса описанные листочки очень сходны с отпечатками *S. phillipsii* из Йоркшира (Harris, 1940, 1964), отличаясь от последних отсутствием четко выраженной средней жилки, несколько большей асимметрией и отсутствием оснований волосков, которые изредка встречаются у йоркширских образцов в районе средней жилки.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Цинцкила-Геле, обн. 7, обр. 335; р. Барула, обн. 10, обр. 216, 367.

Г е о л о г и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Нижняя и средняя юра Европы и Азии; верхняя юра Шотландии и Кавказа.

Sagenopteris colpodes Harris

Табл. IV, 1—7; табл. V, 1—4

1940. *Sagenopteris colpodes* Harris. On some Jurassic specimens of *Sagenopteris*, стр. 250, рис. 1, 2, 6 F—H в тексте.

1964. *Sagenopteris colpodes* Harris. The Yorkshire Jurassic Flora, II. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms, стр. 4—8, рис. 1—3 в тексте.

О п и с а н и е. В коллекции имеется четыре отпечатка обособленных сегментов этого вида. Надо отметить, что ни на одном из них отпечатки сегментов полностью не сохранились, однако все же по отдельным фрагментам можно восстановить их форму. На лучшем отпечатке коллекции (табл. IV, 3, 5) виден изолированный удлиненоланцетный сегмент небольших размеров. Неполная длина равняется 42 мм, ширина 8 мм; верхушка не сохранилась, но по направлению к ней замечается резкое сужение. Сегмент резко суживается и к основанию, ширина сокращается до 3 мм. Края цельные, равномерные. От основания выходит рельефно выделяющаяся средняя жилка и, не доходя до верхушки, теряется среди боковых. От нее под острым углом отходят тонкие, делящиеся несколько

раз многочисленные боковые жилки. На другом отпечатке хорошо сохранился сегмент с очень длинной узкой и заостренной верхушкой (табл. IV, 1, 2). Неполная длина сегмента 44 мм, ширина 9 мм. Постепенно суживается по направлению к верхушке и в конце равняется 2 мм. Характер жилкования такой же.

Кутикула тонкая. Верхняя поверхность листа (табл. IV, 4; табл. V, 1) состоит из изодиаметричных или слегка удлинённых клеток с извилистыми стенками. Устьица расположены только на нижней поверхности листа в устьичных рядах (табл. IV, 6; табл. V, 3, 4). Устьица гаплогейльные, немногочисленные. Замыкающие клетки бобовидные, очень слабо кутинизированы вокруг щели, непогруженные, окружены шестью-семью побочными клетками, не отличимыми от остальных клеток эпидермиса. Клетки устьичной полосы тонкостенные. Клетки полос, соответствующих жилкам, с толстыми стенками, удлинённые, расположены рядами. Все клетки имеют извилистые стенки.

С р а в н е н и е. По строению эпидермиса описанные отпечатки очень сходны с *S. colpodes* из Йоркшира (Harris, 1940, 1964), но морфологически отличаются суженной верхушкой, в то время как у отпечатков *S. colpodes* из Йоркшира верхушка тупая, закругленная. Это отличие не помешало нам, однако, отнести наши отпечатки к *S. colpodes*, так как, во-первых, строение эпидермиса их удивительно похоже и резко отличается от эпидермиса всех других видов *Sagenopteris* извилистыми стенками клеток. Во-вторых, Харрис указывает на большое разнообразие листьев *S. colpodes*, которые бывают от маленьких широко овальных до больших удлинённоланцетных.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Цинцкила-Геле, обн. 5, обр. 394; р. Барула, обн. 10, обр. 318.

Г е о л о г и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Байос Англии, келловой Грзуии.

Sagenopteris heterophylla

Doludenko et Svanidze, sp. nov.¹

Табл. VI, 2—6; табл. VII, 1—6; табл. VIII, 1—7

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 255, р. Барула, келловой, табл. VI, 2—5, табл. VII.

Д и а г н о з. Листья трехлопастные. Листочки от ланцетной до широкоовальной формы с тупой или слабозаостренной верхушкой. Длина листочков изменяется от 29 до 80 мм, ширина — от 13 до 29 мм. Средняя жилка достигает верхней половины листа, однако не всегда. Черешок длинный с продольными ребрышками.

Кутикула толстая. Верхний эпидермис состоит из многоугольных клеток с прямыми стенками и характерными треугольными выступами, направленными острием вверх и расположенными в местах сочленения клеток. Клетки рядов не образуют. Устьица расположены только на нижней стороне листа в устьичных рядах. Замыкающие клетки крупные, сильно кутинизированы над апертурой, окружены кольцом из шести-семи побочных клеток. Группа устьичных клеток четко выделяется на фоне остальных клеток эпидермиса. Папиллы и основания волосков отсутствуют. Клетки нижнего эпидермиса многоугольные, слегка округлые, без выступов в месте сочленения стенок клеток.

О п и с а н и е. В коллекции имеется 14 отпечатков листочков данного вида и один полный лист, принятый нами за голотип (табл. VI, 2, 4). Это трехлопастной лист средних размеров. Черешок 23 мм длины, при ширине

¹ *Heterophylla* (лат.) — разнолистная.

2—3 мм. На черешке расположены три сегмента. Боковые сегменты короткие и широкие. Длина их 29 мм, ширина 11 мм, они широко ланцетные, суживающиеся к обоим концам, причем в одинаковой степени как к верхушке, так и к основанию. Основание суженное, клиновидное, шириной 5 мм; верхушка суживается, тупо закругляясь. С внутренней стороны край сегмента почти прямой, наружный край выпуклый, поэтому сегменты имеют резко асимметричную форму. Из основания выходят семь жилок, четыре из которых приходится на более широкую правую часть сегмента; две-три срединные жилки направляются к верхушечной части сегмента и там делятся несколько раз; остальные тут же у выхода делятся два-три раза и близ основания выходят в края. Угол расхождения жилок у верхушки острый, у основания менее острый. Срединный сегмент резко отличается от двух остальных. Края сегмента равные; от суженного основания шириной 2—3 мм сегмент постепенно расширяется, наибольшая ширина сегмента у верхушки 10 мм, длина сегмента 37 мм; из основания выходят пять жилок, которые тут же делятся и постепенно, несколько раз разделяясь, входят в края; угол расхождения жилок близок к острому.

Остальные отпечатки можно разделить по внешней морфологии на две группы. В первую входят ланцетные листья, довольно узкие с четко выраженной средней жилкой (табл. VI, 6; табл. VIII, 2, 3, 6). Во вторую входят широкие, овальные листья. У некоторых из них (табл. VIII, 4, 7) средняя жилка хорошо выражена, у других слабо (табл. VIII, 5). Несколько особняком стоит листочек, изображенный на табл. VIII, 1. Это очень крупный лист с суженной верхушкой и хорошо выраженной средней жилкой. На табл. VIII, 2, 3 представлен широколанцетный сегмент больших размеров. Неполная длина его равняется 72 мм, ширина 12 мм; сегмент суживается к обоим концам, причем постепенно к основанию и более резко к верхушке. Основание суженное; верхушка закругленная; края ровные, цельные. Средняя жилка не выделяется резко среди боковых. Она прослеживается от основания до средней части пластинки. Боковые жилки многочисленные, тонкие, начиная с середины сегмента и выше они делятся два-три раза и, направляясь под острым углом, выходят в края. На обр. 370 (табл. VIII, 6) верхушка не сохранилась. Сегмент длинный и относительно широкий. Неполная длина сегмента равняется 72 мм, ширина 16 мм. На обр. 288 (табл. VIII, 2) представлен обособленный сегмент средних размеров. Длина около 60 мм, ширина 14 мм. Верхушка закругленная, слегка суженная. На обр. 375 (табл. VIII, 4) видна верхушечная часть довольно крупного сегмента. Длина фрагмента 31 мм, ширина 30 мм, верхушка широкая, сегмент слегка асимметричный. От середины пластинки отходят и расходятся под углом, близким 40°, многочисленные, несколько раз делящиеся, тесно расположенные жилки. На обр. 281 (табл. VIII, 5) видны два своеобразных сегмента небольших размеров, стоящие особняком. Неполная длина 52 мм; наибольшая ширина приходится на приверхушечную часть сегмента и равняется 25 мм. Сегменты слегка асимметричные. Верхушка широко закругленная. Края волнистые. Наблюдается более резкое суживание по направлению к основанию до 12—14 мм: жилкование плохо сохранилось. Резко выделяющейся средней жилки не видно. Боковые жилки многочисленные, отходят от середины под острым (30—35°) углом и до входа в края делятся несколько раз.

Обр. 280 (табл. VIII, 1) представляет собой фрагмент крупного сегмента. Длина сегмента 78 мм. Края широковолнистые, поэтому ширина сегмента неравномерная и в наиболее широкой части достигает 28 мм. Форма сегмента широко ланцетная. Основание не сохранилось. Верхушка длинная, узкая, слегка заостренная. Жилкование плохо сохранилось — видна довольно толстая средняя жилка, которая прослеживается до середины пластинки. Боковые жилки расположены

тесно, отходят от срединной под широким углом и делятся несколько раз перед входом в край.

У всех этих листьев есть одна общая черта — одинаковое строение эпидермиса, поэтому все они отнесены нами к одному виду. Кутикула толстая. Строение верхней и нижней поверхности различно. Верхний эпидермис (табл. VII, 1, 3, 4) состоит из четырех-, пятиугольных клеток с прямыми стенками, которые, как правило, рядов не образуют. Характерная особенность этого вида — на углах (стыках стенок) клеток треугольные острые выросты, направленные вверх, хорошо видны при большом увеличении (табл. VII, 3, 4). Устьица расположены только на нижней поверхности листа в устьичных полосах, разделенных довольно широкими многорядными полосами, которые соответствуют жилкам (табл. VII, 2). На ширину устьичной полосы приходится два-три устьица. Замыкающие клетки крупные, часто больше остальных клеток эпидермиса, непогруженные, сильно кутиinizированы вокруг устьичной щели. Замыкающие клетки окружены кольцом из семи (редко шести или восьми) побочных клеток, расположенных вокруг первых наподобие лепестков цветка (табл. VII, 5; табл. VII, 5, 6).

С р а в н е н и е. Сравнение эпидермиса этого вида с эпидермисом описанных к настоящему времени видов *Sagenopteris* показывает, что в строении его имеется ряд характерных особенностей, не встреченных ранее у других видов, а именно: 1) наличие выростов в местах сочленения стенок клеток верхнего эпидермиса, 2) большой размер и более сильная кутинизация замыкающих клеток, 3) своеобразное расположение побочных клеток вокруг замыкающих, подобно венчику цветка. Все это позволяет выделить новый вид.

От *S. phillipsii* наш вид отличается бóльшими размерами листочков, очень толстой кутикулой, более крупным размером замыкающих клеток и наличием выростов в месте сочленения клеток верхнего эпидермиса. От *S. colpodes* отличается прямыми стенками эпидермиса. От *S. nilssoniana* (Brongn.) Ward и *S. undulata* Halle (Harris, 1932b) эпидермис грузинского вида отличается отсутствием оснований волосков, от *S. hallei* Harris отсутствием папилл и волосков на клетках нижнего эпидермиса, от *S. serrata* Harris — отсутствием зубчиков по краю листочков.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 10, обр. 188, 251, 255, 280, 281, 288, 375.

Sagenopteris sp.

Табл. VI, 1

О п и с а н и е. Среди многочисленных отпечатков листьев *Sagenopteris* имеется один маленький лист с тремя листочками, на котором кутикулу не удалось отделить от отпечатка. Это, видимо, молодой недоразвитый лист одного из трех видов, описанных выше.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 10, обр. 251.

CYCADOFILICALES. СЕМЕННЫЕ ПАПОРОТНИКИ

Род *Pachypteris* Brongniart, 1828

Род *Pachypteris*, установленный Броньяром в 1828 г. (Brongniart, 1828), в палеоботанической литературе встречается сравнительно редко, что связано, по-видимому, с тем, что род был установлен на фрагментарном материале и диагноз рода был очень нечетким. Род *Pachypteris* был фактически возрожден работами Томаса (Thomas, 1954) и особенно Харриса (Harris, 1964), давшего детальное описание морфологии листьев

и строения эпидермиса двух видов этого рода: *P. lanceolata* Brongn. и *P. papillosa* (Thomas et Bose) Harris, а также давшего полный диагноз рода *Pachypteris*, снабдив описание четкими и ясными рисунками. (Перевод диагноза Харриса приводится ниже.) В настоящее время удалось установить, что некоторые отпечатки, относимые ранее к роду *Thinnfeldia*, являются в действительности листьями *Pachypteris* (Реумаповна, 1963; Harris, 1964). Судя по фотографиям эпидермиса, приведенным в статье Дабера (Daber, 1962, табл. II, фиг. 4—6; табл. IV, фиг. 6, рис. 2), отпечатки, определенные им как *Th. rhomboidales* Ett., относятся к *Pachypteris* (Долуденко, 1967).

Среди наших образцов часть была похожа на *Pachypteris*, другая часть на *Thinnfeldia*. Однако, поскольку строение эпидермиса и тех и других было одинаково и сходно с *Pachypteris lanceolata* из Йоркшира и, кроме того, совершенно отчетливо был виден переход от дваждыперистых листьев типа *Pachypteris* к простоперистым типа *Thinnfeldia*, мы отнесли все отпечатки к роду *Pachypteris*: большинство к *P. lanceolata* Brongn., а часть к новому виду *P. bendukidzei*.

Д и а г н о з (по Harris, 1964). Листья удлиненные, однажды или дваждыперистые, черешковые. Главный стержень невилчатый (не ветвится), тонкополосчатый, стержень перышек или листовые сегменты отходят сбоку или несколько выше бокового края, но оставляя некоторую часть верхней поверхности свободной. У дваждыперистых листьев самые нижние перышки на базископической стороне расположены у самого основания пера или на главном стержне между перышками: у простоперистых листьев пластинка избегает на главный стержень. Листовые сегменты более или менее ланцетные или иногда дольчатые: верхушка обычно тупая, основание отчасти перетянута сверху, избегает внизу. Вещество листовой пластинки очень толстое, края уплотненные (обычно закругленные и не тоньше, чем остальная часть пластинки). Жилки незаметно проходят по пластинке, состоят из средней жилки и боковых ответвлений, конечная доля пластинки с маленьким числом расходящихся и ветвящихся главных жилок. Волокна и клетки гиподермы отсутствуют. Кутикула толстая, устьица более многочисленные снизу или почти полностью сосредоточены снизу. На нижней стороне устьица широко рассеяны, но с тенденцией избежать главную жилку и края. На верхней стороне они имеются часто близ средней жилки. Клетки эпидермиса изодиаметричные, но удлиненные над жилками, с прямыми стенками, поверхность плоская или выпуклая или обнаруживает толстый срединный участок. Устьица гаплогейльные, не образуют рядов, ориентированы различно, окружены примерно пятью побочными клетками. Побочные клетки ясно не дифференцированы на полярные и латеральные клетки, но обычно отличаются по отметкам на поверхности от обычных клеток: размер часто неровный, щель круглая или отчасти вытянутая. Замыкающие клетки погруженные, слабо кутинизированы, слабо утолщены по краям. Апертура на более глубоком уровне, чем полюса. Окружающие клетки часто имеются, но неравные по размеру и неспециализированные.

Pachypteris lanceolata Brongniart

Табл. IX, 1—7; табл. X, 1—4; табл. XI, 1—5; табл. XII, 1—5;
табл. XIII, 1—5; табл. XIV, 1—5.

1828—1836. *Pachypteris lanceolata* Brongniart. Histoire des végétaux fossiles, стр. 107, табл. 45, фиг. 1.

1828. *Pachypteris lanceolata* Brongniart. Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles, стр. 50.

1954. *Pachypteris lanceolata* Thomas. The plant on which the genus *Pachypteris* was founded, стр. 316, рис. 1, 2 в тексте.

1958. *Pachypteris lanceolata*. Вахрамеев, Самылина. Первая находка в СССР представителя рода *Pachypteris*, стр. 1611, табл. 1, фиг. 1—7.
1962. *Pachypteris lanceolata*. Гомолицкий, Курбатов, Сикстель. Новые материалы к характеристике рода *Pachypteris* (папоротникообразные), стр. 166—167, табл. IX, фиг. 1—7.
1964. *Pachypteris lanceolata* Harris. The Yorkshire Jurassic flora, II. Caytoniales, Cusadales and Pteridosperms, стр. 137—143, табл. 7, фиг. 6; рис. 55, 56, 57 в тексте.

О п и с а н и е. В коллекции имеется большое количество отпечатков листьев этого вида. Бросается в глаза удивительная изменчивость листьев. Разнообразие их с первого взгляда столь велико, что кажется вполне естественным отнести их к различным видам и даже родам, однако внимательное изучение морфологии, а главное, строения эпидермиса позволяет считать, что все эти листья принадлежат одному роду и виду и что наиболее близки они к *Pachypteris lanceolata*.

Наиболее характерный и часто встречающийся тип листа изображен на табл. X, 1, 4. Это дваждыперистый лист с довольно широким стержнем, от которого под острым углом отходят боковые перья. Нижний край пера избегающий. От стержня внизу пера отходят удлиненноовальные перышки, выше перышки превращаются в лопасти, верхушка пера нерасчлененная. В каждое перышко входит одна жилка, от которой отходят боковые. Некоторые из них дихотомируют один или два раза, другие идут до самого края перышка нерасщепленными. Подробнее о жилковании см. в разделе «Сравнение».

Кутикула очень толстая. Строение верхнего и нижнего эпидермиса различно. Верхний эпидермис (табл. XI, 2, 4, 5) состоит из четырех- или многоугольных клеток с прямыми стенками, расположенных более или менее четкими полосами. Устьица здесь, как правило, отсутствуют (табл. XI, 5), но изредка встречаются по обе стороны от средней жилки (табл. XI, 2, 4). Кутикулярные выросты и основания волосков отсутствуют. Устьица расположены по всей нижней поверхности листа, за исключением краевых участков перышка и полосы над средней жилкой. На табл. XI, 1 и табл. XII, 4 представлен участок нижней поверхности листа. В середине расположена широкая полоса узких длинных клеток, которая соответствует средней жилке. По обеим сторонам ее видны многочисленные устьица. Боковым жилкам соответствуют узкие полосы в три-четыре ряда клеток. Устьица многочисленные, ориентированы беспорядочно, рядов не образуют. Замыкающие клетки окружены пятью-шестью побочными клетками (табл. X, 2), очень сходными с остальными клетками эпидермиса. Устьица расположены очень тесно, так что часто побочные клетки соседних устьиц соприкасаются. Почти полный лист представлен на табл. XI, 1. От довольно широкого стержня (внизу 3 мм) в очередном порядке под острым углом отходят перья первого порядка. Перья, расположенные в верхней трети листа, слабонадрезанные, самые верхние — ланцетные с ровными краями. Этот лист представляет собой как бы переходную форму от дваждыперистого (табл. X, 1, 4; табл. XII, 2, 3) к простоперистому (табл. XIII, 4) листу. Последние встречаются довольно редко. Лист, изображенный на табл. XIII, 4, имеет длинный черешок — около 60 мм, который из-за недостатка места не помещен на таблице. Стержень узкий с продольными полосками. Лист слегка асимметричный. Неполная длина листа больше 25 см, ширина 65 мм. Перышки левой стороны короткие, 33—45 мм, и широкие — 6—10 мм. Перышки суживаются к обоим концам: постепенно кверху, где заканчиваются слегка суженной тупой верхушкой; к основанию — более резко, здесь они нисходят по стержню. Интервал между ними 20 мм; угол прикрепления 30—40°. Перышки правой стороны более длинные — 50—70 мм, и узкие, не больше 7 мм. Жилкование перистое. Средняя жилка слегка сдвинута к нижнему краю и прослеживается до верхушки. От нее отходят под острым

(12—15°) углом многочисленные тонкие вторичные жилки, дихотомирующие два-три раза. Простоперистый лист изображен и на табл. XII, 5. Перышки левой стороны прикрепляются под углом, близким 30°, имеют очень суженное, сильно нисходящее основание. Длина перышка не больше 35 мм; ширина 7—10 мм. На левой стороне листа насчитывается четыре перышка. Нижний край у всех перышек слегка волнистый, верхний край сильно волнистый, причем у основания он надрезан один или два раза. Перышки правой стороны сохранились частично. Они прикрепляются к стержню суженными нисходящими основаниями под углом 20—30°, имеют слегка волнистые края. Средняя жилка выражена довольно четко, но, не доходя до верхушки, теряется. Боковые жилки многочисленные, отходят от средней под углом 15—20°, делятся у выхода один-два раза. От предыдущего этот лист отличается только тем, что перышки его имеют по одной-две лопасти. Большинство же встреченных листьев дваждыперистые, сходные с листьями, помещенными на табл. X, 1 и XII, 2, 3. Дваждыперистые листья с овальными перышками представлены на табл. XIV, 1, 2.

С р а в н е н и е. В настоящее время хорошо изучено строение листьев и их эпидермиса у двух видов *Pachypteris* из среднеюрских отложений Йоркшира: *P. lanceolata* Brongn. и *P. papillosa* (Thomas et Bose) Harris. Первый вид характеризуется дваждыперистыми гипостомными листьями и отсутствием папилл на клетках нижнего эпидермиса. Второй — простоперистыми листьями, наличием папилл на побочных клетках устьиц и устьиц на верхней поверхности листа, главным образом в районе средней жилки. Как видно из описания, листья наших *Pachypteris* в основном дваждыперистые, устьица расположены только на нижней поверхности листа, а побочные клетки не имеют папилл. Следовательно, они отличаются от *P. papillosa* и походят на *P. lanceolata*. Следует отметить, однако, что большинство наших отпечатков, в общем, отличается от типичных *P. lanceolata*, приведенных в работах Броньяра, Томаса и Харриса. Тем не менее в пользу отнесения грузинских отпечатков к *P. lanceolata* говорит следующее: 1) строение эпидермиса отпечатков из Рачи и отпечатков *P. lanceolata* из Йоркшира одинаково; 2) одинаковое строение эпидермиса установлено у грузинских отпечатков и несомненного представителя *P. lanceolata*, описанного с Северного Кавказа В. А. Вахрамеевым и В. А. Самылиной; 3) среди наших отпечатков имеются формы как типичные для *P. lanceolata* (обр. 221, 223, 223/1), так и отличающиеся от типичных, однако строение эпидермиса их совершенно одинаковое, что говорит в пользу их идентификации; 4) внимательный просмотр всего разнообразия листьев грузинского *Pachypteris* убеждает нас в том, что имеется постепенный переход от простого линейного пера к лопастному и далее к перу последнего порядка с отчетливыми перышками. Таким образом, листья *Pachypteris lanceolata* могут быть как дважды-, так и простоперистые. Единственное существенное отличие *P. lanceolata* из Грузии от йоркширских состоит в том, что только на трех из наших отпечатков имеются промежуточные перышки (табл. IX, 6, 7), которые часто (но далеко не всегда) имеются на образцах *Pachypteris lanceolata* из Йоркшира.

Интересно отметить, что описанные отпечатки сходны по морфологии с отпечатками *P. lanceolata* из батских и келловейских отложений в Гиссарском хребте. Среди последних имеются как типичные отпечатки *P. lanceolata* (Гомолицкий, Курбатов, Сикстель, 1962, табл. IX, фиг. 1, 4), так и не совсем типичные, но сходные с нашими (фиг. 2, 3 на этой таблице). К сожалению, фотографии кутикулы в этой статье не дают возможности сравнить строение эпидермиса наших отпечатков с гиссарскими. Однако авторы отмечают обращенные к устьицам выросты на побочных клетках, что не характерно для *P. lanceolata* (Harris, 1964). Кроме того, не совсем правильным нам кажется замечание авторов о том, что на нижней поверх-

ности листа количество устьиц от краев перышек к их центральной части . возрастает, поскольку в центральной части, расположенной над средней жилкой перышка, устьица обычно отсутствуют. Отсутствие рисунков, показывающих жилкование перышек, делает необидительным утверждение авторов об одонтоптероидном типе жилкования у *Pachypteris*. Харрис отмечает, что в перо входит только одна средняя жилка, от которой впоследствии отходят вильчатые боковые. На нашем материале хорошо видно (табл. XIV, 4, 5), что простые листья *Pachypteris lanceolata* имеют хорошо выраженную среднюю жилку, от которой под очень острым углом отходят боковые жилки. Каждая боковая жилка у самого своего выхода делится на две и каждая из полученных жилок еще один-два раза дихотомизирует или вовсе не дихотомизирует. В случае, если лист лопастный или перистый, в каждое перышко входит обычно одна жилка, которая дихотомизирует у самого основания и потом еще может дихотомизировать один-два раза. При поверхностном изучении создается впечатление, что в перышко входят две-три, а иногда и большее количество жилок. Однако на самом деле в перышко входит только одна жилка, которая дихотомизирует от одного до трех раз.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 9, обр. № 9/5, 9/35, 9/12, обн. 10, обр. № 201, 203, 206, 220, 223, 223/1, 10; р. Цинцкила-Геле, обн. 7, обр. № 7/1.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Бат-байос Йоркшира, бат-келловой Северного Кавказа; бат и келловой Гиссарского хребта; верхи бата Туаркыра.

Pachypteris bendukidzei Doludenko et Svanidze, sp. nov. ¹

Табл. XV, 1—8; табл. XVI, 1—7; табл. XVII, 1—3

Голотип: ТГУ, № 202, р. Барула, келловой, табл. XV, фиг. 2, 3, табл. XVI.

Д и а г н о з. Листья удлиненные, простоперистые, черешковые. Стержень широкий — 4 мм — тонкополосчатый. Перышки внизу цельные, в середине листа лопастные с широко закругленной верхушкой и довольно широкой каймой. Отчетливо видна только средняя жилка. Имеются промежуточные перышки. Кутикула толстая. Листья гипостомные. Верхний эпидермис состоит из полигональных, изодиаметричных клеток с прямыми стенками. Устьица рассеяны почти по всей поверхности нижней стороны, за исключением средней жилки и каймы. Устьица многочисленные, расположены тесно, так что побочные клетки соседних устьиц часто соприкасаются, ориентированы беспорядочно, гаплохейльные, окружены кольцом из пяти-шести побочных клеток и обычно неполным кольцом окружающих клеток. Устьица расположены очень тесно, побочные клетки соседних устьиц часто соприкасаются. Поверхность клеток ровная, у большинства вдоль клетки проходит более светлая полоска в виде трещинки. Довольно часто встречаются сильно кутинизированные волоски.

О п и с а н и е. В коллекции имеется четыре отпечатка листьев этого вида и из них два с противоотпечатками. На табл. XV, 2—3 изображен голотип, а на табл. XVI строение его эпидермиса. Лист простоперистый, с промежуточными перышками; перышки лопастные с хорошо выраженной средней жилкой и широкой каймой. Очень сходен с ним лист, представленный на табл. XV, 6. Строение его эпидермиса можно видеть на табл. XVII. Третий лист (табл. XV, 4, 5) и его противоотпечаток (табл. XV, 7) интересен тем, что здесь сохранились довольно широкий, полосчатый черешок и самые нижние не лопастные, а цельные перышки (справа в середине). Перышки в середине листа имеют по две лопасти с каждой стороны, а не по одной, как первые два листа. Верхние перышки (табл.

¹ Вид назван в честь исследователя юрских отложений Грузии Н. С. Бендукидзе.

XV, 1) тоже без лопастей. Листья строго гипостомные — на верхней стороне устьица не встречены. Верхний эпидермис (табл. XVI, 1, 5) состоит из полигональных, изодиаметричных, прямостенных клеток. Устьица занимают всю нижнюю поверхность листа, краевые участки (кайма) лишены устьиц, и строение их сходно со строением верхнего эпидермиса. Устьица расположены очень тесно (табл. XVI, 2, 3, 4, 6, 7; табл. XVII, 1—3) и ориентированы беспорядочно. Побочные клетки соседних устьиц часто соприкасаются. Устьица гаплогейльные, окружены кольцом из пяти-шести побочных клеток, сходных с остальными клетками эпидермиса и полным или неполным кольцом окружающих клеток. Почти все клетки, в том числе и побочные, имеют светлую полоску, расположенную вдоль длины клетки (табл. XVI, 3, 6; табл. XVII, 2, 3). На клетках нижней поверхности имеется большое количество волосков (табл. XVII, 1—3). На табл. XVI они не видны, поскольку кутикула была немного перематерирована и на фото они не получились.

С р а в н е н и е. Этот вид четко отличается от *P. lanceolata* и *P. papillosa* как по морфологии, так и по строению эпидермиса. В отличие от *P. lanceolata* листья *P. bendukidzei* всегда простоперистые, перышки сидят на стержне очень компактно, имеют широкую четко выраженную кайму и четкую среднюю жилку (боковые жилки не заметны). Эпидермальные отличия тоже четкие — у *P. bendukidzei* очень тесное расположение устьиц и крупные, полые папиллы на клетках нижнего эпидермиса. От простоперистых листьев *P. papillosa* новый вид отличается иной формой перышек, наличием двух—четырёх лопастей в нижней части перышка и промежуточных перышек. Из эпидермальных отличий отметим отсутствие папилл на побочных клетках устьиц, что характерно для *P. papillosa*, наличие крупных полых папилл на обычных клетках нижнего эпидермиса *P. bendukidzei* и очень тесное расположение устьиц у последних.

Большое сходство обнаруживают описанные отпечатки с листьями *Lomatopteris baldunii* Sap. (Saporta, 1873, табл. LIII, фиг. 1—5), меньшее с *L. burgondiacae* Sap. (там же, табл. LIV, фиг. 1—2), однако поскольку эпидермальное строение двух последних видов не известно, а оба местонахождения (Грузия и Франция) находятся на большом расстоянии друг от друга, отождествлять эти виды рискованно.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Риони, левый берег напротив церкви Баракони, обн. 15, обр. 15/1; р. Барула, обн. 10, обр. 202; р. Цинцкила-Геле, обн. 5, обр. 5/5, 5/4.

Род *Ctenozamites* Nathorst, 1886

Ctenozamites usnadzei Doludenko et Svanidze sp. nov. ¹

Табл. XVIII, 1—6; табл. XIX, 3, 5, 6

Г о л о т и п: ТГУ, № 250, р. Барула, келловей, табл. XVIII, 1, 3, 4, 6; табл. XIX, 3, 5, 6.

Д и а г н о з. Листья простоперистые. Сегменты очередные, треугольные или продолговатые с тупой верхушкой, прикрепляются к верхней поверхности стержня, полностью прикрывая его. В основании перышка входят шесть — восемь жилок, которые, дихотомируя один, редко два раза, выходят в края сегмента. Длина сегментов 13—18 мм, ширина 6—8 до 10 мм.

Клетки эпидермиса многоугольные с прямыми или слегка изогнутыми стенками. Устьица располагаются только на нижней поверхности листа беспорядочно, ориентированы тоже беспорядочно. Устьица амфициклические или неполностью амфициклические, замыкающие клетки погруженные.

¹ Вид назван в честь палеоботаника М. Д. Узнадзе.

Побочных клеток семь-восемь, две из них полярные. Утолщенные края побочных клеток, расположенные над замыкающими, образуют общее кутинизированное кольцо. На многих клетках нижнего эпидермиса имеются округлые или слегка вытянутые вверх папиллы.

О п и с а н и е. В коллекции имеется семь неполных отпечатков листьев этого вида, лучшие из них представлены на табл. XVIII, 1, 2, 5, 6. На фиг. 1 этой таблицы изображен отпечаток листа, принятого нами за голотип. Длина его 108 мм, ширина 25 мм. Стержень полностью закрыт основаниями сегментов. Сегменты треугольной формы (табл. XVIII, 1, 2, 6) или языковидные, асимметричные, прикрепляются к стержню в очередном порядке всем широким основанием. Нижний край сегментов выпуклый, у верхушки резко оттянут вверх, внизу довольно отчетливо нисходящий. Верхний край ровный или слегка вогнутый в средней части сегмента. Верхушка суженная, оттянута вверх. Лист асимметричный. Сегменты правой стороны более короткие, 13—15 мм, и широкие — 11 мм у основания, 9 мм в средней части, 5 мм у верхушки. Прикрепляются к стержню под прямым углом. Сегменты левой стороны более длинные — 16—18 мм — и узкие — 11 мм у основания, прикрепляются к стержню под углом 60—70°. От стержня отходят восемь-девять грубых жилок, которые сначала поднимаются резко вверх, затем изгибаются в горизонтальном направлении, в месте изгиба большинство жилок дихотомирует, и затем они идут почти параллельно друг другу (табл. XVIII, 6). Самые крайние жилки выходят в края в нижней трети листа, остальные идут вверх и тут выходят в края, и лишь несколько жилок доходят до самой верхушки. Строение эпидермиса этого листа представлено на табл. XVIII, 3, 4 и на табл. XIX, 3, 5, 6. Второй лист (табл. XVIII, 2) сходен с первым, но жилки сегментов правой половины листа отходят от стержня под очень острым углом. Третий лист (табл. XVIII, 5) имеет более узкие и длинные сегменты. Стержень широкий — 5 мм; хорошо видно, что перышки целиком перекрывают его. Длина отпечатка 87 мм, ширина 32—35 мм. Сегменты прикрепляются к стержню всем основанием, в очередном порядке, сидят тесно. Нижние сегменты более короткие и узкие, чем верхние. Ширина нижних 5—6 мм, длина 13—15 мм; ширина верхних сегментов у основания 10 мм, длина 20 мм. Жилки грубые, в количестве восьми-девяти, некоторые из них дихотомируют в месте изгиба жилки; большинство их постепенно выходит в края, до верхушки доходят лишь две-три жилки.

С р а в н е н и е. *Ct. usnadzei* наиболее сходен с *Ct. cycadea* (Berger) Schenk из Йоркшира (Harris, 1964) как по форме сегментов, так и по их размерам. Однако кавказский вид хорошо отличается от последнего по строению эпидермиса. У нашего вида отсутствуют трихомы на верхней поверхности листа, но имеются довольно многочисленные папиллы на клетках нижнего эпидермиса, которых нет у *Ct. cycadea*. От двух других английских видов *Ct. usnadzei* хорошо отличается морфологически. *Ct. leckenbyi* (Leckenby) Nathorst имеет более длинные (30—40 мм) сегменты, которые заканчиваются острой верхушкой. Кроме того, у *Ct. leckenbyi* нет папилл на клетках нижнего эпидермиса, имеющих у кавказского вида, а устьица собраны в широкие устьичные полосы, в то время как у *Ct. usnadzei* устьица разбросаны по всей нижней поверхности листа. Сегменты *Ct. megalostoma* Harris намного мельче, чем у *Ct. usnadzei* — длина их 5 мм, ширина 3 мм. Кроме того, у последнего вида папиллы на верхнем эпидермисе отсутствуют, а на нижнем они четкие, крупные и вытянутые. У *Ct. megalostoma* кутикулярные утолщения имеются на клетках верхнего эпидермиса, а не нижнего. Устьица также имеют несколько иное строение.

От *Ct. cycadea* (Berger) Nath. = *Ptiloctenia ketoviae* Delle (Делле, 1959), описанного из средней юры Ткварчели, наш вид отличается большими

размерами сегментов и иной формой их, а также наличием папилл на клетках нижнего эпидермиса и отсутствием оснований волосков на клетках верхнего эпидермиса.

Местонахождение. Река Барула, обн. 9, обр. № 198, 199, 207, 214; обн. 10, обр. № 250.

CYCADALES. ЦИКАДОВЫЕ

Род *Nilssonia* Brongniart, 1825

Nilssonia sp.

Табл. XIX, 1—3

О п и с а н и е. В коллекции имеется только один неполный отпечаток (и противоотпечаток) листа нильссоии. Длина сохранившейся части листа 45 мм, ширина 22 мм. Длина сегментов от 9 до 15 мм, ширина от 2 до 13 мм — левый верхний сегмент. Число жилок 28 на 1 см. Форма и величина сегментов сильно варьируют. Угол прикрепления правых сегментов равен примерно 90°, левые прикреплены под острым углом. Фитолейма не сохранилась.

Местонахождение. Река Барула, обн. 11, обр. № 293.

Род *Paracycas* Harris, 1964

Род *Paracycas* был установлен Т. М. Харрисом (1964) для отпечатков листьев мезозойских растений, морфологически не отличимых от *Cycadites* Sternb. (Sternberg, 1825), т. е. при соответствующем облике имеющих в сегменте единственную среднюю жилку и, вместе с тем, характеризующихся строением эпидермиса цикадового типа. Последнее во многом сходно с современным *Cycas revoluta* L. (табл. XXII, 5—7), а именно: прямыми стенками клеток, слагающими эпидермис, и присутствием двух устьичных полос, расположенных по обе стороны от центральной жилки. Напомним, что в свое время из рода *Cycadites* был также выделен род *Pseudocycas* Nath. (Nathorst, 1907), для которого характерны в сегменте две жилки, разделенные срединным желобком с располагающимися в нем устьицами, и строение эпидермиса беннеттитового типа. Таким образом, только микроскопическое изучение позволило установить, что виды, прежде связываемые с *Cycadites*, в действительности принадлежат двум естественным родам, входящим в объем различных порядков — Cycadales и Bennettiales. На этом основании название *Cycadites*, по-видимому, должно использоваться в том же смысле, который вкладывался в него Р. Холден (Holden, 1914), предлагавшей временно сохранить его для таких видов, строение эпидермиса которых остается еще не выясненным и которые, в свою очередь, не могут быть привязаны к одному из родов естественной системы растений, вследствие почти полного совпадения своих внешних морфологических признаков. Понятно, что на современном этапе в объем формального рода *Cycadites* могут попадать не только представители внешне тождественного *Paracycas*, но и некоторые *Pseudocycas*, у которых из-за плохой сохранности материала жилки на сегментах почти или совершенно не видны, а срединный желобок легко может быть принят за среднюю жилку.

Из литературы хорошо известен совершенно аналогичный пример с родом *Taeniopteris* Brongn. (Brongniart, 1828—1836), из которого при более детальном изучении впоследствии были выделены род *Nilssoniopteris* Nath. (Nathorst, 1909) с беннеттитовым типом строения эпидермиса и род *Doratophyllum* Harris (Harris, 1932a), имеющий эпидермис цикадо-

вого типа, тогда как *Taeniopteris* и по сей день служит для обозначения морфологически сходных лентовидных листьев, которые по тем или иным обстоятельствам не могут быть изучены микроскопически.

На территории Советского Союза (юрские отложения Грузии) представители рода *Paracycas* были обнаружены почти одновременно: Г. В. Делле — в байосе и бате Ткварчельского угленосного бассейна, и М. П. Долуденко и Ц. И. Сванидзе — в бате Ткибульского угленосного бассейна и в келловее бассейна р. Риони (окрестности сел. Цеси). Первоначально отпечатки *Paracycas* из Ткварчели были определены Делле как *Cycadites brevipinnatus* Delle (Делле, 1960; Делле — в «Основах палеонтологии», 1963), однако после того, как у этих листьев удалось изучить строение эпидермиса, стало очевидно, что они принадлежат *Paracycas* (Делле, 1964). Огромное количество образцов *Paracycas brevipinnata* Delle было обнаружено Долуденко и Сванидзе в келловее окрестностей сел. Цеси. Это позволило детально изучить строение эпидермиса, отметить широкий внешний полиморфизм листьев этого вида и в результате составить его более полный диагноз. В тех же келловейских отложениях, кроме того, были найдены еще два новых вида — *Paracycas: P. raripinnata* Dolud. и *P. intermedia* Dolud., а в бате Ткибули собраны отпечатки, определяемые как *P. cteis* (Harris) Harris f. *spinulata* Dolud. f. nov. (Долуденко, Делле, Сванидзе, 1968).

Так как род *Paracycas* был установлен совсем недавно и его родовой состав был ограничен типовым видом, целесообразно привести диагноз этого рода из работы Харриса (Harris, 1964) с учетом отдельных деталей, выявленных при изучении новых описанных ниже видов.

Листья простоперистые, равномерно сегментированные. Сегменты прикрепляются всем основанием к боковым сторонам ближе к верхней поверхности стержня. Сегменты линейные, цельные, плоские, с единственной утолщенной средней жилкой; других жилок нет. Кутикула относительно тонкая. Все клетки эпидермиса с прямыми стенками. Листья гипостомные. Устьица расположены двумя широкими неразделенными полосами по обе стороны от средней жилки; в полосах устьица рассеяны и различно ориентированы. Устьица гаплохейльные, погруженные, с кольцом из почти одинаковых побочных клеток, более кутинизированных со стороны, обращенной к устьичной щели.

Т и п о в о й в и д: *Cycadites cteis* Harris (Harris, 1952).

Отпечатки листьев *Paracycas* в настоящее время известны: из байоса Англии (Йоркшир) — *P. cteis*; из байоса Грузии (Ткварчели) — *P. brevipinnata*; из бата Грузии (Ткварчели, Ткибули) — *P. brevipinnata*, *P. cteis* f. *spinulata*; из келловее Грузии — *P. brevipinnata*, *P. intermedia*, *P. raripinnata*. Таким образом, все известные находки рода *Paracycas* приурочены к Европейской провинции Индо-Европейской палеофлористической области.

Paracycas brevipinnata Delle

Табл. XX, 1—7; табл. XXI, 1—7; табл. XXII, 1—4

1964. *Paracycas brevipinnata* Делле. Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна (Закавказье), стр. 9 (только название).
1933. *Cycadites saladinii* Принада. Юрские растения Ткварчельского угленосного бассейна в Закавказье, стр. 17, табл. II, фиг. 42 (?), 5 (?); табл. III, фиг. 11; табл. IV, фиг. 8.
?1933. *Pterophyllum* cf. *braunianum* Принада (там же), стр. 23, табл. III, фиг. 10.
1960. *Cycadites brevipinnatus* Делле. Новые данные о юрской флоре Ткварчели, стр. 1151 (упоминание).
1963. *Cycadites brevipinnatus* Делле — в «Основах палеонтологии». Голосеменные и покрытосеменные, стр. 143, табл. VI, фиг. 2 (только изображение).
1967. *Paracycas brevipinnata* Делле. Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна (Закавказье), стр. 98—99, табл. XXI, фиг. 7—11.

Г о л о т и п происходит из верхних слоев порфиритовой свиты (байос), правого берега р. Гализги, Ткварчельский угленосный бассейн, Грузия, обр. 85 (Делле, 1967, табл. XXI, фиг. 8, 10, 11).

Д и а г н о з (по Делле, 1967). Листья некрупные, густо и равномерно сегментированные, в очертании продолговато-линейные, несколько суживающиеся к верхушке и основанию, черешковые. Полная длина неизвестна, но не менее 100—150 мм, ширина 10—(20) — 35 мм. Стержень прямой, массивный с поверхности четко продольностручатый, шириной до 6 мм. Сегменты узко линейные, короткие, 6—(9) — 13 мм, иногда до 17 мм длины и 0,5 — (1,5) — 2 мм ширины, у верхушки слегка серповидно изогнутые, тупые или приостренные; они либо соприкасаются краями, либо черепитчато налегают друг на друга и располагаются не совсем в одной плоскости со стеблем, так как вблизи основания немного перекручены, отчего и выглядят в этих местах несколько суженными. В середине листа сегменты имеют почти перпендикулярное направление по отношению к стержню, в базальной и апикальной частях угол их наклона уменьшается.

Строение эпидермиса верхней и нижней поверхностей листа различно. Эпидермис верхней поверхности состоит из тонкостенных узких удлинённых клеток. Основания волосков отсутствуют. Клетки нижней поверхности листа вне устьичных полос — длинные, узкие, веретеновидные, в устьичных полосах — более короткие и широкие, многоугольные, изодиаметрические, по-видимому, слегка выпуклые. Устьица с кольцом из шести—девяти побочных клеток, стенки которых со стороны, обращенной к устьичной щели, кутинизированы сильнее остальных и нависают над замыкающими, образуя подобие папилл. Апертура имеет узкоовальные очертания. На ширину каждой устьичной полосы приходится семь—десять устьиц. На всей нижней поверхности встречается большое количество оснований волосков, которые обычно занимают две—четыре клетки и имеют почти округлую форму.

Эпидермис стержня состоит из рядов однообразных вытянутых в длину клеток, среди которых встречаются довольно многочисленные, ориентированные вдоль стержня устьица и продолговатоовальные основания волосков.

О п и с а н и е. В коллекции имеется свыше 50 образцов очень хорошей сохранности. На всех отпечатках сохранилась фитолейма, однако кутикула *Paracycas* очень тонкая и получить хорошие препараты трудно. Изучение большого количества отпечатков позволило получить почти исчерпывающее представление о возможном полиморфизме большинства признаков *P. brevipinnata*, что отчетливо иллюстрируется табл. 1. К сожалению, ни одного листа с полностью сохранившейся верхушкой найти не удалось, однако так как среди образцов оказались отпечатки приверхушечных частей (табл. XX, 1; табл. XXI, 7), было сделано заключение о том, что листья *P. brevipinnata* к верхушке постепенно суживались. Чрезвычайно интересным оказался и отпечаток (табл. XXII, 4), принадлежащий самому основанию листа, на котором виден длинный (125 мм) и толстый (около 5 мм) черешок. Все прочие признаки этого вида отражены в диагнозе. К числу наиболее характерных внешних особенностей, облегчающих его распознавание, относятся: сочетание весьма ограниченных по длине сегментов (отсюда данное ему видовое название) с широким и массивным, при сравнительно мелких общих размерах листа, стеблем и своеобразный характер сегментации. Из-за того, что сегменты, прикрепляясь сбоку ближе к верхней поверхности стержня, располагались не совсем в одной с ним плоскости, а были немного повернуты почти от самого основания и к тому же или соприкасались краями, или черепитчато налегали друг на друга, они на отпечатках выглядят несколько суженными в своей базальной части (на месте поворота). Кроме того, по-

сколькo остается видимой не вся ширина сегментов, то проходящая по центру жилка кажется несколько смещенной к их (видимому, а не истинному) нижнему краю.

С р а в н е н и е. От типа рода — *Paracycas cteis* (Harris) Harris — *P. brevipinnata* отличается в целом намного меньшими размерами, значительно более короткими загнутыми у верхушки и перекрученными вблизи основания сегментами, а также очень тесным, большей частью черепитчатым, их расположением. Отличия от ниже описываемых *P. intermedia* Dolud., *P. raripinnata* Dolud. и *P. cteis* (Harris) Harris f. *spinulata* Dolud. см. в разделах «Сравнение» соответствующих видов, а также на табл. 1 в тексте.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обр. № 9/3, 9/32, 9/65, 9/73, 9/74, 9/121, 10/15, 10/16, 10/18, 10/19, 10/21, 10/178, 10/183, 10/186, 10/193, 10/318, 37, 39, 40, 53, 55, 77, 174, 180, 184, 190, 252, 409, 420, 421 и др.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Байос, бат и келловой Грузии.

Paracycas intermedia Doludenko, sp. nov.¹

Табл. XXIII, 1—8

Г о л о т и п: ТГУ, № 9/97, р. Барула, келловой, табл. XXIII, 1, 2, 4, 6, 8.

Д и а г н о з. Листья некрупные, полная длина неизвестна, ширина 30—40 мм. Сегменты линейные или слегка серповидные, длиной 15—25 мм, шириной 1,5—2 мм. Единственная средняя жилка четкая, но лишь слегка выпуклая. Нижний край сегмента у основания низбегающий. Верхушки сегментов суженные и слабо закругленные. Расстояние между сегментами около 1 мм. Стержень узкий — 1—2 мм, продольноструйчатый. Верхний эпидермис состоит из тонкостенных узких и длинных клеток. Одноклеточные основания волосков встречаются довольно часто. Нижний эпидермис также образован узкими, сильно вытянутыми в длину клетками с очень тонкими стенками. Устьичные полосы, расположенные по обе стороны от центральной жилки, сравнительно неширокие. Устьица окружены кольцом из семи—девяти побочных клеток, кутинизированных сильнее, чем остальные клетки эпидермиса. По всей нижней поверхности также встречаются одноклеточные основания волосков.

О п и с а н и е. В коллекции имеется только два отпечатка листьев этого вида. Голотип, изображенный на табл. XXIII, 1, 2, представляет собой фрагмент приверхушечной части листа, длина которого 50 мм, а ширина в нижней части около 40 мм. На фиг. 10 хорошо виден низбегающий нижний край сегментов. Сегменты линейные или слегка серповидные, суживающиеся кверху, с закругленными верхушками, прикрепленные к узкому стержню на расстоянии 1 мм друг от друга. Жилка одна, слабо-выпуклая. Размеры листьев этого вида приведены в табл. 1 в тексте. Из-за плохой сохранности материала не удалось получить достаточно хороших препаратов. Отдельное устьице представлено на табл. XXIII, 5. Участок верхнего эпидермиса приведен на фиг. 6 этой же таблицы. Отдельные клетки на нем видны плохо, однако нетрудно заметить основания волосков. В увеличенном виде основания двух волосков изображены на фиг. 4 и 8 той же таблицы.

С р а в н е н и е. От *Paracycas cteis* (Harris) Harris новый вид отличается меньшими размерами листьев, имеющих более узкий стержень и менее длинные сегменты, а также более острым углом отхождения последних от стержня. Кроме того, расстояние между сегментами у *P. intermedia* больше, чем у *P. cteis*; оно почти всегда постоянно и равно 1—

¹ *Intermedia* (лат.) — промежуточная.

Вид	Номер образца	Длина фрагмента листа, мм	Ширина листа, мм	Ширина стержня, мм	Длина сегмента, мм	Ширина сегмента, мм	Угол при- крепле- ния, град.	Симмет- ричность листа	Расстоя- ние между сегмента- ми, мм
<i>P. brevipinnata</i> Delle	39 (табл. XXI, 1)	134	14	2,5—3	7—8	1,5 (лев.) 2 (прав.)	40 80—90	ас	Сегменты соприкасают- ся или черепитчатого налегают друг на друга
	190 (табл. XXII, 1)	116	15—16	2—2,5	7—8	2	50	с	
	178 (табл. XX, 1)	158	10—15	1—1,5	6—9	2	40—45	с	
	184 (табл. XX, 4)	100	21—24	5—7	8—11	1,5—2	65—75	ас	
	408 (табл. XX, 2)	88	19	5	6—7	1,5	60—85	ас	
	53	144	18—20	2—3	8—11	1,5—2	45—95	ас	
	186	80	15	1,5	7—8	1,5	55	с	
	184/1	50	20	7	8	1,5	85—90	ас	
	193 (верх.)	80	4—9	1,5	1,5—4	0,5—2	40—90	ас	
Пределы изменчивости <i>P. brevipinnata</i> Delle		50—158	4—24	1,7	1,5—14	0,5—2	40—95	с — ас	
<i>P. intermedia</i> Dolud.	9/97 (табл. XXIII, 1, 2)	42	33	1	15—23	1,5—2	40—60	ас	1
	9/106 (табл. XXIII, 3, 7)	85	—	1,5—2	25	1,5—2	70—75	ас	1
Пределы изменчивости <i>P. intermedia</i> Dolud.		42—85	33	1—2	15—25	1,5—2	40—75	ас	1
<i>P. raripinnata</i> Dolud.	9/24 (табл. XXIV, 1, 6)	50	—	1	55	1—2	30—45	ас	2—3
	217 (табл. XXV, 1, 4)	70	—	1,5—2	36	1—1,5	50—60	ас	3—4
	65 (табл. XXV, 5, 7)	53	—	1,5—2	60	1—1,5	60—65	—	3—5
	9/25 (табл. XXIV, 2; табл. XXV, 6)	50	—	1,5—2	20	1—1,5	35—50	с	3—4
	9/66	—	—	—	40	2	—	—	—
	9/23+9/67	—	—	—	80	2—2,5	—	—	—
	9/125	20	—	1	—	1,5	40—50	—	4
	7/56	50	—	2	45	1,5	75—80	—	2—2,5
Пределы изменчивости <i>P. raripinnata</i> Dolud.		20—70	—	1—2	20—80	1—2,5	30—80	с—ас	2—5

2 мм. *P. intermedia* отличается от вышеописанного *P. brevipinnata* более длинными сегментами и более узким стержнем. Сегменты *P. brevipinnata* черепитчато налегают друг на друга или по крайней мере соприкасаются краями, в то время как у *P. intermedia* расстояние между сегментами равно 1—2 мм. Кроме того, от всех известных к настоящему времени видов *Paracycas P. intermedia* отличается наличием оснований волосков на верхней поверхности листа. У других известных видов они имеются только на нижнем эпидермисе.

От *P. raripinnata*, который описывается дальше, *P. intermedia* отличается более короткими сегментами, менее выпуклой средней жилкой и меньшим расстоянием между сегментами (у *P. raripinnata* оно составляет от 2 до 5 мм).

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обр. 9/97, 9/106.

Paracycas raripinnata Doludenko, sp. nov.¹

Табл. XXIV, 1—6; табл. XXV, 1—7

Г о л о т и п: ТГУ, № 65, р. Барула, келловой, табл. XXIV, 3; табл. XXV, 2, 3, 5, 7.

Д и а г н о з. Листья крупные, широкие с редко расставленными сегментами и тонким стержнем. Ширина листа более 100—150 мм, стержня — 1—1,5 мм; расстояние между сегментами 2—5 мм. Сегменты линейные, узкие — до 1—1,5 мм ширины, длина свыше 75 мм, отходят от стержня под углом 45—75°. Нижний край сегмента у основания избегающий. Средняя жилка четкая, сильно выдающаяся на нижней стороне в виде треугольного валика. Кутикула тонкая. Верхний эпидермис состоит из узких и длинных клеток. Волоски и кутикулярные выросты отсутствуют. Клетки нижнего эпидермиса, расположенные по краям листа и в центральной полосе под жилкой, узкие и длинные, тонкостенные, образуют не очень четкие ряды. В устьичной полосе клетки обычно более короткие и многоугольные, рядов не образуют. Устьичные полосы не широкие; на ширину их приходится три — пять устьиц. Устьица немногочисленные, окружены кольцом из семи — девяти побочных клеток, которые кутинизированы несколько больше, чем остальные клетки эпидермиса. Устьица большей частью ориентированы вдоль длины сегмента. На нижней поверхности листа довольно часто встречаются основания волосков.

О п и с а н и е. В коллекции имеется восемь отпечатков листьев и отдельных сегментов этого вида. На табл. XXIV, 1, 6 изображен отпечаток верхушечной части слегка асимметричного листа. Стержень тонкий — 1—1,5 мм. Сегменты длинные — свыше 60 мм — и узкие — 1—2 мм — с сильно выдающейся центральной жилкой. Нижний край сегментов избегающий. Сегменты левой половины листа прикрепляются к стержню под углом 45°, с интервалом в 5,5 мм, правой половины — под углом 35—40°, с интервалом в 3—4 мм. Лист, изображенный на табл. XXIV, фиг. 2, в основном отличается от последнего менее острым углом прикрепления сегментов к стержню. У двух других фрагментов листьев (табл. XXV, 1, 4, 5, 7) также хорошо выражены признаки этого вида — длинные узкие сегменты с выпуклой средней жилкой (табл. XXV, 7), которые отходят от стержня с интервалом в 3—5 мм. На одном из образцов (табл. XXV, 1, 4) справа сверху виден сегмент, который раздваивается. Размеры изученных листьев приведены в табл. 1 в тексте. На участке нижнего эпидермиса (табл. XXIV, 3; табл. XXV, 3) сверху виден край листа, за которым идет узкая устьичная полоса и еще ниже безустьичная зона, расположенная под средней жилкой; видны также темные основания волосков. Два устьица представлены на табл. XXV, 2.

¹ *Rarus* (лат.) — редкий, *pinnatus* (лат.) — перистый.

За голотип принят лист, изображенный на табл. XXV, 5, 7, а строение его эпидермиса представлено на табл. XXIV, 3а и табл. XXV, 2, 3.

С р а в н е н и е. От других видов рода *P. raripinnata* отличается очень длинными, редко расставленными сегментами с выпуклой средней жилкой. Наиболее близким видом является *P. intermedia*, у которого, однако, расстояние между сегментами не превышает 1—2 мм, в то время как у *P. raripinnata* оно достигает 2—5 мм. По строению эпидермиса *P. raripinnata* наиболее близок к *P. brevipinnata*, но имеет, в отличие от последнего, более узкие устьичные полосы и, по-видимому, относительно правильную ориентацию устьиц, чем также выделяется среди остальных известных видов этого рода.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обр. 36, 65, 217, 9/23, 9/24, 9/25, 9/66, 9/67, 9/125; р. Цинцикла-Геле, обр. 7/56.

Род *Pseudoctenis* Seward, 1911

Род *Pseudoctenis* установлен Сьюордом для отпечатков, сходных с *Ctenis*, но без анастомозов между жилками. Диагноза своего нового рода Сьюорд не дает, а лишь приводит характерные черты рода *Ctenis*, на который похож *Pseudoctenis*. Сьюорд описывает два вида — типовой *P. eathiensis* (Richard) Sew. и *P. crassinervis* Sew., но диагноза их также не дает.

Через два года Галле (Halle, 1913) описывает два новых вида *Pseudoctenis* — *P. ensiformis* Halle и *P. cf. medlicottiana* (Old. et Morr.) — из юрских отложений Земли Грейама (Антарктида) и отмечает, что ни разу не встретил анастомозирующих жилок. Однако впоследствии на типовом образце, хранившемся в Стокгольме, в одном из сегментов были обнаружены две слившиеся жилки. Это обстоятельство заставило, по-видимому, Сьюорда несколько изменить характеристику рода *Pseudoctenis* и в 1917 г. (Seward, 1917) он пишет, что род *Pseudoctenis* был установлен для отпечатков, сходных с *Ctenis sulcicaulis*, но отличающихся от последнего почти полным отсутствием пересечения (анастомоз) жилок. Сьюорд отмечает, что некоторые отпечатки с узкими сегментами, очень сходные с *Zamites*, можно отличить от последнего рода по избегающему нижнему краю сегмента. Итак, вместо полного отсутствия анастомоз — почти полное их отсутствие.

Харрис (1932а), изучивший два новых вида *Pseudoctenis* — *P. spectabilis* Harris и *P. depressa* Harris — из Гренландии, выдвигает в качестве основного признака для выделения рода *Pseudoctenis* и разделения его с морфологически близким *Pterophyllum* эпидермальное строение листьев. Исследование эпидермиса двух описанных из Гренландии видов показало, что листья рода *Pseudoctenis* имеют цикадовый тип строения эпидермиса, в то время как для *Pterophyllum* характерен беннеттитовый тип. Что же касается единственного случая анастомозирующих жилок, обнаруженных в одном сегменте *Pseudoctenis ensiformis*, то Харрис считает, что случайные анастомозы жилок можно наблюдать у многих растений (Harris, 1932а, стр. 20), но надо помнить, что это редчайшее исключение, а не правило, и его нельзя в данном случае вводить в диагноз, тем более что иногда анастомозы могут быть результатом плохой сохранности материала.

В последующие 30 лет было описано восемь видов *Pseudoctenis*, у которых удалось изучить строение эпидермиса, и около 10 видов, не имеющих эпидермальной характеристики вследствие плохой сохранности материала. К первой группе относятся следующие: *Pseudoctenis depressa* Harris и *P. spectabilis* Harris (Harris, 1932а); *P. cteniforme* (Nath.) Harris (Florin, 1933а; Harris, 1950); *P. locusta* Harris (Harris, 1949b, 1964); *P. oleosa* Harris (Harris, 1949b, 1964); *P. herriesii* Harris (Harris, 1950, 1964); *P. florinii* Lundblad (Lundblad, 1950), *P. lanei* Thomas (Harris, 1950, 1964). В 1964 г. выходит работа Харриса (1964), в которой он сводит все виды *Pseudoctenis*

из Йоркшира и дает диагноз этого рода, перевод которого мы приводим ниже.

Д и а г н о з. Листья крупные, удлинённые, простоперистые. Сегменты широкие или узкие и продолговатые, ланцетные или параллельно-крайние, отходят от стержня сбоку. Края сегментов цельные, верхушка усеченная или суженная, основание расширенное или суженное. Жилки многочисленные, параллельные, простые или вильчатые, не анастомозирующие. Листовая пластинка толстая. Листья гипостомные. Устьица рассеянные, ориентированы различно или продольно (по отношению к краю сегмента); устьица гаплогейные, замыкающие клетки погружены в кутинизированное углубление, образованное кольцом побочных клеток. Стенки клеток прямые или почти прямые.

Т и п о в о й в и д. *Zamites eathiensis* Richard, 1884.

В дискуссии, посвященной этому роду, Харрис еще раз подчеркивает, что, как правило, анастомозы жилок у *Pseudoctenis* отсутствуют и что редкие, случайные анастомозы встречаются и у некоторых других листьев с параллельным жилкованием. Кроме того, бывают и ложные анастомозы как результат сохранности листьев. Поэтому главный критерий для определения рода *Pseudoctenis* — строение эпидермиса листьев. Харрис указывает, что листья *Pseudoctenis*, несомненно, принадлежат цикадовым, поскольку была найдена мужская шишка *P. lanei* (Thomas, Harris, 1960), строение эпидермиса которой также известно.

В келловейских отложениях р. Барулы обнаружено большое количество отпечатков листьев *Pseudoctenis* с относительно хорошо сохранившейся кутикулой. Некоторые из них удалось отождествить с ранее известными видами *P. oleosa*, *P. aff. eathiensis*, *P. aff. lanei*, другие оказались новыми. В основном это большие листья с крупными ланцетными сегментами и толстым стержнем. Верхушки всех сегментов заостренные. Основания суженные и даже перетянутые (*P. barulensis*, *P. latus*, *P. oleosa*, *P. sp. B*) или нижний край сегмента избегающий (*P. eathiensis*, *P. lanei*, *P. sp. A*). Строение эпидермиса всех видов, также характерное для *Pseudoctenis*. Исключением является лишь *P. magnifolius*, клетки эпидермиса которого и устьица образуют четкие ряды, чего у других видов *Pseudoctenis* пока не было отмечено. Однако строение устьичного аппарата их не отличается от *Pseudoctenis*, поэтому мы и отнесли отпечатки к этому роду. Что касается жилкования, то можно отметить, что анастомозирующих жилок не обнаружено. Жилки простые или некоторые из них вильчато делятся у самого основания сегмента. Дальше жилки идут почти параллельно и у большинства видов примерно с середины сегмента постепенно начинают выходить в края листа. До верхушки доходит только несколько самых средних жилок.

Pseudoctenis barulensis Doludenko, sp. nov.¹

Табл. XXVI, 1—6; табл. XXVII, 1—6

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 10/10, р. Барула, келловей, табл. XXVI, 1, 6, табл. XXVII.

Д и а г н о з. Листья сравнительно небольшие с ланцетными сегментами. Ширина стержня 3—4 мм, на нем четко выражены продольные узкие ребрышки. Сегменты небольшие, 30—55 мм длины, 4—7 мм ширины, постепенно суживаются к острой верхушке и резко к основанию. В середине листа на ширину его приходится 12—14 жилок. Верхний эпидермис состоит из многоугольных клеток с закругленными углами, расположенных беспорядочно и лишь у самого края листа образующих короткие очень нечеткие ряды. Нижний эпидермис образован четырех- и многоугольными

¹ Видовое название по р. Барула.

клетками, собранными рядами, но не очень четкими. Почти все клетки нижнего эпидермиса несут по одной выпуклой папилле. Устьяца собраны в очень слабоограниченные устьичные полосы, ориентированы вдоль края сегмента. Устьяца слабопогруженные, окружены кольцом из шестисеми побочных клеток, снабженных папиллами, которые смещены в сторону устьичной щели.

О п и с а н и е. В коллекции имеется восемь отпечатков фрагментов листьев этого вида, очень сходных между собой. Несколько отличаются сегменты верхушечной части листа (табл. XXVI, 3), где они уже и нижний край их слабонизбегающий. Не помещена на таблице из-за плохой сохранности фотография самого крупного фрагмента листа, длина которого равна 120 мм.

У этого листа ширина стержня достигает 3—4 мм, а расстояние между соседними сегментами больше, чем у остальных листьев, в том числе и у отпечатка, изображенного на табл. XXVI, 1.

С р а в н е н и е. Описанный вид обнаруживает некоторое сходство с *P. cteniforme* (Nath.) Harris (Florin, 1933a; Harris, 1964) и *P. lanei* Thomas (Thomas, 1913; Harris, 1964). Однако от первого вида он четко отличается тем, что не имеет папилл на клетках верхнего эпидермиса, в то время как у *P. cteniforme* они очень четко выражены (Florin, 1933b, табл. 9, фиг. 4). Кроме того, основание сегментов *P. barulensis* перетянутое, а у *P. cteniforme* нет. От *P. lanei*, с которым *P. barulensis* обнаруживает большое сходство по строению эпидермиса, последний отличается гораздо меньшими размерами листа, перетянутым основанием, а также тем, что клетки нижнего эпидермиса образуют ряды, хотя и не всегда четкие. От мелколистного вида *P. crassinervis* (Seward, 1911) *P. barulensis* отличается иным основанием сегментов, более густым жилкованием и более нежными и тонкими жилками. Некоторое морфологическое сходство *P. barulensis* имеет с *P. weberi* (Sew.) Grun., описанным Сьюордом (1907) из Грузии как *Zamites weberi*, и переведенным Принадой (Криштофович, Принада, 1934) в род *Pseudoctenis*. Листья этого вида имеют перетянутые в основании сегменты, широкий стержень. Однако сегменты расположены у *P. weberi* очень тесно и они шире и длиннее, чем у *P. barulensis*. Кроме того, строение эпидермиса этих двух видов различно (устное сообщение Г. В. Делле, изучившей *P. weberi* из Ткварчельского угленосного бассейна).

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 10, обр. 10/1, 10/6, 10/7, 10/10, 10/11, 10/30.

Pseudoctenis aff. *eathiensis* (Richard) Seward

Табл. XXVIII, 1—5

О п и с а н и е. В коллекции имеется один отпечаток и противоотпечаток листа этого вида, представленный на табл. XXVIII, 1, 3. Это фрагмент не крупного листа с тонким (в 2—3 мм) стержнем, от которого с интервалом в 5—6 мм отходят сегменты. Сегменты линейноланцетные, слегка суживающиеся к верхушке и основанию. Длина их около 60 мм, ширина в средней части 5—6 мм. Края сегментов почти параллельные, нижний край сильно низбегающий. Жилки тонкие, слабозаметные. Из основания выходят пять-шесть жилок, некоторые из них дихотомируют, так что в средней части листа насчитывается восемь жилок. Сегменты правой стороны прикрепляются под углом 40—45°, левой под углом 25—30°. Кутикула относительно толстая. Листья гипостомные. Верхний эпидермис (табл. XXVIII, 2) состоит из многоугольных клеток, расположенных без определенного порядка. Нижний эпидермис (табл. XXVIII, 4, 5) состоит тоже из многоугольных клеток, образующих более или менее четкие ряды. Устьяца расположены по всей нижней поверхности листа довольно редко и неравномерно, ориентированы параллельно краю сегмента. Устьяца

гаплохейльные, погруженные, окружены кольцом побочных клеток, внутренние стенки которых кутинизированы сильнее, чем остальная часть клеток, и образуют утолщенное кольцо над замыкающими клетками.

С р а в н е н и е. По своему внешнему облику этот отпечаток наиболее сходен с *P. eathiensis* из верхней юры Шотландии, особенно с отпечатком на табл. VIII, 32 (Seward, 1911), однако отличается от образца, принятого Сьюордом за голотип (там же, табл. X, 45). Кроме того, наш отпечаток обнаруживает значительное сходство с *P. lanei* Thomas из средней юры Англии (Harris, 1964), однако отличается от последнего иным строением эпидермиса — у *P. lanei*, имеющего глубоко погруженные устьяца, на клетках нижнего эпидермиса находятся многочисленные крупные папиллы, которые на образце из Грузии полностью отсутствуют. Кроме того, листья *P. lanei*, как правило, намного крупнее. Поскольку строение эпидермиса листьев *P. eathiensis* из Шотландии неизвестно, вследствие чего детальное сравнение с шотландским материалом невозможно, мы относим наш отпечаток по морфологическому сходству к *P. esthiensis*, но со знаком aff.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 10, обр. 227, 258.

Pseudoctenis latus Doludenko, sp. nov.¹

Табл. XXIX, 1—4; табл. XXX, 1—5

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 9/20, р. Барула, келловой, табл. XXIX, 1, табл. XXX.

Д и а г н о з. Листья очень крупные. Стержень широкий (9—12 мм) с тонкими продольными ребрышками. Сегменты длинные (более 170 мм) и широкие (20—22 мм), сильно перетянутые в основании, постепенно суживающиеся к верхушке. На ширину сегмента приходится 30—35 выпуклых жилок. Расстояние между соседними сегментами 25—40 мм. Верхний и нижний эпидермис сложен многоугольно-округлыми клетками, расположенными беспорядочно. Папилл и оснований волосков на верхней поверхности листа нет, на нижней имеются редкие выпуклые папиллы. Устьяца разбросаны по всей нижней поверхности листа, большинство из них ориентировано вдоль края сегмента. Замыкающие клетки погруженные, окружены кольцом из восьми-девяти побочных клеток, не отличающихся от остальных клеток эпидермиса.

О п и с а н и е. В коллекции имеются три отпечатка фрагментов листьев этого вида и один экземпляр почти полного сегмента. Голотип изображен на табл. XXIX, 1, а строение его эпидермиса на таблице XXX. Сегменты этого листа полностью не сохранились, однако найден отпечаток почти полного сегмента, строение эпидермиса которого сходно с эпидермисом голотипа. Поэтому мы можем представить себе, как велики были сегменты. Характерной особенностью этого вида является то, что устьяца почти не выделяются на нижнем эпидермисе (табл. XXX, 2, 4, 5), поскольку побочные клетки ничем не отличаются от остальных клеток.

С р а в н е н и е. Из всех известных видов *Pseudoctenis* описанный вид более всего похож на *P. locusta* Harris (Harris, 1964), но хорошо отличается от него более длинными сегментами, более густым жилкованием и иным строением эпидермиса. Кроме того, отличительным признаком *P. locusta* является то, что сегменты его короткие и широкие и большинство жилок выходит в край. От остальных видов *Pseudoctenis*, изученных к настоящему времени (Harris, 1964, стр. 71—72), он хорошо отличается многими чертами, и прежде всего своими размерами. По внешнему облику *P. latus* напоминает *P. amurensis* Новорок., который отнесен теперь к роду *Heilungia* (Принада, 1956а; Лебедев, 1965). Среди отпечатков *Pseudoctenis*,

¹ *Latus* (лат.) — широкий.

собранных в окрестностях сел. Цеси, имеется еще один вид этого рода, сегменты которого столь же велики. Это *Pseudoctenis magnifolius* sp. nov., сегменты которого (табл. XXXI, 1) очень сходны с сегментами *P. latus*. Отличить их, однако, очень легко, поскольку строение эпидермиса этих листьев совершенно различно (табл. XXXI, 3; табл. XXXII, 2, 3, 4, 6, 7). Кроме того, у *P. magnifolius* жилкование гуще (табл. 2).

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 9, обр. 9/20, 9/33, 235, обн. 10, обр. 369.

Pseudoctenis aff. *lanei* Thomas

Табл. XXI, 4

О п и с а н и е. На табл. XXXI, 4 представлен фрагмент листа с узким (1,5—2 мм) стержнем, с продольными тонкими ребрышками. Сегменты длинные (до 85 мм), ланцетные, довольно редко расставленные, постепенно суживающиеся к острой верхушке и основанию. Нижний край сегментов слегка низбегающий. Ширина сегментов в средней части равна 5 мм, число жилок здесь восемь — десять. Жилки очень тонкие и слабо выражены.

С р а в н е н и е. Описанный отпечаток имеет наибольшее сходство с *P. lanei*, но отнесен к этому виду со знаком aff., поскольку, в отличие от английских образцов *P. lanei*, имеет тонкий стержень, кроме того, строение эпидермиса грузинских отпечатков изучить не удалось.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 13, обр. 272.

Pseudoctenis (?) *magnifolius* Doludenko, sp. nov.¹

Табл. XXXI, 1—3; табл. XXXII, 1—7

Г о л о т и п: ТГУ, № 9/18, р. Барула, келловей, табл. XXXII, 1, 2, 4, 6, 7.

Д и а г н о з. Листья крупные с очень длинными (более 135 мм) и широкими (25—32 мм) сегментами. Верхушка сегмента, по-видимому, заостренная. В средней части сегмента проходит примерно 50 тонких, но четких жилок. Верхний эпидермис состоит из однообразных многоугольно-округлых клеток с толстыми стенками, вытянутых параллельно краю сегмента так, что длина клетки в два-три раза превышает ее ширину. Все клетки верхнего и нижнего эпидермиса образуют очень четкие ряды. Нижний эпидермис состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос. Расстояния между устьичными полосами неодинаковые. Безустьичные зоны состоят из четырех- или многоугольных клеток с толстыми стенками. На углах, в местах сочленения антиклинальных стенок клеток, имеются кутикулярные утолщения в виде слегка выпуклых зубцов. Устьица в полосе обычно располагаются довольно четко выдержанными рядами, на ширину полосы приходятся два, реже одно или три устьица. Устьица амфициклические или неполностью амфициклические. Побочных клеток — от четырех до восьми, две из них полярные, терминальные. Соседние в ряду устьица разделены одной-двумя клетками.

О п и с а н и е. В коллекции имеется большое количество обрывков сегментов этого вида, но полных сегментов найти не удалось. На табл. XXXI, 2, и табл. XXXII, 1 изображены фрагменты средней части сегментов, а на табл. XXXII, 5 и табл. XXXI, 1 — верхушки. Это лучшие по сохранности образцы. Что же касается строения эпидермиса, то следует отметить, что кутикула сохранилась на всех отпечатках и удалось получить вполне удовлетворительные препараты. Несмотря на то, что имеются только обрывки сегментов, мы выделили новый вид, так как эпидермис листьев *P. magnifolius* имеет очень характерное строение.

¹ *Magnifolius* (лат.) — крупнолистный.

Характерные черты сегментов описанных видов *Pseudoctenis*

Виды <i>Pseudoctenis</i>	Длина, мм	Ширина, мм	Число жилок	Основание	Нижний край	Верхушка	Стержень, мм
<i>P. barulensis</i> sp. nov.	30—55	4—7	12—14	Перетянутое	—	Заостренная	3—4, с продольными ребрышками
<i>P. aff. eathien-</i> <i>sis</i> (Richard) Sew.	55—60	5—6	8	Ровное или едва суженное	Слегка низбегающий	—	2—3, гладкий
<i>P. latus</i> sp. nov.	>170	20—22	30—35	Перетянутое	—	Заостренная	9—12, с тонкими продольными ребрышками
<i>P. aff. lanei</i> Thomas	80—85	5—6	8	Суженное	Слегка низбегающий	Заостренная	1—2
<i>P. magnifolius</i> sp. nov.	135	25—32	50	—	—	Заостренная	—
<i>P. oleosa</i> Harris	80—130	8—11	10—16	Суженное	—	—	9—10, с четкими продольными ребрышками
<i>Pseudoctenis</i> sp. A.	25—30	5—9	12—15	—	Сильно низбегающий	Закругленная	1—1,5, гладкий

С р а в н е н и е. *P. magnifolius* хорошо отличается от всех изученных видов *Pseudoctenis* очень крупными сегментами и своеобразным строением эпидермиса. Клетки верхнего и нижнего эпидермиса образуют четкие продольные ряды; существует резкая дифференциация на устьичные и безустьичные полосы; в местах сочленения клеток нижнего эпидермиса (в безустьичных полосах) на стенках их имеются выпуклые кутикулярные выросты; устьица в полосах расположены рядами. Эти и ряд других признаков резко отличают этот вид от всех других известных к настоящему времени видов *Pseudoctenis*.

Широкие и длинные сегменты, суженные сверху, с большим количеством четких жилок имеются также у *P. latus*, собранного в этом же местонахождении (табл. XXIX, 1—4), однако строение эпидермиса листьев последнего совершенно отлично от *P. magnifolius* (табл. XXX, 1—5). Кроме того, сегменты *P. latus* несколько уже и густота жилкования их меньше.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 9, обр. 196, 9/15, 9/17, 9/18, 9/22; обн. 10, обр. 287, обн. 13, обр. 395, р. Цинцкила-Геле, обн. 5, обр. 384, 390.

Pseudoctenis oleosa Harris

Табл. XXXIII, 1—4; XXXIV, 1—4

1949b. *Pseudoctenis oleosa* Harris. Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 45, стр. 580—585, рис. 8A, B и 9.

1964. *Pseudoctenis oleosa* Harris. The Yorkshire Jurassic flora, II. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms, стр. 78—82, рис. 34, 35 A—D.

О п и с а н и е. В коллекции имеются два хороших отпечатка (и их противоотпечатки) листьев этого вида. Один из них помещен на табл. XXXIII, 1, небольшая часть второго на табл. XXXIV, 1, 4. Последний представляет собой часть очень большого листа, так как длина сохранившегося фрагмента равна 320 мм, ширина (верхушки у большинства сегментов не сохранились) более 220 мм. Ширина стержня наверху 5 мм, внизу 8 мм. Стержень с продольными ребрышками. Сегменты длинные (90—130 мм), относительно широкие (8—11 мм), постепенно суживающиеся к острой верхушке и более резко к основанию. В средней части листа насчитывается 10—16 жилок. У второго отпечатка (табл. XX XIII, 1) сегменты уже и несколько короче, они суживаются к основанию, образуя в самой нижней части подобие черешка. Строение эпидермиса этих двух отпечатков очень сходно. Верхний эпидермис состоит из многоугольных клеток, не образующих ряды. Папилл и волосков нет. Нижний эпидермис (табл. XXXIII, 2, 3) также образован четырех- или многоугольными клетками, собранными в короткие и нечеткие ряды. Папиллы и волоски также отсутствуют. Устьица (табл. XXXIII, 4 и табл. XXXIV, 2, 3) разбросаны по всей нижней поверхности листа, ориентированы в основном вдоль края сегмента. Замыкающие клетки погружены, побочные образуют круг из шести — восьми клеток, кутинизированных сильнее вокруг щели.

С р а в н е н и е. Описанные листья очень сходны с отпечатками этого вида из Йоркшира (Harris, 1949b, 1964) как по внешнему облику, так и по строению эпидермиса, однако следует отметить, что сегменты образцов из Йоркшира, сужаясь, переходят в черешок (Harris, 1964, см. диагноз и рис. 34A, E), который на наших образцах так четко не виден. Однако это отличие нам кажется не столь существенным по той причине, что сохранность листьев не всегда такова, что хорошо видны все детали. Так, на рис. 35 A и C в работе Харриса (1964) этих черешков нет, а сегменты постепенно суживаются к основанию. В то же время на одном из наших отпечатков (табл. XXXIII, 1, справа) основания сегментов столь суженные, что их вполне можно принять за черешок.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 9, обр. 9/30, 233.

Г е о л о г и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Байос, бат Англии, келловой Грузии.

Pseudoctenis sp. A.

Табл. XXXV, 1—7

О п и с а н и е. В коллекции имеется лишь один отпечаток (и его противоотпечаток) с короткими, относительно широкими сегментами с закругленной верхушкой, нижний край которых сильно избегает по стержню. Длина сегментов 25—30 мм, ширина 5—9 мм, в середине сегмента 12—15 жилок. Стержень узкий (1—1,5 мм) и гладкий. Кутикула толстая, но плохой сохранности, так что вполне удовлетворительных препаратов приготовить не удалось, однако общее представление можно получить, изучив отдельные небольшие кусочки кутикулы (табл. XXV, 4—7). Верхний эпидермис состоит из многоугольных, беспорядочно расположенных клеток. Клетки нижнего эпидермиса сходны с клетками верхнего, но на многих клетках первого имеются крупные выпуклые папиллы, которые на табл. XXXV, 6 видны в виде округлых темных пятен. Устьица, по видимому, рассеяны по всей нижней поверхности листа, ориентированы в разных направлениях, окружены кольцом из шести-семи побочных клеток, снабженных большими папиллами. Папиллы, сливаясь, образуют мощное кутикулярное кольцо вокруг устьичной щели.

С р а в н е н и е. Описанный отпечаток отличается от всех других листьев *Pseudoctenis* из этого местонахождения (см. табл. 2 в тексте) рез-

ким избеганием нижнего края сегмента. Избегающий нижний край характерен также для *P. aff. eathiensis* (табл. XXVIII, 1, 3) и *P. aff. lanei* (табл. XXXI, 4), однако у двух последних видов это избегание очень слабое. В остальном же *Pseudoctenis* sp. A отличается от них. Просмотр всех видов, описанных в литературе, показывает, что, по-видимому, это новый вид. Однако, поскольку мы имеем только один отпечаток листа, и к тому же его верхушечной части, а полученные препараты кутикул вследствие плохой сохранности материала не дают полного представления о строении эпидермиса, выделение нового вида нам кажется преждевременным.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 9, обр. № 9/6.

Pseudoctenis sp. B.

Табл. XXXVI, 1—3

О п и с а н и е. Имеется один маленький отпечаток листа *Pseudoctenis* с круглым узким (1,5 мм) стержнем, на котором сохранился один неполный сегмент с постепенно суживающимся основанием. Нижний край сегмента слегка избегающий, что видно на противоотпечатке. Ширина сегмента 6 мм, число жилок равно шести. Жилки тонкие, но четкие. Верхний эпидермис не сохранился. Нижний образован многоугольными клетками с закругленными углами, на наружной поверхности клеток видны продольные тонкие полоски, по-видимому, кутикулярные складки. Немногочисленные устьица собраны в очень слабо ограниченные устьичные полосы, где расположены беспорядочно, ориентированы в разных направлениях. Устьица погруженные. Замыкающие клетки окружены кольцом из восьми побочных клеток. Стенки латеральных побочных клеток, прилегающие к замыкающим, сильно кутиinizированы. Папилл и оснований волосков нет. Принадлежность этого отпечатка к роду *Pseudoctenis* не вызывает сомнений, однако видовое определение затруднено. Строение эпидермиса этого отпечатка отличается от всех видов *Pseudoctenis*, описанных из этого района.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 10, обр. 322.

Pseudoctenis sp. C.

Табл. XXXVI, 4—5

О п и с а н и е. Маленький фрагмент листа *Pseudoctenis* (табл. XXXVI, 5) с относительно широким (4 мм) стержнем с продольной штриховкой и редко расставленными узкими сегментами имеет очень характерное строение эпидермиса, отличное от эпидермиса листьев всех описанных видов этого рода. Верхний и нижний эпидермис образован четырехугольными или, реже, многоугольными клетками, образующими довольно четкие ряды. На наружной поверхности большинства клеток нижнего эпидермиса имеются по два, иногда по три, продольных кутикулярных утолщения, похожих на складки (табл. XXXVI, 4). Устьица разбросаны по всей нижней поверхности листа более или менее равномерно и ориентированы параллельно краю сегмента. Замыкающие клетки погруженные, стенки побочных клеток, примыкающих к последним, сильно кутиinizированы.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Цинцила-Геле, обн. 5, обр. 382.

BENNETTITALES. БЕННЕТТИТОВЫЕ

Род *Nilssoniopteris* Nathorst, 1909

Род установлен Натгорстом в 1909 г., однако, диагноза его автор не приводит, а лишь указывает, что среди изученных им нильссоний встречаются отпечатки с дихотомирующими жилками и извилистыми стенками клеток; устьица у них располагаются только на нижней поверхности листа. Для этих отпечатков он предлагает название *Nilssoniopteris* (*N. tenuinervis*), чтобы подчеркнуть их отличие от *Taeniopteris*.

Позднее Харрис (1932а), изучая строение эпидермиса *Taeniopteris* из Гренландии, обнаружил, что одни из них имеют строение эпидермиса цикадового типа, другие — беннеттитового. Для первых он предлагает название *Doratophyllum*, для вторых *Taeniozamites* с типовым видом *Taeniozamites vittata* (Brongn.) Harris. В следующей работе (Harris, 1932b) он дает диагноз этого рода. К роду *Taeniozamites* Харрис относит *T. vittata* (Brongn.) Harris, *T. groenlandica* Harris, *T. ajorpokensis* Harris, *T. jourdyi* Harris.

Флорин (Florin, 1933) указал, что Харрис, устанавливая свой новый род *Taeniozamites*, видимо, не знал о существовании рода *Nilssoniopteris*. В соответствии с приоритетом Флорин восстановил первоначальное название рода, с чем Харрис (Harris, 1937) впоследствии согласился. Далее Флорин приводит список известных к тому времени видов *Nilssoniopteris* и описывает новый — *N. granulosa* Florin. Из известных ранее видов он указывает следующие: *Nilssoniopteris vittata* (Brongn.) Florin, *N. major* (Lind. et Hutt.) Florin, *N. groenlandica* (Harris) Florin, *N. jourdyi* (Zeiller) Florin, *N. ajorpokensis* (Harris) Florin, *N. immersa* (Nath.) Florin, *N. lundgrenii* (Nath.) Florin.

В. А. Самылина (1956), описывая свой новый род *Jacutiela* и сравнивая его с близкими родами цикадофитов, отмечает, что для формального рода *Taeniopteris* и для рода *Nilssoniopteris*, принадлежащего порядку Bennettitales, характерно «боковое прикрепление» листовой пластинки к стержню, т. е. «листовая пластинка прикрепляется к краям верхней поверхности стержня» (Самылина, 1956, стр. 1336), а точнее — листовая пластинка прикрепляется к верхней поверхности стержня, оставляя в середине узкую свободную полосу. Ею описаны три вида *Nilssoniopteris*: *N. taeniata* Sam. из нижнего мела Приморья (Самылина, 1961), *N. ovalis* Sam. и *N. (Sibiriophyllum) californica* (Fontaine) Sam. из нижнего мела р. Алдана (Самылина, 1963).

Таким образом, к роду *Nilssoniopteris* относятся цельные лентовидные листья типа *Taeniopteris* с простыми и дихотомирующими боковыми жилками, с листовой пластинкой, прикрепленной к верхней поверхности стержня, но со свободной узкой полосой посередине, и с эпидермисом беннеттитового типа.

В келловейских отложениях сел. Цеси собрано огромное количество отпечатков *Nilssoniopteris*, однако почти все они представлены фрагментами листьев. Среди них обнаружено шесть видов, пять из которых — новые. В графе «сравнение», имеющейся после описания каждого вида, приводится сравнение только с наиболее близкими, ранее описанными видами. Сходство и различие вновь описанных видов между собой видно из табл. 3.

Nilssoniopteris angustifolia Doludenko, sp. nov.¹

Табл. XXXVII, 1—11; табл. XXXVIII, 1—7

Г о л о т и п: ТГУ, 319, келловей, р. Барула, табл. XXXVII, 1; табл. XXXVIII, 2, 3, 6.

¹ *Angustifolia* (лат.) — узколистная.

Характерные черты видов рода *Nilssoniopteris* из келловей сел. Цеси

Вид и номер образцов	Ширина листа в середине, мм	Число жилок на 1 см	Размер устьичных аппаратов, мк	Отличительные эпидермальные признаки	Характер эпидермиса стержня
<i>N. angustifolia</i> sp. nov. № 319, 333, 331, 254, 397, 337	8—12	22—25	38,5—71,5× ×22—38,5	Устьица мелкие. Стенки побочных клеток ровные, толстые. Папиллы на клетках нижнего эпидермиса маленькие	Стенки клеток прямые. Имеются редкие основания волосков. Клетки четырехугольные, слегка удлинённые
<i>N. longifolia</i> sp. nov. № 336, 262	12	20	44—71,5× ×38,5—44	Устьица мелкие. Стенки побочных клеток ровные. Имеется одна или две вечнозеленые клетки. Группа устьичных клеток асимметричная. Папилл на клетках нижнего эпидермиса нет	Клетки узкие, длинные. Стенки клеток тонкие, слабоизвилистые
<i>N. muchlensis</i> sp. nov. № 213, 100, 10/8, 195	25—45	22—32	55—82,5× ×38,5—44	Устьица мелкие. Стенки побочных клеток ровные. Папиллы на клетках нижнего эпидермиса плоские	Клетки узкие, длинные. Стенки клеток толстые, извилистые
<i>N. stenophylla</i> sp. nov. № 402	7	12	33—49,5× ×33—55	Устьица мелкие, большинство ориентировано поперек направления жилок, расположены обычно в полосе в один ряд, очень тесно. Стенки клеток верхнего и нижнего эпидермиса очень слабоизвилистые или изогнутые, папилл нет. Устьичные полосы узкие, безустьичные широкие	Клетки четырехугольные, слегка удлинённые. Поперечные стенки прямые или изогнутые. Продольные — прямые или слабоизвилистые
<i>N. aff. vittata</i> (Brongn.) Florin № 5/9	28—30	16—18	27,5—38,5× ×33—38,5	Устьица мелкие. Стенки побочных клеток ровные. Основания волосков крупные, 44—61,5× ×44—61,5 мк, правильной круглой формы	Стенки клеток мелкоизвилистые, от слабоизвилистых до почти прямых. Части основания волосков
<i>N. vulgaris</i> sp. nov. № 5/8, 410, 366, 216, 405, 349, 363, 403	11—23	20—30	71,5—104,5× ×33—55	Устьица крупные. Стенки побочных клеток извилистые. Папиллы на клетках нижнего эпидермиса плоские	Клетки квадратные или слабоудлинённые. Стенки клеток прямые

Д и а г н о з. Листья небольшие, ланцетные, постепенно суживающиеся кверху и книзу. Верхушка заостренная. Длина листьев более 50 мм, ширина листа в средней части 8—12 мм. Черешок тонкий, 1—1,5 мм. Листовая пластинка прикрепляется к верхней поверхности стержня, оставляя свободной полоску, равную примерно 0,5 мм. Жилки тонкие, простые и дихотомирующие вблизи отхождения от стержня. На 1 см приходится 22—25 жилок, иногда число их доходит до 30.

Эпидермис стержня состоит из четырехугольных, слегка вытянутых в длину клеток с тонкими прямыми или слабоволнистыми стенками. Клетки собраны в четкие продольные ряды. Изредка встречаются одноклеточные основания волосков.

Верхний эпидермис состоит из клеток с сильноизвилистыми стенками. Над жилками клетки собраны в несколько более или менее четких рядов. Между жилками клетки расположены беспорядочно.

Нижний эпидермис состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос, ширина которых почти одинакова. В последних клетки располагаются рядами. Часто встречаются одноклеточные основания волосков, расположенные на одной, реже, двух-трех клетках эпидермиса. Многие клетки нижнего эпидермиса имеют в центре по одной выпуклой очень маленькой папилле. Устьица в полосах расположены и ориентированы беспорядочно, на ширину полосы приходится от одного до трех устьиц. Устьица мелкие, размер устьичных аппаратов $38,5-71,5 \times 22-38,5$ мк, радиальные стенки побочных клеток изогнутые или слабоизвилистые.

О п и с а н и е. В коллекции имеется около 10 отпечатков листьев этого вида, большинство из них представлено на табл. XXXVII, 1—8, а строение их эпидермиса на табл. XXXVIII. С голотипа (табл. XXXVII, 1) удалось получить хорошие препараты кутикулы.

С р а в н е н и е. От большинства изученных видов, таких как *N. groenlandica*, *N. jourdyi*, *N. ajorpokensis*, *N. ovalis* и другие, *N. angustifolia* отличается своими мелкими размерами и иным строением эпидермиса. Более сходны они морфологически с *N. vittata*, *N. major* и *N. taeniata*, однако между ними имеются и существенные отличия. Листья *N. angustifolia* уже листьев двух первых видов (ширина листа *N. angustifolia* 8—12 мм, *N. vittata* 5—30 мм, *N. major* — 15—50 мм), а число жилок на 1 см листа у них больше — 20—25 (у *N. vittata* — 12—24, у *N. major* — 7—14), кроме того, края листьев *N. major* зубчатые. Форма листа и верхушки *N. angustifolia* иная, клетки эпидермиса нижней поверхности листа имеют папиллы, которых ни у *N. vittata*, ни у *N. major* нет. От *N. taeniata* наш вид отличается более узкой листовой пластинкой (15—20 мм у *N. taeniata*) и несколько менее густым жилкованием (число жилок на 1 см листа *N. taeniata* равно 24—30). Края листьев *N. angustifolia* не подогнуты, как у *N. taeniata*. Кроме того, строение эпидермиса их также различно.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 9, обр. 337; обн. 10, обр. 319, 338, р. Цинцкила-Геле, обн. 4, обр. 331, 397.

Nilssoniopteris longifolia Doludenko, sp. nov.¹

Табл. XXXIX, 1—6

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 336, р. Цинцкила-Геле, келловей, табл. XXXIX, 2—6.

Д и а г н о з. Листья длинные, узкие, постепенно и очень слабосуженные кверху и книзу. Верхушка закругленная. Черешок тонкий. Длина листьев более 160 мм, ширина в средней части листа 12 мм. Жилки тонкие, на 1 см приходится 20 жилок. Эпидермис стержня состоит из клеток с мелкоизвилистыми стенками, длинных и узких, образующих четкие продольные ряды. Верхний эпидермис образован клетками с очень тонкими и слабоизвилистыми стенками. Нижний состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос. На последних изредка встречаются одноклеточные основания волосков, расположенные на одной, реже, двух клетках эпидермиса. Папилл на клетках нижнего эпидермиса нет. Устьичные полосы нечетко ограничены, довольно часто устьица встречаются в районе жилок. В полосах устьица расположены и ориентированы беспорядочно, на ширину полосы приходится три-четыре устьица. Радиальные стенки побочных клеток ровные или изогнутые. Размер устьичных аппаратов $44-71,5 \times 38,5-44$ мк. По обе стороны от побочных клеток имеется по одной венечной клетке, иногда такая клетка имеется только с одной стороны

¹ *Longifolia* (лат.) — длиннолистная.

Обычно одна из вечных клеток имеет более темную окраску, а ее наружная стенка толстая и окрашена темнее, чем стенки остальных клеток эпидермиса, устьичные аппараты поэтому кажутся асимметричными. Одноклеточные основания волосков встречаются очень редко.

О п и с а н и е. В коллекции имеются два образца этого вида, на более длинном фрагменте листа жилки не прослеживаются, листовая пластинка очень тонкая.

С р а в н е н и е. По внешнему виду эти листья весьма сходны с *N. vittata*, *N. ajorpokensis*, *N. taeniata*, однако хорошо отличаются от них по строению эпидермиса. Главное отличие этого вида — более кутинизированные, чем остальные клетки эпидермиса, вечные клетки, одна или две, и своеобразная асимметрия устьичных аппаратов (табл. XXXIX, 3, 6). Кроме того, устьичные полосы *N. longifolia* нечетко отграничены друг от друга, часто устьица встречаются в полосе, расположенной под жилкой. Основания волосков встречаются редко.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 9, обр. 262; р. Цинцкила-Геле, обн. 5, обр. 336.

Nilssoniopteris muchlensis Doludenko, sp. nov.¹

Табл. XL, 1—8; табл. XLI, 1—5

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 213, р. Барула, келловой, табл. XL, 2, 5, 6.

Д и а г н о з. Листья крупные, овально-ланцетные с усеченной верхушкой, постепенно и очень слабосуживающиеся книзу и кверху. Длина листьев более 150 мм, ширина 25—45 мм. Черешок относительно широкий, 2—2,5 мм. Листовая пластинка прикрепляется к верхней поверхности стержня, оставляя свободной узкую полоску в середине от 1 до 1,5 мм ширины. Жилки тонкие, слабовыраженные, на 1 см листа приходится от 22 до 32 жилок. Эпидермис стержня образован клетками с толстыми извилистыми стенками; клетки удлиненные, расположены продольными рядами. Верхний эпидермис состоит из клеток с извилистыми стенками, образующих ряды, над жилками ряды более четкие. Нижний эпидермис разделен на чередующиеся полосы — устьичные и безустьичные, клетки последних образуют более или менее четкие ряды. Клетки нижнего эпидермиса имеют в центре по круглому плоскому утолщению. Стенки клеток сильно извилистые. Над жилками встречаются редкие основания волосков, занимающие две-три, реже, одну клетку. Устьица в полосах расположены беспорядочно, ориентированы также беспорядочно. Устьица мелкие, размеры устьичных аппаратов (две замыкающие и две побочные) следующие: 55—82,5 × 38,5—44 мк. Наружные стенки побочных клеток прямые, утолщенные.

О п и с а н и е. Все имеющиеся в коллекции отпечатки этого вида очень сходны между собой, за исключением отпечатка очень широкого листа (табл. XLI, 1). Ширина почти всех листьев 25—30 мм, крупного 45 мм. Однако по всем остальным признакам он не отличается от листьев *N. muchlensis*.

С р а в н е н и е. По размерам листьев и по форме верхушки *N. muchlensis* очень напоминает *N. vittata* и *N. major*, однако отличается от двух последних более густым жилкованием (число жилок на 1 см равно у *N. muchlensis* 22—32, у *N. vittata* 12—24, у *N. major* 7—14, 25). У морфологически сходного *N. ajorpokensis* жилок 11—16, стержень морщинистый. По строению эпидермиса *N. muchlensis* также отличается от *N. vittata* и *N. major* присутствием папилл на клетках нижнего эпидермиса, очень редкими основаниями волосков. От *N. ajorpokensis* отличается наличием папилл,

¹ Видовое название по сел. Мухли.

иним основанием волосков и характером эпидермиса стержня. Стенки клеток стержня *N. muchlensis* толстые и извилистые, *N. ajorpokensis* — прямые.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 10, обр. 100, 195, 213, 10/8.

Nilssoniopteris stenophylla Doludenko, sp. nov.¹

Табл. XLII, 1—6

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 402, р. Барула, келловей, табл. XLII, 1—6.

Д и а г н о з. Листья узкие, с острой верхушкой, ровными краями и очень узким стержнем. Ширина листа 7 мм, длина более 75 мм. На 1 см приходится 12 жилок. Эпидермис стержня состоит из четырехугольных, слегка вытянутых в длину клеток, образующих четкие продольные ряды. Поперечные стенки прямые или изогнутые, продольные прямые и слабо извилистые. Верхний эпидермис образован клетками с очень слабо извилистыми стенками. По периферии клеток имеются узкие и тонкие углубления, которые начинаются у стенки и к центру становятся тоньше. Иногда эти углубления идут от одной стенки к противоположной стенке, и наружная поверхность клетки становится полосчатой. Над жилками клетки образуют более или менее четкие ряды. Нижний эпидермис состоит из очень узких устьичных полос и широких безустьичных зон между ними. Устьичные полосы состоят из одного, или неполных двух рядов устьиц, сидящих в ряду так тесно, что обычно побочные клетки соседних устьиц соприкасаются. Устьица мелкие, подавляющее большинство их расположено перпендикулярно направлению жилок. Под жилками расположено 2—4 нечетких ряда клеток, среди которых имеется большое количество сильно кутинизированных клеток. Они расположены поодиночке или группами по две, редко три клетки. По-видимому, это основания опавших волосков. Стенки клеток нижнего эпидермиса слабоизвилистые, папилл нет. Размеры устьичных аппаратов 33—49,5 × 33—55 мк.

О п и с а н и е. В коллекции имеется только один образец этого вида, который изображен на табл. XLII, 1.

С р а в н е н и е. Этот вид хорошо отличается от всех других по строению эпидермиса. Из других характерных черт отметим редкое жилкование (12 жилок на 1 см) и узкую пластинку с острой верхушкой. По строению эпидермиса этот вид наиболее сходен с *N. jourdyi* (Harris) Fl. и *N. ovalis* Samul. (Самылина, 1963), поскольку оба эти вида имеют очень слабо извилистые стенки эпидермиса и устьица у них ориентированы в основном поперечно жилке. Однако в остальном они мало сходны. Листья *N. jourdyi* крупнее и шире, количество жилок на 1 см равно 50, в то время как у *N. stenophylla* их только 12. У *N. jourdyi* основания волосков не встречаются, а у описанного вида они довольно многочисленны. Листья *N. ovalis* также значительно шире и они овальные с округлой верхушкой. Устьица ориентированы перпендикулярно, но в полосе разбросаны беспорядочно, на ширину полосы приходится два-три устьица. Устьица *N. stenophylla* обычно образуют один четкий ряд, в котором устьица тесно сидят и ориентированы строго поперек направления жилок. Иногда появляется второй дополнительный ряд устьиц, очень короткий, или просто несколько устьиц, которые ориентированы обычно не столь правильно, как устьица, образующие основной ряд. Кроме того, в отличие от *N. ovalis*, безустьичные зоны *N. stenophylla* очень широкие, а основания волосков расположены только в середине безустьичной зоны.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Р. Барула, обн. 10, обр. № 402.

¹ *Stenophylla* (лат.) — узколистная.

Nilssoniopteris aff. *vittata* (Brongn.) Florin

Табл. XLIII, 1—7

О п и с а н и е. В коллекции обнаружен только один образец этого вида, представленный на табл. XLIII, 1. Это фрагмент крупного листа, ширина которого равна 28—30 мм. Черешок относительно широкий 2—2,5 мм. Листовая пластинка прикрепляется к верхней поверхности стержня, оставляя свободной узкую полоску, равную 0,5 мм. Жилки тонкие, слабо выраженные, на 1 см приходится 16—18 жилок.

Эпидермис стержня состоит из четырехугольных, сильно вытянутых в длину клеток, расположенных рядами. Стенки клеток слабо извилистые. Встречается большое количество более темных клеток со светлыми кружками в середине, одиночных и двойных, иногда расположенных группами. По-видимому, это основания опавших волосков. Верхний эпидермис образован клетками с извилистыми стенками, собранными рядами. Кутикула верхней поверхности листа очень тонкая. Нижний эпидермис состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос, примерно равных по ширине. Последние образованы клетками с крупноизвилистыми стенками, образующими 5—7 рядов. Здесь же в довольно большом количестве имеются очень крупные основания волосков, расположенные на нескольких клетках. Все они правильной округлой формы, размер их равен $44—61,5 \times 44—61,5$ мк. Единичные основания волосков встречаются и на устьичных полосах. Устьица в полосах расположены и ориентированы беспорядочно, на ширину полосы приходится три-четыре устьица. Радиальные стенки побочных клеток ровные, изогнутые, обычно имеется одна или две вечночные клетки. Устьица мелкие, размер устьичных аппаратов $27,5—38,5 \times 33—38,5$ мк.

С р а в н е н и е. По ширине листовой пластинки и по густоте жилкования описанный отпечаток сходен с *N. vittata*. Многие черты в строении эпидермиса также подтверждают это: ширина устьичных и безустьичных полос примерно одинакова, радиальные стенки побочных клеток почти ровные, изогнутые, устьица в полосах расположены и ориентированы беспорядочно, имеется большое количество оснований волосков на нижней поверхности листа. Однако с уверенностью отнести наш образец к *N. vittata* мы не можем, поскольку сложные волоски, описанные Харрисом (Harris, 1946a), на нашем отпечатке не сохранились, а видны лишь их основания. Что касается оснований волосков, то у отпечатка из Грузии они почти вдвое шире (35 мк у йоркширских образцов, 44—61 мк у нашего) и, кроме того, приурочены, в основном, к безустьичным полосам, в то время как у *N. vittata* они разбросаны по всей поверхности почти равномерно.

От близкого вида *N. major* наш отпечаток отличается иным характером радиальных стенок побочных клеток, несколько более густым жилкованием и ровным, а не зубчатым краем листа. От *N. ajorpokensis*, главным отличием которого от *N. vittata* является морщинистый стержень, грузинский отпечаток отличается гладким стержнем и иным эпидермальным строением его. У *N. ajorpokensis* клетки эпидермиса стержня квадратные или прямоугольные, стенки клеток прямые, у *N. aff. vittata* стенки клеток от слабоизвилистых до почти прямых, имеется большое количество темноокрашенных клеток, одиночных, двойных или расположенных группами, по-видимому, являющихся основаниями волосков.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Р. Цинцкила-Геле, обн. 5, обр. 5/9.

Nilssoniopteris vulgaris Doludenko, sp. nov.¹

Табл. XLIV, 1—10; XLV, 1—5; XLVI, 1—6

Г о л о т и п: ТГУ, 5/8, р. Цинцкила-Геле, келловей, табл. XLIV, 1, табл. XLVI, 3, 5, 6.

Д и а г н о з. Листья простые, некрупные, постепенно суживающиеся кверху и книзу к узкоклинновидному основанию и, по-видимому, к острой верхушке. Края цельные, ровные. Длина листьев более 115 мм, ширина в средней части листа 11—23 мм. Черешок тонкий 1—2 мм. Листовая пластинка прикрепляется к верхней поверхности стержня, оставляя в середине свободной узкую полоску, равную примерно 0,5—1 мм. Жилки тонкие, слабо выраженные. На 1 см листа приходится 20—30 жилок.

Эпидермис стержня образован четырехугольными клетками, собранными в продольные ряды. Стенки клеток прямые. Верхний эпидермис состоит из клеток с сильно извилистыми стенками. Над жилками клетки образуют двух — четырехрядные полосы. Нижний эпидермис состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос, примерно равных по ширине, в последних клетки собраны в более или менее четкие ряды. Часто встречаются одноклеточные основания волосков, расположенные на одной-двух, а иногда и на трех клетках эпидермиса. Устьица в устьичных полосах расположены часто, беспорядочно, на ширину полосы приходится два-три устьица. Наружные стенки побочных клеток извилистые. Размер группы устьичных клеток (две замыкающие и две побочные) 71,5—104,5 × 33—55 мк.

О п и с а н и е. Все листья этого вида очень сходны друг с другом по внешнему виду и по строению эпидермиса. Только папиллы, расположенные на клетках нижнего эпидермиса, могут быть выражены иногда очень четко (табл. XLVI, 1, 2), а иногда слабо (табл. XLV, 1, 2, 4, 5).

С р а в н е н и е. По ширине листовой пластинки листья этого вида наиболее близки к *N. vittata*, однако жилкование их гуще, чем у последнего (на 1 см у *N. vulgaris* приходится 20—30 жилок, а у *N. vittata* — 12—24 жилки). Кроме того, имеются и эпидермальные отличия — радиальные стенки побочных клеток у *N. vittata* почти ровные, а у *N. vulgaris* извилистые. Кроме того, почти все клетки нижнего эпидермиса *N. vulgaris* имеют довольно большую плоскую папиллу, в то время как у *N. vittata* папилл нет. От *N. major* наш вид отличается меньшей шириной листовой пластинки, более частым жилкованием и несколько иным строением эпидермиса. *N. ajorpokensis*, близкий по ширине листа, отличается менее частым жилкованием, морщинистым стержнем и другим строением эпидермиса. *N. groenlandica*, *N. jourdyi*, *N. ovalis*, *N. californica* отличаются очень крупными листьями, а *N. taeniata* подогнутыми краями, а также по строению эпидермиса (следы прикрепления волосков у *N. taeniata* двоянные).

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 10, обр. 410, 366, 216, 405, 403; р. Цинцкила-Геле, обн. 4, обр. 349, 363; обн. 5, обр. 5/8.

Род *Otozamites* Braun, 1842

Otozamites graphicus (Leckenby) Harris

Табл. XLVII, 1—7; XLVIII, 1—3

1864. *Otopteris graphica* Leckenby. On the sandstones and shales of the Oolites of Scarborough, with descriptions of some new species of fossil plants, стр. 78, табл. 8, фиг. 5.
1949b. *Otozamites graphicus* Harris. Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 43—45, стр. 561—571, табл. 1—4.

(подробную синонимику см. в этой работе).

¹ *Vulgaris* (лат.) — обычная.

О п и с а н и е. В коллекции имеется два хороших отпечатка листьев этого вида с хорошо сохранившейся фитолеймой и некоторое количество мелких фрагментов листьев и сегментов этого вида. На табл. XLVII, 4—5 изображен небольшой фрагмент листа, с которого получены удовлетворительные препараты кутикул, представленные на этой же таблице. Сегменты, с хорошо выраженным ушком, длина их 23—25 мм, ширина в средней части 5—6 мм, внизу вместе с ушком 7—8 мм. На стержне сегменты сидят очень плотно, края соседних сегментов соприкасаются. Верхний эпидермис (табл. XLVII, 7) образован расположенными рядами клетками с крупноизвилистыми стенками. Нижний эпидермис состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос. По краю сегментов имеется широкая кайма, лишенная устьиц (табл. XLVII, 1, 2). Стенки клеток четкие, крупноизвилистые, папилл на них обычно не бывает. Клетки нижнего эпидермиса расположены рядами, стенки клеток очень слабо обозначены, почти на всех клетках эпидермиса имеется полая маленькая, но сильно выпуклая папилла. Устьица (табл. XLVII, 5) в устьичных полосах расположены обычно двумя рядами, не всегда строго выдержанными, ориентированы поперек направления жилок. Устьица погруженные, окружающие устьице клетки образуют вокруг устьица овальную группу, каждая из этих клеток имеет папиллу, направленную в сторону устьичной щели и прикрывающую устьице. Основания папилл обычно соприкасаются, образуя единое кольцо вокруг устьица. Следующий отпечаток представляет собой приверхушечную часть листа (табл. XLVIII, 1, 2 и 3 — противоотпечаток). Здесь хорошо видно жилкование сегментов. Строение эпидермиса этого и первого отпечатка одинаково, но препараты кутикул с этого образца намного хуже.

С р а в н е н и е. Описанные образцы сходны с *O. graphicus* из Йоркшира (Harris, 1949) как по внешнему виду, так и по строению эпидермиса.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 10, обр. 490, обн. 13 обр. 329.

Г е о л о г и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Бат Англии, Франции, Грузии; келловой Грузии.

Otozamites sp.

Табл. XLVIII, 4, 5

О п и с а н и е. Имеется один небольшой фрагмент листа с четырьмя сегментами. Сегменты сидят на стержне не плотно, а на расстоянии 2—3 мм друг от друга. Длина сегментов около 25 мм, ширина в середине 5—6 мм, внизу в расширенной части 7—8 мм. Верхушка сегментов острая, ушко хорошо выражено. Кутикула при мацерации разрушается.

С р а в н е н и е. Описанный отпечаток отличается от *O. graphicus* тем, что сегменты его имеют более острую верхушку, на стержне сидят не вплотную, а на некотором расстоянии, поэтому мы не включаем его в этот вид, а описываем как *Otozamites* sp.

М е с т о н а х о ж д е н и е: Река Барула, обн. 10, обр. 274.

Род *Pseudocycas* Nathorst, 1907

Pseudocycas cessiensis Doludenko, sp. nov.¹

Табл. XLIV, 1—4; L, 1—6

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 9/14, келловой, р. Барула, табл. XLIX, 2, 3, 4; табл. L, 3—6.

Д и а г н о з. Листья крупные с широким стержнем, на котором имеются две продольные борозды, идущие по всей длине его, и тонкая попереч-

¹ Видовое название по сел. Цесн.

ная морщинистость. Ширина стержня 4—5 мм. Сегменты узкие, 1—1,5 мм, длинные — 25—50 мм, с закругленной верхушкой и со срединным желобком, в котором собраны устья, ориентированные поперек направления жилок. Верхний эпидермис и краевые участки нижнего эпидермиса состоят из клеток с извилистыми стенками, не образующих четких рядов.

О п и с а н и е. В коллекции имеется четыре отпечатка листьев этого вида. Лучший из них (голотип) изображен на табл. XLIX, 2, а его противоположение на фиг. 4 этой же таблицы. Длина сохранившейся части листа свыше 300 мм (на таблице из-за недостатка места помещена только средняя часть отпечатка), ширина 50—55 мм. Стержень массивный, до 5 мм толщины, на поверхности стержня видны две длинные, проходящие по бокам стержня продольные бороздки и поперечные морщинки в виде невысоких валиков и соответствующих углублений удлиненноовальной формы. На стержне, прикрепляясь с боков, расположены тонкие сегменты, сидящие очень густо, с интервалом в 1—2 мм. Сегменты правой и левой стороны листа прикреплялись к стержню под разными углами, придавая этим резко асимметричный облик листу. Сегменты левой стороны расположены на стержне под углом, близким к прямому, но у верхушки он становится острым. Сегменты небольших размеров, длиной 24—26 мм, при ширине в 2—3 мм. Они одинаковой ширины от основания почти до верхушки, где чуть сужаются в тупо закругленную верхушку. Сегменты правой стороны листа более длинные, около 50 мм, при меньшей ширине 1—2 мм. Верхушка не сохранилась. Сегменты прикрепляются к стержню под острым углом 30—35°. На всех сегментах видна поперечная морщинистость. Жилки тонкие, по одной с каждой стороны желобка. Обычно жилка и утолщенные края желобков выглядят одинаково, и их можно принять за четыре жилки. Это хорошо видно на табл. L, 6, где изображена фитолейма, снятая с сегмента. На табл. L, 5 представлена отмацерованная кутикула сегмента, где хорошо видны две темные полосы, соответствующие загнутым краям желобка, в то время как жилки здесь уже не видны. Строение эпидермиса обеих сторон листа хорошо видно также на табл. XLIX, 1, а расположение устьиц на табл. L, 2, 4.

С р а в н е н и е. В настоящее время изучено довольно много видов *Pseudocycas* и строение их эпидермиса (Nathorst, 1907; Holden, 1914; Halle, 1915; Florin, 1933a; Jacob, Shukla, 1955; Daber, 1960, и др.). От большинства изученных видов наш вид отличается правильным расположением устьиц в желобке — перпендикулярным по направлению к краю сегмента и жилкам, в то время как у многих других видов устья расположены беспорядочно. Правильное расположение устьиц характерно также для *P. acifolia* Daber и в некоторой степени *P. roemeri* (Schenk) Holden (Daber, 1960, табл. I, 2). Однако от последнего грузинский вид хорошо отличается морфологически, поскольку *P. roemeri* обладает очень круглыми листьями с широкими, редко расставленными сегментами (Schenk, 1871, табл. XXXII, 1). Внешний вид листьев *P. acifolia* Daber, к сожалению, неизвестен, поскольку он представлен у Дабера только несколькими сегментами (Daber, 1960, рис. 3 в тексте). Что касается строения эпидермиса, то оно в некоторых чертах отлично у *P. cessiensis* и *P. acifolia*. Так клетки эпидермиса, особенно верхнего, у второго вида расположены довольно четкими рядами, в то время как у *P. cessiensis* ряды или нечеткие или вообще отсутствуют. Кроме того, желобок у *P. cessiensis* хорошо выражен, а у *P. acifolia* нет. От остальных видов *P. cessiensis* отличается достаточно хорошо. Листья *P. insignis* Nath. (Nathorst, 1907) намного крупнее — ширина их 160 мм, ширина стержня до 10 мм, сегментов 3 мм, стенки клеток эпидермиса слабоизвилистые. Листья же *P. pumilo* Nath. (Nathorst, 1907), наоборот, мельче грузинских — ширина их 20—25 мм, сегменты узкие, 1—1,5 мм, стержень тоже узкий — 1 мм. Кроме того, у всех видов, описанных Натгорстом (Nathorst, 1907) в этой работе, а именно у *P. insignis*, *P. pumilo*

и *P. steenstrupii* (Heer) Nath., устьица ориентированы беспорядочно. Беспорядочное расположение устьиц характерно также для *P. saportae* (Sew.) Holden и *P. roemeri* (Schenk) Holden, описанных Холден (1914), и для *P. tenuisectis* (Sap.) Fl., *P. bartholinii* Fl. и *P. dunkeriana* (Goerpp.) Fl., описанных Флорином (Florin, 1933а). Существуют также и другие морфологические и эпидермальные отличия. Так, например, листья *P. tenuisectis* шире, чем листья *P. cessiensis*, сегменты их уже, а стержень шире и имеет продольные бороздки. Кроме того, на нижнем эпидермисе *P. tenuisectis* встречаются основания волосков. Листья *P. saighanensis* Jacob et Shukla из юры Афганистана (Jacob, Shukla, 1955) намного крупнее наших и устьица их расположены беспорядочно.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 9, обр. 9/14, 9/21, 179, 194.

Род *Pterophyllum* Brongniart, 1828

Название *Pterophyllum* было впервые применено Броньяром для отпечатков листьев из лейаса Швеции, где он установил два вида: *P. majus* и *P. minus* (Brongniart, 1825), которые позже были отнесены Натхорстом к роду *Anomozamites*. В 1828 г. Броньяр (Brongniart, 1828) дает диагноз рода *Pterophyllum*, после которого следует список видов, отнесенных им к этому роду.

Д и а г н о з (по Броньяру). Листья перистые, перышки одинаковой ширины, почти равные, прикреплены к стержню всей шириной своего основания, верхушка усеченная; жилки тонкие, одинаковые, простые, слабо выраженные, параллельные на всем протяжении.

В качестве типового вида рода *Pterophyllum* Броньяр принимает *Algacites filicoides* Schlotheim (кейпер Базеля) из работы Шлотгейма 1822 г. (Schlotheim, 1822, табл. IV, фиг. 2) и переименовывает его в *Pterophyllum longifolium* Brongn. В 1906 г. в работе Зейллера (Zeiller, 1906, стр. 196, рис. А) приводится схематический рисунок, по-видимому, клеток верхнего эпидермиса *P. longifolium* из кейпера Базеля. Несколько ранее Лейтхард (Leuthardt, 1903) изучил ряд отпечатков *Pterophyllum* очень хорошей сохранности из того же местонахождения, откуда был найден и описан *Algacites filicoides* Schlotheim (= *P. longifolium* Brongniart), и отнес их к трем видам: *P. longifolium* Brongn., *P. jaegeri* Brongn., *P. brevipenne* Kurr. Однако Крейзель (Kräusel, 1921), изучивший морфологию и строение эпидермиса отпечатков *Pterophyllum* из триаса Австрии, — *P. longifolium* Brongn., *P. jaegeri* Brongn. и *P. brevipenne* Kurr. — указывает, что все они очень сходны между собой и что попытки его разделить эти виды не увенчались успехом.

Томас вновь тщательно изучил строение эпидермиса листьев *Pterophyllum* из триаса Австрии (Thomas, 1930, рисунок на стр. 407, табл. 20, фиг. 3, 4, 5) и присоединился к мнению Крейзеля о том, что все три указанных вида *Pterophyllum* из триаса Лунца очень сходны между собой и являются лишь формами одного вида, а не самостоятельными видами. Томас восстанавливает видовое название Шлотгейма *Pterophyllum filicoides* и объединяет под этим названием все три триасовых вида: *P. longifolium* Brongn., *P. jaegeri* Brongn., *P. brevipenne* Kurr. (Thomas, 1930, стр. 406 — синонимика, стр. 409). Таким образом, типовым видом рода *Pterophyllum* следует считать *P. filicoides* (Schlotheim) Thomas, а не *P. longifolium* Brongniart, как указано в справочнике Эндрюса (Andrews, 1955). Отметим, кстати, основные черты строения эпидермиса типового вида *P. filicoides* (Schlot.) Thomas: — устьица собраны в устьичные полосы, отграниченные друг от друга безустычными зонами, устьица ориентированы поперек направления жилок; стенки клеток от очень слабоизвилистых и изогнутых до прямых.

В диагнозе рода *Pterophyllum* Броньяр (Brongniart, 1828, стр. 95) не указывает две существенные черты этого рода: во-первых, как прикреплялись сегменты к стержню — сбоку или сверху, во-вторых, не указано строение эпидермиса. К роду *Pterophyllum* стали относить как мезозойские, так и палеозойские растения, подходившие под этот довольно широкий диагноз. В настоящее время к этому роду относится около 250 видов («Fossilium Catalogus», 1963, стр. 2691—2744). Зейллер (Zeiller, 1906) изучил строение эпидермиса двух палеозойских видов *Pterophyllum* — *P. grand'euryi* Sap. et Mar. и *P. fayolii* Renault — и обнаружил, что стенки клеток эпидермиса этих видов прямые, устьица не сохранились. Тем временем накапливался материал по мезозойским видам *Pterophyllum*. Еще в 1871 г. Шенк (Schenk, 1871, табл. XXXVI, фиг. 2, 3, 4) изучил строение эпидермиса *P. dunkerianum* Goerr. В 1922 г. (Johansson, 1922) было описано строение эпидермиса двух рэтских видов *Pterophyllum* — *P. aequale* Brongn. и *P. andraeanum* Schimper из южной Швеции. Харрис (Harris, 1926) описал строение эпидермиса *P. schenkii* Zeiller, *P. kochii* Harris и *P. subaequale* Hartz из рэта Гренландии, а Крейзель (Kräusel, 1924) — *P. longifolium* Brongn. = *P. filicoides* (Schloth.) Thomas из триаса Австрии. Оказалось, что все листья *Pterophyllum* из мезозойских отложений имели беннеттитовый тип строения эпидермиса.

В 1930 г. Томас изучил и описал строение эпидермиса мезозойских *Pterophyllum*: *P. oeynhausianum* Goerr. и *P. sp. cf. P. andraeanum* Schimp. из лейаса Румынии, *P. filicoides* (Schlot.) Thomas из триаса Австрии и палеозойских, изученных ранее Зейлером (Zeiller, 1906), и пришел в выводу, что листья *Pterophyllum* из палеозоя в действительности принадлежат другому роду, типа *Nilssonia*, поскольку строение эпидермиса палеозойских *Pterophyllum* совершенно отлично от мезозойских *Pterophyllum*. Томас не дал нового родового названия для палеозойских *Pterophyllum*, описанных ранее в работе Зейлера (Zeiller, 1906). Это сделали Пант и Мера (Pant, Mehra, 1963), предложившие для них название *Allonilssonia* Pant et Mehra. Заметим, кстати, что в этой же работе они выделяют еще один род *Pteronilssonia* для листьев, морфологически сходных с *Pterophyllum*, но имеющих своеобразное строение эпидермиса цикадового типа. В своей работе Томас (Thomas, 1930) описал также строение эпидермиса еще одного вида *Pterophyllum* — *P. nathorstii* (Sew.) Sew. из средней юры Йоркшира. Однако Томас считает, что этот вид нельзя отнести к роду *Pterophyllum*, поскольку сегменты этого вида прикрепляются к верхней поверхности стержня, однако не полностью перекрывая его, а устьица беспорядочно разбросаны по всей нижней поверхности сегмента, не образуя устьичных и безустьичных полос. Он предлагает листья подобного типа выделить в новый род — *Leptopterophyllum*. Диагноз этого рода следующий (Thomas, 1930, стр. 396). «Листья типа *Pterophyllum*, но сегменты прикреплены на верхней стороне стержня. Жилки параллельные по всей длине, иногда вильчатые. Пластинка сегмента тонкая, клетки эпидермиса с извилистыми стенками; кутикула тонкая. Устьица мало, расположены они редко и беспорядочно; боковые клетки и замыкающие немного утолщенные, утолщения имеются только на одной поверхности. Устьица встречаются на той стороне листовой пластинки, где кутикула толще и, возможно, ограничиваются (держатся в пределах) этой стороной».

Типовой вид: *Leptopterophyllum nathorstii* (Sew.) Thom. (юра Йоркшира).

Итак, основные черты этого рода: 1) прикрепление сегментов к верхней поверхности стержня с неполным перекрыванием его, 2) устьица расположены беспорядочно.

Харрис (Harris, 1926, 1932b), изучивший к тому времени большое количество видов *Pterophyllum* из рэта Гренландии, в статье, посвященной описанию двух видов *Pterophyllum* из Йоркшира (Harris, 1952, стр. 622), не соглашается с выделением этого нового рода. Харрис пишет, что хотя

Томас в своей работе (Thomas, 1930) и дает отличительные черты *Leptopterophyllum*, некоторые из них непостоянны (отсутствие верхней кутикулы зависит в некоторых случаях от сохранности, а частота устьиц зависит от размера листа — меньшие листья имеют их больше). Другие признаки, хотя и постоянные, имеются и у других видов, относимых в настоящее время к *Pterophyllum*. Так, среди изученных Харрисом (Harris, 1932b) видов *P. subaequale* имеет часто равномерно извилистые стенки клеток; у *P. rosenkrantzii* и *P. pinnatifidum* устьица рассеяны и различно ориентированы; у *P. hanesianum* побочные клетки несколько большего размера. Третьи признаки, подтверждающие отличительный характер этого рода, например прикрепление перышек к верхней поверхности стержня (а не к краю стержня), по-видимому, довольно обычны для *Pterophyllum*.

Итак, Харрис считает, что прикрепление сегментов к верхней поверхности стержня — черта, обычная для *Pterophyllum*, а устьица, расположенные беспорядочно на нижнем эпидермисе сегментов, встречаются у некоторых видов *Pterophyllum*. Таким образом, по мнению Харриса, род *Leptopterophyllum* входит в состав *Pterophyllum*, является его синонимом.

В 1956 г. Принада выделил из рода *Pterophyllum* род *Tyrmia*, диагноз которого мы приводим (Принада, 1956б, стр. 241).

«Листья простоперистые, различных размеров, в очертании лентовидные или линейноланцетные, равномерно сегментированные. Стержни прямые, сравнительно толстые. Перышки прикрепляются к верхней поверхности стержня без полного прикрывания его. Они узкие, линейные, лентовидные, в основании усеченные и такой же ширины, как и в средних частях, или слегка расширены, с закругленными верхушками, иногда асимметричными, с сильнее срезанным задним углом, плоские, часто на верхней стороне вздутые, иногда по краям окаймленные. Жилки тонкие, параллельные, простые и дихотомирующие, обычно погруженные в мезофилл листа. Перышки гипостоматические, верхний эпидермис состоит из изодиаметрических клеток с более или менее сильно волнистыми боковыми стенками. Плодоношения неизвестны».

Т и п о в о й в и д: *Tyrmia tyrmensis* Груп. — верхнеюрские угленосные отложения Буреинского бассейна, р. Тырма, гора Джурман. (За голотип принят отпечаток, определенный Новопокровским (1912) как *Pterophyllum aequale* Brongn.).

Единственное отличие этого рода от *Pterophyllum*, как мы видим, заключается в том, что «перышки прикрепляются к верхней поверхности стержня без полного прикрывания его». Этот же признак, как указывалось выше, был также одним из основных при выделении рода *Leptopterophyllum*, который Харрис считает синонимом *Pterophyllum*. Следовательно, и род *Tyrmia*, по-видимому, тоже следует включить в род *Pterophyllum*.

Рассмотрим в связи с этим вопрос о том, как прикрепляются сегменты *Pterophyllum* к стержню. Существует широко распространенное мнение, что для *Pterophyllum* характерно боковое прикрепление сегментов. В «Основах палеонтологии» (1963, стр. 111) сказано: «Листовая пластинка прикрепляется к бокам стержня». Можно сослаться также на работы Панта и Мера (Pant, Mehra, 1963, стр. 132), В. А. Красиловой (1967) и многие другие. Однако так ли это? Или прав Харрис, считающий, что прикрепление сегментов к верхней поверхности стержня, а не к краю его, по-видимому, довольно обычно для *Pterophyllum*?

Сьюорд (Seward, 1917, стр. 548—549), касаясь вопроса об отличии родов *Nilssonia* и *Pterophyllum*, писал, что у *Nilssonia* характерной чертой является полное перекрывание стержня листовой пластинкой, в то время как у *Pterophyllum* протяжение пластинки разрывается большей или меньшей шириной стержня по средней линии отпечатка; пластинка не покрывает стержня, но прикрепляется сбоку или, по крайней мере, две половинки пластинки листа, цельные или глубоко рассеченные, не встречаются в середине стержня.

Изучение отпечатков *Pterophyllum* из позднеюрских отложений Грузии показало, что сегменты почти всех видов прикрепляются к верхней поверхности стержня, оставляя свободной узкую полоску в середине (табл. LIV, 1 — 4, рис. 3). Это хорошо видно при хорошей сохранности материала и в случае, если перед нами верхняя поверхность листа. Если же отпечаток плохо сохранился или перед нами нижняя поверхность его, то создается впечатление о боковом прикреплении сегментов к стержню (табл. LVI, 5, рис. 3б). Просмотр рисунков *Pterophyllum* в различных работах также показывает, что при плохой сохранности отпечатка соз-

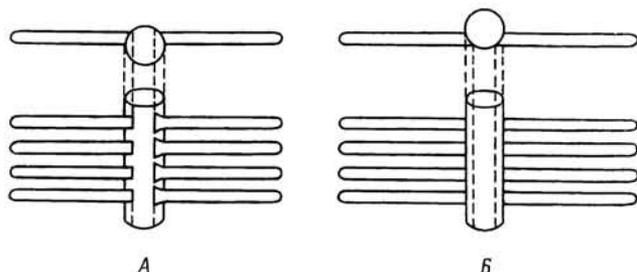


Рис. 3. Схема прикрепления сегментов к стержню у рода *Pterophyllum*

А — верхняя сторона листа; видно, что сегменты прикрепляются сверху стержня, оставляя в середине узкую свободную поверхность его; Б — нижняя сторона листа

дается впечатление о боковом прикреплении сегментов к стержню, но при хорошей сохранности и на хороших рисунках видно, что сегменты прикрепляются к верхней поверхности стержня, оставляя узкую полоску посередине (Schenk, 1871, табл. XXXII, фиг. 2; табл. XXXIV, фиг. 1, 4, 5; Harris, 1932b, рис. 32, 35, 36, 37 в тексте).

Многие исследователи замечали, что у некоторых листьев *Pterophyllum* сегменты прикрепляются к верхней поверхности стержня, не полностью перекрывая его. Поэтому и были созданы роды *Dioonites*, *Leptopterophyllum* и *Tyrmia*, основным отличием которых от *Pterophyllum*, по мнению этих исследователей, является иной характер прикрепления сегментов. Изучение большого количества отпечатков *Pterophyllum* из келлового Грузии, имеющих очень хорошую сохранность, показало, что, по-видимому, для всего рода *Pterophyllum* характерно не боковое прикрепление сегментов, а прикрепление сегментов к верхней поверхности стержня, причем перекрывания стержня никогда не наблюдается, а полоска в середине стержня между сегментами правой и левой стороны может быть и очень узкой и довольно широкой, только в самой верхушке эта полоска суживается вплоть до полного исчезновения. Боковое прикрепление является, вероятно, результатом плохой сохранности отпечатка или того, что мы видим нижнюю поверхность листа (рис. 3).

Изучение строения эпидермиса гренландских, английских (Harris, 1926, 1932b, 1952), и особенно келловейских *Pterophyllum* Грузии показало также, что устьица листьев этого рода могут располагаться как в полосах, так и быть разбросанными по всей нижней поверхности стержня; ориентированы устьица могут быть поперек направления жилок, вдоль и беспорядочно; стенки клеток эпидермиса бывают как слабоизвилистые, так и очень сильноизвилистые. Поэтому не совсем прав В. А. Красилов (1967, стр. 156), когда пишет, что «листья *Pterophyllum* характеризуются боковым прикреплением сегментов, четкой дифференциацией нижнего эпидермиса на устьичные и безустьичные зоны, правильной ориентировкой устьиц и слабоизвилистыми или почти прямыми антиклинальными стенками клеток». В этой же работе Красилов предлагает сохранить название

Leptopterophyllum как название подрода рода *Pterophyllum* для тех листьев, у которых устьица рассеяны без определенного порядка по всей нижней поверхности сегмента. Если принять этот подрод, то в настоящее время к нему могут быть отнесены *P. rosenkrantzii* Harris и *P. pinnatifidum* Harris из рэта Гренландии (Harris, 1932b); *P. thomasii* Harris = *Leptopterophyllum nathorstii* (Sew.) Thomas. и *P. fossum* Harris из Йоркшира (Harris, 1952a), *P. lyellianum* Dunker (Daber, 1960) из вельда Германии; *P. aff. ptilum* Harris, *P. insigne* Dolud. sp. nov. и *P. paradoxum* Dolud. sp. nov. из келловея Грузии. Кроме того, к этому же подроду могут быть отнесены некоторые виды *Tyrmia*, например *Tyrmia pterophylloides* Pryn.

Что касается самого рода *Tyrmia*, то мы вслед за Красиловым считаем, что он является синонимом *Leptopterophyllum*, поскольку для обоих родов главными признаками являются прикрепление сегментов к верхней стороне стержня при неполном перекрывании его и расположение устьиц на нижней поверхности стержня без определенного порядка. У рода *Leptopterophyllum* последний признак введен в диагноз, а в диагнозе рода *Tyrmia* эпидермальная характеристика практически не дана. Однако у тех видов *Tyrmia*, у которых строение эпидермиса изучено (Самылина, 1963; Красилов, 1967), устьица также расположены беспорядочно.

Таким образом, и род *Tyrmia* Prynada, и род *Leptopterophyllum* Thomas являются в конечном счете синонимами *Pterophyllum* Brongniart. В связи с этим все известные виды *Tyrmia* следует перевести в род *Pterophyllum* и обозначить их как *P. tyrmense* (Pryn.), *P. pterophylloides* (Pryn.), *P. pectiniforme* (Pryn.), *P. polynovii* (Novopokr.), *P. karatiubense* (Brick), *P. acutum* (Vassil.), *P. angustilobum* (Brick).

Обозначение *Tyrmia pterophylloides* Pryn. как *Leptopterophyllum pterophylloides* (Pryn.) Krassil. (Красилов, 1967) нельзя признать верным. Согласно Совету 22В Международного кодекса ботанической номенклатуры (1959), правильное название будет следующее: *Pterophyllum* (*Leptopterophyllum*) *pterophylloides* (Pryn.).

Учитывая все изложенное выше, мы предлагаем следующий диагноз рода *Pterophyllum*.

Листья перистые, равномерно сегментированные. Длина сегментов не менее чем вдвое больше их ширины. Сегменты почти одинаковые по форме и ширине, слегка суженные к верхушке или усеченные. Основания сегментов ровные, расширенные или суженные. Жилки тонкие, одинаковые, слабо выраженные, простые или дихотомирующие в основании, параллельные на всем протяжении. Прикрепляются сегменты всей шириной своего основания к верхней поверхности стержня, не перекрывая его и оставляя в середине свободной широкую или узкую полосу. Строение эпидермиса беннеттитового типа. Листья гипостомные. Устьица собраны в полосы или рассеяны по нижней поверхности сегмента, ориентированы поперек направления жилок, вдоль и беспорядочно. Стенки клеток от прямых и изогнутых до очень сильноизвилистых.

Что касается выделения подродов рода *Pterophyllum*, то мы не можем безоговорочно принять подроды, предложенные Красиловым (1965): *Leptopterophyllum* Thomas и *Pterophyllum* s. s.

У подрода *Leptopterophyllum* (Красилов, 1965, стр. 9) нижний эпидермис не дифференцирован на устьичные и безустыичные зоны, устьица ориентированы беспорядочно, стенки клеток крупноизвилистые. У *Pterophyllum* s. s. имеется четкая дифференциация нижнего эпидермиса на устьичные и безустыичные зоны, устьица ориентированы правильно, стенки клеток слабоизвилистые или почти прямые.

Среди грузинских видов *Pterophyllum* из келловея к подроду *Leptopterophyllum* можно было бы отнести три вида, у которых нижний эпидермис не дифференцирован на устьичные и безустыичные зоны, т. е. устьица рассеяны по всех нижней поверхности сегмента без определенного по-

рядка. Это *P. aff. ptilum* (табл. LIII), *P. insigne* (табл. LXVI, LXVII) и *P. paradoxum* (табл. LXVIII). Однако у *P. aff. ptilum* устьица ориентированы правильно (т. е. поперек направления жилок), у *P. insigne* совершенно беспорядочно, а у *P. paradoxum* вдоль жилок. Значит, признак ориентировки устьиц здесь не выдерживается. Далее, стенки клеток *P. aff. ptilum*, а особенно у *P. paradoxum*, довольно слабоизвилистые, в то время как у *P. insigne* они сильно- и крупноизвилистые. Этот признак тоже четко не выдерживается. Остается один признак — устьица рассеяны по всей поверхности, не образуя полос.

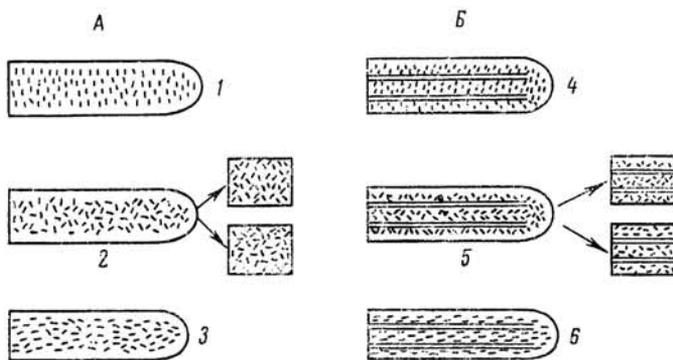


Рис. 4. Схема расположения и ориентировки устьиц у листьев *Pterophyllum*

А — устьица рассеяны по всей нижней поверхности сегмента; Б — устьица собраны в устьичные полосы, разделенные безустьичными зонами; 1,4 — ориентированы перпендикулярно краю листа; 2,5 — беспорядочно, 3,6 — параллельно краю листа или несколько косо

Разберем признаки подрода *Pterophyllum* s. s. К нему из грузинских видов можно отнести следующие: *P. raripinnatum*, *P. rionense*, *P. papillatum*, *P. georgiense*, *P. aff. subaequale*, *P. magnum* и *P. sp.* Устьица у всех этих видов собраны в устьичные полосы, но ориентированы они у *P. raripinnatum* поперек направления жилок, у *P. magnum* беспорядочно, у *P. sp.* вдоль жилок, а у остальных видов большая часть устьиц ориентирована поперек жилок, некоторая часть наклонно и отдельные устьица вдоль жилок. Степень извилистости стенок клеток тоже различная.

Таким образом, получается, что у подродов выдерживается только один признак — расположение устьиц полосами или разбросанно (рис. 4). И если принимать подроды *Pterophyllum* s. s. и *Leptopterophyllum*, то окажется, что к первому следует относить листья *Pterophyllum*, у которых нижняя поверхность дифференцирована на устьичные и безустьичные зоны, а к *Leptopterophyllum* — те листья *Pterophyllum*, у которых устьица рассеяны по нижней поверхности листа без определенного порядка.

В то же время имеется второй признак, по которому можно разделить *Pterophyllum* — это ориентировка устьиц. Как мы видели, у одних видов (*P. raripinnatum*, *P. aff. ptilum*) устьица ориентированы поперек направления жилок, т. е. правильно, у других (*P. paradoxum* и *P. sp.*) вдоль жилок (т. е. неправильно), у третьих совершенно беспорядочно (*P. insigne*, *P. magnum*), у большинства же основная масса устьиц ориентирована поперек направления жилок и наклонно, а некоторые вдоль жилок. Получаются четыре группы, которые при применении статистических данных могут быть довольно четко ограничены друг от друга.

Какой же признак важнее? Расположение устьиц полосами или рассеяно? Или ориентировка их? К сожалению, четких критериев здесь нет, но второй признак нам кажется тоже очень важным. Особенно порази-

тельны в этом отношении *P. paradoxum* и *P. sp.*, у которых устьица ориентированы вдоль жилок, поскольку этот признак характерен вообще для цикадовых, а не для беннеттитов. Оставляя вопрос о под родах открытым, мы составили тем не менее к л ю ч для определения видов *Pterophyllum* из келловейских отложений Рачи, положив в его основу ориентировку устьиц.

1. Устьица ориентированы поперек направления жилок, наклонно или беспорядочно 2
Устьица ориентированы вдоль жилок 11
2. Устьица ориентированы поперек направления жилок 3
Устьица ориентированы беспорядочно и наклонно 4
3. Нижний эпидермис дифференцирован на устьичные и безустьичные полосы
P. raripinnatum
Устьица рассеяны по всей нижней поверхности сегмента . . . *P. aff. ptilum*
4. Большинство устьиц ориентировано поперек, редкие наклонно 5
Устьица ориентированы беспорядочно 10
5. На клетках нижнего эпидермиса имеются папиллы 6
Папилл на клетках нижнего эпидермиса нет 7
6. Стенки клеток сильноизвилистые, длина сегментов 60—65 мм
P. papillatum
Стенки клеток очень слабоизвилистые, длина сегментов 20—25 мм
P. aff. subaequale
7. Основание сегментов слегка суженное *P. mirabile*
Основание сегментов почти ровное или слегка расширенное 8
8. Основание сегментов расширенное, нижний край избегающий, в сегменте 3—4 жилки *P. georgiense*
Основание сегментов очень слаборасширенное или почти ровное 9
9. Поверхность стержня с мелкими валиками и углублениями *P. aff. georgiense*
Поверхность стержня с многочисленными поперечными морщинками *P. rionense*
10. Устьица разбросаны по всей нижней поверхности сегмента, листья средних размеров *P. insigne*
Устьица собраны в устьичные полосы, листья очень крупные *P. magnum*
11. Устьица рассеяны по всей нижней поверхности сегмента . *P. paradoxum*
Устьица рассеяны по нижней поверхности сегмента, намечается нечеткая дифференциация на устьичные и безустьичные полосы . *Pterophyllum sp.*

Pterophyllum raripinnatum Doludenko, sp. nov.¹

Табл. LI, 1—5; табл. LII, 1—6

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 82, р. Барула, келловей, табл. LI, 1, 5; табл. LII, 1, 4, 5.

Г о л о т и п. Листья крупные. Ширина стержня 2—5 мм. Сегменты лентовидные, параллельнокрайние, немного суженные у основания, ширина их 3—7 мм. Жилки тонкие, многочисленные. Сегменты расположены на стержне очень редко — на расстоянии 7—8 мм друг от друга. Верхний эпидермис состоит из квадратных клеток с тонкими извилистыми стенками, образующими очень четкие ряды. Нижний эпидермис состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос. В краевых участках сегментов устьица образуют две-три очень нечетко ограниченные полосы или разбросаны беспорядочно, в средней части сегмента полосы довольно четкие. На ширину полосы обычно приходится два-три устьица. Стенки клеток очень тонкие, извилистые, однако сверху они прикрыты выростами кутикулы, создающими впечатление, что стенки клеток толстые и прямые с утолщениями в месте соединения стенок клеток. Основания волосков отсутствуют.

О п и с а н и е. Отпечатки этого вида *Pterophyllum* встречаются очень редко, и большинство из них плохо сохранилось. Однако основные признаки — редкое расположение сегментов и своеобразное строение эпидермиса — четко выдерживаются. Первое впечатление, что стенки клеток

¹ *Rarus* (лат.) — редкий, *pinnatus* (лат.) — перистый.

верхнего эпидермиса тонкие и извилистые, а нижнего толстые и прямые (табл. LI, 2, 3, 4; табл. LII, 2). Но изучение более сильно отмацерованной кутикулы показывает, что под выростами (или складками кутикулы) просвечивают тонкие стенки клеток, извилистые, как и стенки клеток верхнего эпидермиса (табл. LII, 3 — 6).

С р а в н е н и е. Среди *Pterophyllum*, строение эпидермиса которых известно, мы не нашли сходных форм. Однако в работе Дабера (Daber, 1960, табл. IX, фиг. 2) приводится фото кусочка кутикулы, где на стенках клеток имеются утолщения кутикулы, по-видимому, сходные с утолщениями на клетках нижней поверхности *P. raripinnatum*. Но клетки самой краевой зоны на фото Дабера имеют извилистые стенки, в то время как на наших препаратах и клетки краевой зоны имеют на стенках кутикулярные выросты, создающие впечатление, что стенки клеток нижнего эпидермиса прямые.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обр. 63, 64, 82, 9/31, 9/109.

Pterophyllum aff. *ptilum* Harris

Табл. LIII, 1—6; табл. LIV, 3

О п и с а н и е. В коллекции имеется только один образец, отнесенный нами к этому виду. На табл. LIII, 1 представлена нижняя часть, по-видимому, довольно крупного листа. Стержень узкий — 1 — 2 мм — с многочисленными поперечными морщинками, четко выраженными. Сегменты длинные (30—40 мм) узкие (1—2 мм), слегка суженные к острой верхушке, расположены на стержне очень плотно, часто соприкасаясь краями. Жилки почти незаметные. Очень хорошо видно, что сегменты прикрепляются к верхней поверхности стержня, оставляя в середине узкую полоску (табл. LIII, 4; табл. LIV, 3). Верхний эпидермис состоит из клеток с извилистыми стенками, образующих более или менее выдержанные ряды. Устьица рассеяны по всей нижней поверхности сегмента (табл. LIII, 2, 6), за исключением краевых зон, или образуют совершенно неровные полосы (табл. LIII, 3), ориентированы поперек направления жилок, редко косо. Изредка встречаются одноклеточные основания волосков. На некоторых клетках эпидермиса имеются две поперечные (по направлению к краю листа) складки, однако, возможно, что это не складки, а боковые стенки мелких клеток, аналогичных клеткам, имеющимся у *P. ptilum* из Гренландии (Harris, 1932b, рис. 31, a, b, f, i). Стенки клеток верхней и нижней поверхности слабоизвилистые.

С р а в н е н и е. Характерной особенностью этого вида является то, что устьица на нижней поверхности сегмента не собраны в устьичные полосы, а рассеяны по всей поверхности. Эта черта характерна для нескольких видов *Pterophyllum*: *P. rozenkrantzii* Harris и *P. pinnatifidum* Harris (Harris, 1932b, 1952, стр. 622) из рта Гренландии, для *P. thomasi* Harris и *P. fossum* Harris из бата Англии (Harris, 1952) и *P. lyellianum* Dunker (Daber, 1960) из вельды Центральной Европы. Но по внешнему облику описанный отпечаток из Грузии отличается от всех пяти видов; кроме того, и в строении эпидермиса всех этих видов имеются существенные отличия, поэтому мы не можем отождествить его ни с одним из пяти упомянутых видов. По внешнему виду описанный образец очень сходен с *P. ptilum* из Гренландии (Harris, 1932b, стр. 61—64, рис. 30, 31, табл. V, фиг. 1—5) и отличается от него только отсутствием сужения в основании сегментов. Что касается эпидермиса, то здесь отличия более существенные. Устьица гренландских образцов собраны в полосы между жилками, в то время как у нашего они разбросаны по всей нижней поверхности сегмента или образуют широкие, очень слабоограниченные полосы. Однако среди обычных клеток нижнего эпидермиса у грузинского экземпля-

ра встречаются маленькие клетки, сходные с подобными клетками *P. ptilum*, которые у других видов *Pterophyllum* не отмечались. Кроме того, устьица у листьев из Грузии и Гренландии ориентированы, как правило, поперек направления жилок. Эти признаки, а также очень большое сходство во внешнем облике листьев позволили нам отнести наш отпечаток к *P. ptilum*, но, учитывая ряд отличий, со знаком aff. Следует отметить, однако, что жилкование сегментов *P. ptilum*, изображенное Харрисом (1932b) на табл. 5, 4 и особенно на рис. 30, b в тексте, не совсем характерно для *Pterophyllum*.

Среди *Pterophyllum*, собранных в келловейских отложениях окрестностей сел. Цеси, только один вид обнаруживает большое сходство с *P. aff. ptilum* — это *P. aff. georgiense* (табл. LXII, 1—6), имеющий узкие, тонкие, близко сидящие на стержне сегменты. Но это разные виды. Стержень *P. aff. ptilum* с поперечными морщинками, а на стержне *P. aff. georgiense* имеются очень тонкие продольные полосы и большие довольно редкие бугорки (табл. LXII, 4) или углубления на противоотпечатке (табл. LXII, 2, б) — вероятно, следы волосков. Кроме того, строение эпидермиса этих двух видов различно. У *P. aff. georgiense* устьица собраны в устьичные полосы, а устьица ориентированы и поперек направления жилок, и косо, в то время как у *P. aff. ptilum* устьица разбросаны по всей нижней поверхности сегмента и ориентированы поперек направления жилок.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Цинцкила-Геле, обр. 8/3, р. Барула, обн. 10, обр. 241, 242.

Pterophyllum rionense Doludenko, sp. nov.¹

Табл. LIV, 4; табл. LV, 1—6; табл. LVI, 1—4

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 5/26, р. Цинцкила-Геле, келловей, табл. LIV, 4, табл. LV, 1, 2, 4, 6; табл. LVI, 2—4.

Д и а г н о з. Листья небольшие. Стержень узкий с частыми поперечными морщинками. Сегменты узкие, на всем протяжении почти одинаковой ширины, основание чуть расширенное, нижний край сегментов слабоизгибающийся. Длина сегментов более 40 мм, ширина 3—4 мм, расстояние между сегментами 1—2 мм, на ширину листа приходится 8—10 жилок. Клетки верхнего эпидермиса со слабоизвилистыми стенками расположены рядами. Клетки нижнего эпидермиса имеют более извилистые стенки. Устьица собраны в устьичные полосы, на ширину полосы приходится одно или два устьица, которые ориентированы в основном поперек направления жилок, редко наклонно. Основания волосков встречаются часто, особенно в зонах между устьичными полосами.

О п и с а н и е. В коллекции имеется три образца листьев этого вида, очень сходных между собой и отличающихся только углом прикрепления сегментов.

С р а в н е н и е. *P. rionense* морфологически очень близки еще двум видам из келловейских отложений сел. Цеси — *P. papillatum* sp. nov. и *P. insigne* sp. nov. Основное отличие их состоит в скульптуре стержня. У *P. papillatum* стержень гладкий, у *P. insigne* с грубыми поперечными валиками и углублениями в то время как стержень *P. rionense* с частыми поперечными морщинками. Основное же отличие заключается в строении эпидермиса. Нижняя поверхность *P. rionense* дифференцирована на устьичные и безустьичные полосы, а устьица ориентированы в основном поперек направления жилок, в то время как устьица *P. insigne* разбросаны по всей нижней поверхности сегмента и ориентированы совершенно беспорядочно. У *P. papillatum* безустьичные зоны почти вдвое шире устьичных полос, почти все клетки нижнего эпидермиса имеют круглую выпук-

¹ Видовое название по р. Риони.

лую папиллу в центре. (См. также раздел «Сравнение» *P. insigne*.) Из видов *Pterophyllum*, строение эпидермиса которых изучено, *P. rionense* несколько похож на *P. astartense* (Harris, 1932b), но отличается от него по строению эпидермиса.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Цинцкила-Геле, обн. 5, обр. 5/26, 5/29, 5/31.

Pterophyllum papillatum Doludenko, sp. nov.¹

Табл. LVII, 1—4; табл. LVIII, 1—6

Г о л о т и п. ТГУ, обр. 7/79, р. Цинцкила-Геле, келловой, табл. LVII, 1, 4; табл. LVIII, 2.

Д и а г н о з. Листья небольшие. Стержень узкий, гладкий. Сегменты узкие, довольно короткие, постепенно суживающиеся к верхушке, иногда серповидные. Длина сегментов 20—25 мм, ширина 3—6 мм, расстояние между ними 2—5 мм, на ширину сегмента в средней части приходится 8—10 жилок. Клетки верхнего и нижнего эпидермиса с сильно-извилистыми стенками, почти на каждой клетке нижнего эпидермиса имеется в центре круглая выпуклая папилла. Нижняя поверхность сегмента дифференцирована на устьичные и безустьичные полосы, последние примерно вдвое шире устьичных полос. Устьица ориентированы в основном поперек направления жилок, но часто косо. Часто встречаются основания волосков.

О п и с а н и е. В коллекции имеется четыре отпечатка, один из них представляет собой верхнюю часть листа, два — нижнюю, а четвертый — самое основание листа. На всех листьях хорошо сохранилась фитолейма.

С р а в н е н и е. *P. papillatum* сходен с *P. rionense* sp. nov. и *P. insigne* sp. nov., отличаясь от них гладким стержнем и иным строением эпидермиса. От *P. rionense* (табл. LV, 1—6 и табл. LVI, 1—4) он отличается более извилистыми стенками клеток, очень широкими безустьичными полосами, наличием крупных круглых папилл почти на каждой клетке нижнего эпидермиса и иным строением устьиц. От *P. insigne* — тем, что устьица его собраны в устьичные полосы и ориентированы, в основном, поперек и косо, наличием папилл на клетках нижнего эпидермиса и меньшим количеством устьиц. (См. также разделы «Сравнение» *P. rionense* и *P. insigne*).

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Цинцкила-Геле, обн. 7, обр. 7/79, 7/78; р. Барула, обн. 10, обр. 240, 240 ×.

Pterophyllum mirabile Doludenko, sp. nov.²

Табл. LIX, 1—6

Г о л о т и п: ТГУ, 5/1, р. Цинцкила-Геле, келловой, табл. LIX, 1—6.

Д и а г н о з. Листья с редко расположенными на стержне сегментами. Сегменты в основании сильно суженные. Ширина сегментов 2—3 мм, расстояние между ними 3—5 мм. Жилки не выражены. Клетки верхнего и нижнего эпидермиса расположены четкими рядами и имеют сильно-извилистые стенки. Нижняя поверхность сегмента четко разделена на устьичные и безустьичные полосы. Устьица ориентированы поперек направления жилок, изредка косо. По всему нижнему эпидермису, а особенно на жилках, имеется большое количество оснований волосков, расположенных на двух-трех клетках, изредка на одной.

О п и с а н и е. В коллекции имеется только один отпечаток небольшого участка листа с прекрасно сохранившейся кутикулой.

¹ *Papillatus* (лат.) — с сосочками (папиллами).

² *Mirabilis* (лат.) — удивительный.

С р а в н е н и е. По внешнему виду этот отпечаток очень сходен с *P. zygotacticum* Harris (Harris, 1932b) из рэта Гренландии, у которого сегменты тоже редко расположены на стержне и сильно сужены в основании. Однако строение эпидермиса их различно. Стенки клеток *P. zygotacticum* прямые или слабоизогнутые (Harris, 1932b, рис. 34 в тексте), на клетках нижнего эпидермиса имеются маленькие выпуклые папиллы и маленькие волоски, расположенные обычно на краю клеток. На побочных клетках устьиц также имеется по одной большой папилле. Как мы видим, строение эпидермиса *P. zygotacticum* совершенно отлично от *P. mirabile* (табл. LIX, 3—6).

М е с т о н а х о ж д е н и е. См. голотип.

Pterophyllum georgiense Doludenko, sp. nov.¹

Табл. LIV, 2, 5; табл. LX, 1—4; табл. LXI, 1—7

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 237, р. Цинцкила-Геле, келловой, табл. LX, 1, 2.

Д и а г н о з. Листья сравнительно небольшие. Стержень гладкий. Сегменты узкие, со слабобашнистым основанием и избегающим нижним краем. Нижние сегменты листа серповидные. Верхушка заостренная. Длина сегментов 25—45 мм, ширина 1,5—2,5 мм, расстояние между сегментами 1—2 мм. На ширину сегмента (в середине его) приходится четыре — шесть жилок. Верхний и нижний эпидермис состоят из клеток с сильноизвилистыми стенками. Нижняя поверхность листа четко дифференцирована на устьичные и безустьичные полосы. Устьица ориентированы поперек направления жилок и косо, редко вдоль. Основания волосков расположены на одной — трех клетках эпидермиса.

О п и с а н и е. В коллекции имеется пять отпечатков листьев этого вида и два противоотпечатка. Два отпечатка, один из которых принят нами за голотип (табл. LX, 1, снизу), находятся на одном штуфе с *Cusadolepis ovalis* sp. nov. Оба эти отпечатка представляют собой среднюю часть листа, кроме того, имеется хороший отпечаток основания листа (табл. LXI, 3, 4). Хорошие препараты кутикул получены с образца № 5/6 (табл. LXI, 1, 2), остальные препараты хуже.

С р а в н е н и е. Среди цесинских видов *Pterophyllum* имеется еще один вид, более или менее сходный с *P. georgiense*. Это *P. aff. ptilum* Harris (табл. LIII, 1—6), от которого *P. georgiense* отличается более широкими и более редко расставленными сегментами, гладким стержнем и иным строением эпидермиса — устьица собраны в устьичные полосы и ориентированы поперек и косо к направлению жилок, а изредка и вдоль, в то время как почти все устьица *P. aff. ptilum* ориентированы поперек и обычно разбросаны по всей нижней поверхности сегмента, образуя иногда нечеткие полосы. Кроме того, *P. georgiense* несколько сходен с *P. dunkerianum* Goerr. (Schenk, 1871, табл. XXXIV, фиг. 5; табл. XXXVI, фиг. 1—4), однако сегменты последнего намного длиннее, чем у *P. georgiense*, а расположение и ориентировка устьиц, по-видимому, иные, чем у *P. georgiense*.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Цинцкила-Геле, обн. 5, 7, 8, обр. 237, 5/6/7/77/ 8/5.

Pterophyllum aff. georgiense Doludenko

Табл. LXII, 1—6

О п и с а н и е. В коллекции имеются два отпечатка и один противоотпечаток листьев, морфологически очень сходных с *P. georgiense* (табл. 4), но стержень которых имеет тонкую продольную исчерченность и редкие

¹ Видовое название от *Georgia* (лат.— Грузия).

Характерные признаки видов рода

Виды <i>Pterophyllum</i> и номера образцов	Ширина сегмента, мм	Длина сегмента, мм	Число жиллок	Расстояние между сегментами, мм	Основание сегмента	Верхушка сегмента	Ширина стержня, мм, и его структура
<i>P. raripinnatum</i> sp. nov. 9/31, 82, 9/109, 9/110, 63, 64	3—7	55	15—17	7—8	Слегка суженное, нижний край низбегающий	Заостренная	2—5; с несколькими продольными ребрышками
<i>P. aff. pitulum</i> Harris 241, 242	1—2	30—40	4—5	0,5 или соприкасаются	Ровное или едва расширенное	Острая	1—2; с частой поперечной ребристостью
<i>P. rionense</i> sp. nov. 5/26, 5/29, 5/31	3—4	>40	8—10	1—2	Слегка расширенное, нижний край низбегающий	—	2—3
<i>P. papillatum</i> sp. nov. 7/79, 7/78, 240, 240x	3—6	20—25	8—10	2—5	Очень слабо-расширенное	Заостренная	2
<i>P. mirabile</i> sp. nov. 5/1	2—3	>18		3—5	Суженное	—	1
<i>P. georgiense</i> sp. nov. 237, 8/5, 5/6, 7/77	1,5—2,5	25—45	4—6	1—2	Слегка расширенное, нижний край низбегающий	Заостренная	1,5—2; гладкий
<i>P. aff. georgiense</i> 285, 308, 79, 208	1	30	3—4	0,5—1,5	Слегка расширенное, нижний край низбегающий	Острая	2—2,5; с резкой продольной штриховкой и буграми
<i>P. aff. subaequale</i> Hartz 9/108, 9/115	5—8	60—65	18—20	5	Сильно расширенное	Закругленная, срезанная	2—2,5; с частой поперечной штриховкой
<i>P. magnum</i> sp. nov. 204, 263	6—9	>115	18—20	3—5	Слегка расширенное	Заостренная	5—6; с частыми поперечными морщинками
<i>P. insigne</i> sp. nov. 236, 9/126, 246	2—3	>40	9—10	2—3	Слегка расширенное, нижний край низбегающий	—	1; с поперечными валиками и редкими углублениями
<i>P. paradoxum</i> sp. nov. 2 (1) 7/61	1,5—2,5	15—20	8—10	Соприкасаются	Ровное	Закругленная или слегка заостренная	2—3; гладкий
<i>Pterophyllum</i> sp. 265, 271	3—4	>45	14—16	2—3	Слегка расширенное, нижний край низбегающий	—	2; гладкий

Pterophyllum из келловея сел. Цеси

Ориентировка устьиц относительно направления жилок	Распределение устьиц на поверхности сегмента	Характер стенок клеток	Наличие папилл на клетках	Наличие и характер оснований волосков
Поперек	Четкие устьичные и безустыичные полосы	Тонкие, слабоизвилистые, сверху прикрыты кутикулярными выростами	Круглые плоские папиллы, выражены слабо	Нет
Поперек, изредка косо	По всей поверхности, иногда намечаются нечеткие полосы	Извилистые	Нет	Редкие основания волосков расположены на одной клетке
Поперек, редкие косо	Четкие устьичные и безустыичные полосы	Сильноизвилистые	Нет	Основания волосков расположены на одной-двух клетках
В основном, поперек, часто косо	Четкие устьичные и безустыичные полосы	Сильноизвилистые	Небольшие круглые полые папиллы	Частые, основания волосков расположены на одной-двух клетках
Поперек, некоторые косо	Четкие устьичные и безустыичные полосы	Сильноизвилистые	Нет	Многочисленные основания волосков, расположены на одной — трех клетках
Поперек, косо, изредка вдоль	Четкие устьичные и безустыичные полосы	Сильноизвилистые	Нет	Основания волосков расположены на двух-трех клетках; разбросаны по всей нижней поверхности
Косо и поперек	Устьичные и безустыичные полосы	Сильноизвилистые	Нет	Редкие основания волосков расположены на одной клетке
В основном поперек, некоторые косо	Четкие устьичные и безустыичные полосы	Очень слабоизвилистые	Круглые выщупанные папиллы в центре клеток	Основания волосков расположены на одной-двух клетках
Беспорядочно	Устьичные и безустыичные полосы	Крупноизвилистые, четкие	Нет	Есть
Беспорядочно	По всей поверхности	Извилистые	Нет	Нет
Вдоль!	Равномерно по всей поверхности	Извилистые	Нет	Нет
Вдоль! Изредка косо или поперек	Устьичные и безустыичные полосы, очень слабо отграниченные друг от друга	Извилистые	Нет	Нет

довольно крупные, круглые бугорки (на противоположатке ямки), в то время как стержень у остальных листьев *P. georgiense* гладкий. Поскольку строение эпидермиса их сходно со строением эпидермиса *P. georgiense*, а морфологически они отличаются от последнего в основном скульптурой стержня, то мы относим эти отпечатки к *P. georgiense*, но со знаком aff.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 9 и 11, обр. 208, 285, 308, 79.

Pterophyllum aff. *subaequale* Hartz

Табл. LXIII, 1—5; табл. LXIV, 1—3

О п и с а н и е. В коллекции имеется один отпечаток и противоположаток довольно крупного листа этого вида с хорошо сохранившейся фитолеммой. Сегменты широкие, с сильно расширенными основаниями, почти соприкасающиеся с основаниями соседних сегментов и закругленной, скошенной верхушкой. Длина сегментов 60—65 мм, ширина в середине 5—8 мм, расстояние между сегментами 5 мм. На ширину сегмента приходится 18—20 жилок. Клетки верхнего и нижнего эпидермиса с очень слабоизвилистыми стенками, расположены рядами. Почти на всех клетках нижнего эпидермиса, особенно под жилками, имеются крупные выпуклые папиллы. Устьица на нижней поверхности собраны в четкие устьичные полосы, на ширину полосы приходится два устьица, устьица ориентированы в основном поперек направления жилок, некоторые наклонно.

С р а в н е н и е. Описанный вид отличается от остальных видов из окрестностей сел. Цеси как по внешнему виду — относительно широкими сегментами с сильно расширенным основанием, — так и по строению эпидермиса. Клетки эпидермиса *P. aff. subaequale* имеют слабоизвилистые радиальные стенки, в то время как у всех остальных видов они сильноизвилистые. Хорошо выраженные папиллы на клетках нижнего эпидермиса имеются также и у *P. papillatum*, однако в остальном оба этих вида хорошо отличаются друг от друга. Из других видов, строение эпидермиса которых известно, описанный отпечаток сходен с *P. subaequale* Hartz (Harris, 1926, 1932b), особенно с отпечатком, изображенным на рис. 40 в тексте (Harris, 1932b). В строении эпидермиса между ними имеются и некоторые отличия, поэтому отпечаток отнесен нами к этому виду со знаком aff. Главное отличие грузинского отпечатка от гренландского состоит в том, что клетки эпидермиса его имеют слабоизвилистые стенки и на клетках нижнего эпидермиса имеются круглые четкие папиллы, в то время как стенки клеток гренландских *P. subaequale* более извилистые, а папиллы встречаются случайно. Впрочем, Харрис отмечает, что и среди гренландских экземпляров встречаются такие, у которых клетки эпидермиса бывают не сильно извилистыми, и такие, где папиллы на клетках нижнего эпидермиса встречаются часто (Harris, 1932b, стр. 75).

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 9, обр. 9/108, 9/115.

Pterophyllum magnum Doludenko, sp. nov.¹

Табл. LXIV, 4—5, табл. LXV, 1—3

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 204, р. Цинцкила-Геле, келловой, табл. LXIV, 4, 5; табл. LXV, 1—3.

Д и а г н о з. Листья очень крупные, длиной более 300 мм, шириной в средней части 200 мм. Стержень широкий (5—6 мм) с частыми поперечными морщинками. Сегменты длинные, широкие, постепенно суживаются к острой верхушке, основание ровное или слегка расширенное. Длина сегментов 115 мм и более, ширина 6—9 мм, расстояние между сегментами

¹ *Magnus* (лат.) — крупный.

3—5 мм; в середине сегмента на ширину его приходится 18—20 жилок. Клетки верхнего и нижнего эпидермиса с крупноизвилистыми стенками, на верхушке каждой петли имеется утолщение. Устьица на нижней поверхности листа собраны в нечетко ограниченные устьичные полосы, разделенные безустьичными полосами. Устьица ориентированы беспорядочно. Папилл на клетках эпидермиса нет. Основания волосков встречаются не часто.

О п и с а н и е. В коллекции имеются два отпечатка листа этого вида, один из них представляет собой большой фрагмент очень крупного листа — часть его изображена на табл. LXV, 1.

С р а в н е н и е. По внешнему виду этот отпечаток резко отличен от всех остальных *Pterophyllum*, описанных в данной работе, но очень сходен с *Pt. xiphipterum* Harris из рета Гренландии (Harris, 1932b), имеющего тоже очень крупные листья с широкими длинными сегментами и широким стержнем. Однако строение эпидермиса *P. magnum* и *P. xiphipterum* совершенно различно. Как уже отмечалось, у первого вида сильноизвилистые стенки клеток, устьица собраны в недостаточно четко ограниченные полосы, ориентированы устьица беспорядочно, папилл на клетках эпидермиса нет. У *P. xiphipterum* стенки клеток почти прямые или изогнутые, устьица ориентированы поперек направления жилок, а на клетках нижнего эпидермиса имеются папиллы, на верхнем эпидермисе они слабо выражены (Harris, 1932b, рис. 38 в тексте). *P. magnum* хорошо отличается и от остальных видов.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Цинцкила-Геле, обн. 8, обр. 204, 268.

Pterophyllum insigne Doludenko, sp. nov.¹

Табл. LXVI, 1—5; табл. LXVII, 1—3

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 236, р. Барула, келловой, табл. LXVI, 1, 3—5; табл. LXVII, 1—3.

Д и а г н о з. Листья небольшие. Стержень узкий с поперечными мелкими валиками и углублениями. Сегменты узкие, одинаковой ширины на всем протяжении, к верхушке суженные. Длина сегментов более 40 мм, ширина 2—3 мм, на ширину сегмента приходится 9—10 жилок, расстояние между сегментами 2—3 мм. Клетки эпидермиса с толстыми сильноизвилистыми стенками, клетки верхнего эпидермиса расположены рядами. Устьица разбросаны по всей нижней поверхности сегмента, кроме краевых участков, ориентированы совершенно беспорядочно. Основания волосков встречаются редко.

О п и с а н и е. В коллекции имеется два отпечатка листьев этого вида с хорошо сохранившейся фитолеймой. Характерная особенность описываемого вида — грубая поперечная скульптура на стержне в виде валиков и углублений, что хорошо видно на табл. LXVI, 4.

С р а в н е н и е. *P. insigne* по внешнему виду похож на два других вида *Pterophyllum* из этого же местонахождения: *P. rionense* sp. nov. (табл. LV, 1—6; табл. LVI, 1—3) и *P. papillatum* sp. nov. (табл. LVII, 1—4; табл. LVIII, 1—6), однако хорошо отличается от них по строению эпидермиса. В то время как устьица *P. insigne* разбросаны по всей нижней поверхности сегмента и ориентированы совершенно беспорядочно, устьица *P. rionense* и *P. papillatum* собраны в четкие устьичные полосы и ориентированы в основном поперек направления жилок, изредка косо. Кроме того, почти на каждой клетке нижнего эпидермиса *P. papillatum* имеется круглая выпуклая папилла, а основания волосков встречаются очень часто. Из морфологических особенностей можно отметить только

¹ *Insignis* (лат.) — замечательный, примечательный.

разницу в скульптуре стержня — у *P. rionense* стержень с тонкими поперечными морщинками, у *P. papillatum* гладкий, у *P. insigne* с грубыми поперечными валиками и углублениями. Поскольку указанные три вида можно разделить только по строению эпидермиса, нам кажется, что при отсутствии фитолеймы и при плохой сохранности стержня их можно по морфологическим признакам определять как *P. ex gr. rionense*, принимая последний как сборный вид, включающий *P. papillatum* и *P. insigne*.

Из других видов *Pterophyllum*, строение эпидермиса которых изучено, *P. insigne* сходен с *P. astartense* из рэта Гренландии (Harris, 1932b), однако отличается от последнего более узкими сегментами и иным строением эпидермиса. Стенки клеток верхнего эпидермиса *P. astartense* (Harris, 1932b, рис. 21 в тексте) прямые или слабо изогнутые, стенки клеток нижнего эпидермиса изогнутые или слабо извилистые, а устья собраны в устьичные полосы.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 9, обр. 236, 9/126.

Pterophyllum paradoxum Doludenko, sp. nov.¹

Табл. LIV, 1; табл. LXVIII, 1—5

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 2 (1), р. Цинцила-Геле, келловой, табл. LIV, 1; табл. LXVIII, 1, 2, 3, 6.

Д и а г н о з. Листья небольшие с тесно сидящими, обычно соприкасающимися краями сегментами. Стержень гладкий шириной в 2—3 мм. Сегменты узкие, ровные по всей длине, с закругленной или слегка заостренной верхушкой. Длина сегментов 15—20 мм, ширина 1,5—2,5 мм, в средней части на ширину сегмента приходится 8—10 жилок. Клетки верхнего и нижнего эпидермиса с извилистыми стенками, устья разбросаны по всей поверхности сегмента, кроме краев, не образуя полос. Устья ориентированы вдоль края листа. Папилл и оснований волосков на клетках не встречено.

О п и с а н и е. В коллекции имеется два отпечатка листьев этого вида, один из них, принятый за голотип, представляет собой среднюю часть листа, другой нижнюю.

С р а в н е н и е. Описанный вид по строению эпидермиса резко отличается от всех известных видов *Pterophyllum* тем, что устья его ориентированы вдоль края листа, а не поперек, или беспорядочно, как у большинства. Среди наших экземпляров имеется еще один, у которого устья ориентированы вдоль края листа (табл. LXIX, 2, 4, 7), но он отличается от *P. paradoxum* и по внешнему виду, и тем, что устья собраны в полосы, правда, не очень четко выраженные. *P. paradoxum* по внешнему виду сходен с *P. lyellianum* Dunker (Schenk, 1871; Daber, 1960). Однако у последнего устья, хотя и разбросаны по всей нижней поверхности сегмента, как и у *P. paradoxum*, тем не менее ориентированы они поперек направления жилок. Следует отметить, что рисунок с изображением эпидермиса *P. lyellianum*, данный в работе Шенка (Schenk, 1871, табл. XXXIV, фиг. 2), неверный. На нем изображены клетки эпидермиса с прямыми стенками, а рядом устья гаплохейльного типа — т. е. эпидермис цикадового типа. В работе Дабера (Daber, 1960, табл. II, фиг. 5—8) приводится изображение того же отпечатка и фото больших участков кутикулы, снятой с него. Это типичный эпидермис беннеттитового типа. По-видимому, рисунок Шенка к этому отпечатку не имеет отношения.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Р. Цинцила-Геле, обр. 2 (1), 7/61.

¹ *Paradoxus* (лат.) — особенный, странный.

Pterophyllum sp.

Табл. LXIX, 1—7

О п и с а н и е. В коллекции имеются два листа, у которых устьица так же, как и у *P. paradoxum*, ориентированы вдоль их края. Первый (табл. LXIX, 1, 3) представлен небольшим отпечатком с тонким гладким стержнем и узкими сегментами, имеющими расширенные основания и избегающий нижний край. Полная длина сегментов неизвестна, длина сохранившихся частей сегментов более 45 мм, ширина 34 мм, расстояние между сегментами 2—3 мм, количество жилок на ширину листа равно 14—16. Второй отпечаток (табл. LXIX, 2) плохой сохранности, но препараты кутикул, полученные с него, удовлетворительные. Клетки верхнего и нижнего эпидермиса с извилистыми стенками. Устьица рассеяны по всей нижней поверхности сегмента или собраны в очень слабо ограниченные устьичные полосы. Устьица ориентированы вдоль края листа, изредка косо и поперек к нему.

С р а в н е н и е. Описанные отпечатки резко отличаются от всех остальных цесинских видов *Pterophyllum* (кроме *P. paradoxum*) тем, что устьица ориентированы в основном вдоль краев сегментов. Однако и от *Pt. paradoxum* они отличаются достаточно четко, поскольку сегменты их шире, длиннее и расположены друг от друга на расстоянии 2—3 мм, в то время как сегменты *P. paradoxum* соприкасаются краями. Кроме того, у *P. sp.* устьица имеют тенденцию образовывать устьичные ряды, между которыми располагаются узкие, не всегда достаточно четко выраженные безустьичные зоны, у *P. paradoxum* устьица рассеяны по всей нижней поверхности, не образуя никаких полос.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Цинцила-Геле, обн. 5, обр. 271; р. Барула, обн. 13, обр. 265.

Род *Ptilophyllum* Morris in Grant, 1840¹

Ptilophyllum caucasicum Doludenko et Svanidze

Табл. LXX, 1—10; табл. LXXI, 1—9

1964. *Ptilophyllum caucasicum* Долуденко и Сванидзе. Некоторые юрские *Ptilophyllum* Украины и Грузии и их связь с индийскими видами этого рода, стр. 113—118, табл. 1, фиг. 1—13, табл. 2, фиг. 1—10.

Д и а г н о з (по Долуденко, Сванидзе, 1964). Листья перистые от узко- до широколанцетных, слегка или резко асимметричные. Ширина листа от 10 до 60 мм, длина около 100 мм. Сегменты очередные, широко расставленные или тесно прижатые друг к другу, изменчивой формы, от широких и коротких с закругленной верхушкой до узких и длинных с заостренной верхушкой. Угол прикрепления сегментов к стержню изменяется от 40 до 90°. Верхушки сегментов от тупо закругленных и симметричных до заостренных, резко асимметричных, смещенных к верхнему краю сегмента. Кутикула очень толстая. Устьица синдетолейного типа расположены на нижней стороне листа двурядными полосами. Все клетки нижнего эпидермиса, за исключением краевых участков, снабжены своеобразными папиллами, образующими кольцевые структуры на наружной стенке клетки или непрерывные продольные ряды, которые возникли в результате их слияния.

О п и с а н и е. В коллекции имеется огромное количество отпечатков листьев этого вида, на всех отпечатках прекрасно сохранилась фитолейма. Морфология листьев и строение их эпидермиса довольно подро-

¹ Обзор рода *Ptilophyllum* дан в статье Кильппера (Kilpper, 1965).

но описаны авторами при установлении этого вида. Здесь мы только приводим изображения оснований листьев *Ptilophyllum caucasicum* (табл. LXX, 8; табл. LXXI, 1, 2, 5, 7), отпечатки которых были обнаружены позднее. На этих фото, особенно на двух последних, хорошо виден характер прикрепления сегментов к верхней поверхности стержня. Кроме этого, на таблицах изображены не совсем обычные листья *Ptilophyllum caucasicum*. На табл. LXX, 1 показаны листья с сильно расширенными основаниями сегментов, иногда даже ушковидными, как у *Otozamites*, а на табл. LXXI, 4 и 6 листья с очень узкими, длинными и редко расставленными сегментами. Но все они имеют строение эпидермиса, характерное для *P. caucasicum*, а между типичными листьями последнего и листьями с очень длинными и узкими сегментами существует постепенный переход. К сожалению, привести все переходные формы из-за недостатка места мы не можем, но лист на табл. LXXI, 8 является одной из таких форм.

С р а в н е н и е. Как мы уже отмечали, листья *P. caucasicum* очень полиморфны, и с уверенностью можно отнести листья к этому виду, только изучив строение их эпидермиса. Строение эпидермиса листьев *P. caucasicum*, изображении которого приводится на табл. LXX, 4—7, 9, 10, во многом сходно со строением эпидермиса *P. cutchense* Morris и отчасти *P. jabalpurensis* Jacob et Jacob из Индии (Jacob K., Jacob Ch., 1954), *P. ukrainense* Dolud. (Долуденко, 1963), *P. pecten* (Phill.) Morris и *P. hirsutum* Thomas et Bancroft из Англии. Для всех этих видов характерны сложно устроенные папиллы, по которым легко отличить эту группу видов. Строение эпидермиса *P. pecten* и *P. hirsutum* из Англии приведено на табл. LXXII, 1—6. Эти рисунки взяты из работ Харриса (1941, 1949а). Как мы видим, несмотря на общий тип строения папилл, между *P. caucasicum* и двумя последними видами имеется и существенное различие. Папиллы *P. pecten* и *P. hirsutum* более мощные и очень мало надрезаны, в то время как края папилл *P. caucasicum* очень сильно надрезаны. Кроме того, устьица *P. pecten* и *P. hirsutum* (табл. LXXII, 3, 4) крупнее устьиц *P. caucasicum*. К сожалению, мы не имеем препаратов кутикул *P. hirsutum*, но тщательный просмотр литературы, в которой описаны *P. pecten* и *P. hirsutum* (Thomas, Bancroft, 1913; Harris, 1941, 1949а), и особенно их рисунков, а также препаратов кутикул *P. pecten*, любезно присланных нам Т. М. Харрисом, приводит нас к мысли о том, что, возможно, это один и тот же вид. В самом деле, Харрис (Harris, 1949а, стр. 297, 298) пишет, что листья этих двух видов сильно отличаются по общим размерам, но строение их эпидермиса очень сходно. В качестве отличий он приводит то, что папиллы *P. pecten* обычно круглые и редко делятся надвое, а папиллы *P. hirsutum* обычно овальные и часто разделены. Кроме того, папиллы *P. pecten* никогда не объединяются, чтобы образовать продольные ряды, в то время как у *P. hirsutum* они встречаются часто. Все эти отличия, на наш взгляд, не столь существенны, особенно хорошо это видно при сравнении рисунков нижней поверхности листа *P. pecten* (= *P. gracile*, Harris, 1941, рис. 3) с *P. hirsutum* (Harris, 1949а, рис. 6Д, 8), которые воспроизведены на табл. LXXII нашей работы. Просмотр колоссального количества отпечатков *P. caucasicum* убеждает нас в том, что размеры листьев не столь уж важный признак для этого вида — среди листьев *P. caucasicum* встречаются и мелкие и очень крупные. Что же касается таких признаков в строении папилл, как круглые или овальные и редко разделенные надвое или часто разделенные надвое, а также образования продольных рядов папилл, то они тоже недостаточно четкие для разделения видов. Просмотр многочисленных препаратов кутикул *P. caucasicum* показывает, что степень надрезанности папилл меняется и папиллы на одном и том же участке могут располагаться и одиночно, и рядами (табл. LXX, 7 и 9). Таким образом, весьма вероятно, что *P. pecten* и *P. hirsutum* синонимичны, причем *P. pecten* имеет приоритет. Этот вид

включает в себя и *P. gracile* (Harris, 1949a, стр. 297). *P. caucasicum* по общему характеру строения папилл сходен с ним и с *P. ukrainense*.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обр. 9/1, 9/16, 9/2, 9/39, 9/91, 9/93, 9/96, 9/99, 9/100, 9/101, 9/103, 9/104, 9/105, 9/111, 9/116, 10/3, 10/4, 10/5, 10/8, 10/23, 10/25, 38, 51, 56, 59, 60, 83, 184×, 207, 13/3 и др.; р. Цинцкила-Геле, 5/1, 5/2, 5/3, 5/25, 7/34, 7/63, 7/64, 7/66, 7/72, 7/74, 8/1.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Бат, келловой Грузии.

Ptilophyllum okribense f. ratchense Doludenko et Svanidze.

Табл. LXXIII, 1—11

1964. *Ptilophyllum okribense f. ratchiana* Долуденко и Сванидзе. Некоторые юрские *Ptilophyllum* Украины и Грузии..., стр. 118—119, табл. IV, 1—7, 9—12

О п и с а н и е. В коллекции имеется всего лишь несколько отпечатков листьев этого вида, описанных ранее в статье авторов (1964), таблицу из которой почти без изменения мы помещаем в данной работе.

С р а в н е н и е. По внешней морфологии листьев и по строению эпидермиса эти отпечатки наиболее сходны с *P. okribense* Dolud. et Svan., отличаясь от последнего в основном меньшим количеством жилок на ширину сегмента и полным отсутствием оснований волосков, часто встречающихся и четко выраженных на нижней поверхности *P. okribense*. Из других видов он по строению эпидермиса близок к *P. pectinoides* (Phill.) Morris (Harris, 1946b), включающему в себя, по-видимому, *P. caytonense* Harris (Harris, 1942), *P. sokalense* Dolud. (Долуденко, 1963) и *P. indicum* Jacob et Jacob (1954). Однако от всех указанных европейских видов он отличается отсутствием оснований волосков на нижнем эпидермисе, имеющих у них в довольно большом количестве. В этом отношении *P. okribense f. ratchiense* ближе к *P. indicum*, у которого также отсутствуют основания волосков. Но у последнего устьичные полосы намного шире безустьичных и на ширину их приходится четыре-пять устьиц, в то время как у нашего вида устьичные и безустьичные полосы примерно одинаковой ширины, и устьица располагаются в полосе двумя нечеткими рядами.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Цинцкила-Геле, обр. 4/1, 2/2, 4/3, 4/4, 5/7, 5/10.

Род *Zamites* Brongniart, 1828

Zamites vachrameevii Doludenko, sp. nov.¹

Табл. LXXIV, 1—3; табл. LXXV, 1—5; табл. LXXVI, 1—4

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 9/19, р. Барула, келловой, табл. XXIV, 1—3; табл. LXXV, 3—5.

Д и а г н о з. Листья крупные, около 420 мм длины до 120 мм ширины, суженные к верхушке и основанию. Сегменты узкие, длинные, постепенно суживающиеся к острой верхушке. Длина сегментов в средней части листа 50—90 мм, ширина 2—5 мм. Сегменты прикрепляются к верхней поверхности стержня в очередном порядке слегка расширенным мозолевидным основанием. Стержень относительно узкий, 1—2 мм ширины. Жилки тонкие, параллельные, выходят в края в верхней трети сегмента. Листья гипостомные. Верхний эпидермис состоит из четырехугольных клеток с сильноизвилистыми стенками, образующих четкие ряды. Нижний эпидермис состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос. Краевые участки и участки под жилками образованы клетками, сходными с клетками верхнего эпидермиса. Устьичные полосы узкие, на ши-

¹ Вид назван в честь В. А. Вахрамеева.

рину полосы приходится одно-два устьяца. Устьяца погруженные, побочные клетки кутинизированы намного сильнее, чем остальные клетки эпидермиса.

Описание. В коллекции имеется большое количество отпечатков листьев этого вида, некоторые из которых представлены на таблицах LXXIV — LXXVI. За голотип принят почти полностью сохранившийся отпечаток листа (табл. LXXIV, 1). Длина его 420 мм, ширина в средней части 85 мм. Части этого листа в натуральную величину изображены на фиг. 2 и 3 этой же таблицы. К сожалению, верхушки сохранились только у нижних сегментов листа. Форма сегментов довольно сходная у всех образцов — меняется только их длина и ширина. В середине листа сегменты уже и длиннее (табл. LXXVI, 1, 4), в основании они короче (табл. LXXV, 1). Характер прикрепления сегментов прекрасно виден на образце 245 (табл. LXXVI, 1, 2). Строение эпидермиса всех листьев очень сходно (табл. LXXV, 2—5).

Сравнение. Описанный вид достаточно четко отличается от известных видов *Zamites*. От *Zamites gigas* (Lindley et Hutton) наш вид отличается гораздо более длинными и узкими сегментами и, по-видимому, иным характером прикрепления сегментов (Lindley, Hutton, 1837, стр. 45—46, табл. 165; Seward, 1917, стр. 532, рис. 599). Томас, Бэнкрофт и Харрис изучили строение эпидермиса этого вида, однако в их работах приводится только схематический рисунок устьяца и дается краткое описание (Thomas, Bancroft, 1913, стр. 184, рис. 31 в тексте; Harris, 1932a, стр. 97—98, рис. 38A—C). Следует отметить, что сравнение видов *Zamites* сильно затруднено, поскольку объем этого рода первоначально понимался очень широко и под этим родовым названием описывались также листья, принадлежащие роду *Zamiophyllum*, выделенному Натгорстом (Nathorst, 1890), *Ptilophyllum* и другим родам. К тому же строение эпидермиса листьев большинства видов *Zamites* не известно, что затрудняет их сравнение.

По внешнему виду листья *Z. vachrameevii* хорошо отличаются от многочисленных видов *Zamites*, описанных Сапорта из Франции (Saporta, 1875, 1884, 1891): *Z. moreaui* Brongn., *Z. acerosus* Sap., *Z. feneonis* Brongn., *Z. procerus* Sap., *Z. pumilio* Sap., *Z. renevieri* Heer., *Z. fallax* Sap., *Z. distractus* Sap., *Z. confusus* Sap., *Z. formosus* Heer., *Z. senior* Sap., часть из которых, по-видимому, относится к роду *Zamiophyllum*, а возможно, и к другим родам. Некоторое сходство наш вид обнаруживает с *Z. claravallensis* Sap., но отличается от него большими размерами листьев, более длинными и остроконечными сегментами и отсутствием некоторого сужения оснований сегментов. Крупные листья нашего вида похожи на отпечаток *Zamites yabei* Oishi (Oishi, 1940, табл. 37, фиг. 6), но плохая сохранность последнего не дает возможности рассмотреть такие детали, как характер прикрепления сегментов к стержню; верхушки сегментов не сохранились, к тому же строение эпидермиса *Z. yabei* не известно. Все это не дает возможности отнести наши отпечатки к *Z. yabei*. Другой японский вид *Zamites* — *Z. tosanus* Oishi (Oishi, 1940, табл. 35, фиг. 4, 4а) отличается от *Z. vachrameevii* более мелкими размерами и частым расположением сегментов. От *Zamites toyoraensis* Oishi (Oishi, 1935) *Z. vachrameevii* отличается формой сегментов и их большей длиной, а также гораздо более узким стержнем. Из нескольких видов *Zamites*, описанных Шенком (Schenk, 1871) из мела Центральной Европы, ни один не имеет близкого сходства с нашим, в том числе и виды *Zamites*, описанные Шенком под названием *Podozamites*. Это сравнение можно было бы продолжить и далее, но, по-видимому, делать этого не следует, поскольку сравнение с основными видами, описанными под родовым названием *Zamites*, уже нами дано.

В заключение еще раз хочется напомнить, что поскольку род *Zamites* долгое время оставался очень нечетким, к нему относили листья разных

родов, которые в настоящее время при более детальном изучении постепенно находят свое правильное место и название. Так, например, *Zamites weberi* Sew. (Сьюорд, 1907) впоследствии оказался псевдоктенисом — *Pseudectenites weberi* (Sew.) Ргун. (Криштофович, Принада, 1934; Делле, 1964). Другие же листья описываются и сейчас одними авторами как *Zamites* — *Zamites ivanovii* Kryst. et Ргун. (Самылина, 1961), другими — как *Zamiophyllum* — *Zamiophyllum ivanovii* (Krysht. et Ргун.) Krassilov (Красилов, 1965). Таких примеров можно привести несколько. Приведем лишь еще один. В «Основах палеонтологии» (1963, стр. 113) в диагнозе рода *Zamites* указано: «Перышки прикрепляются при помощи мозолистых утолщений или без них к верхней поверхности стержня, не полностью закрывая его». Казалось бы все ясно. Однако на рис. 21, помещенном на этой же странице, в качестве иллюстрации изображен *Zamites ivanovii*, у которого прикрепление сегментов никак не соответствует описанному в диагнозе. Как указывалось выше, этот вид переведен сейчас Красиловым в род *Zamiophyllum*.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обр. 9/19, 9/114, 9/118, 8/123, 61, 62, 73, 230, 245, 247, 249, 253, 254, 257, 259, 270, 307, 407.

Род *Cycadolepis* Saporta, 1875¹

Cycadolepis ovalis Doludenko, sp. nov.²

Табл. LXXVII, 1—8; табл. LX, 1 (слева)

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 237а, келловей, р. Барула, табл. LXXII, 1—8; табл. LX, 1 (слева).

Д и а г н о з. Чешуи почти округлые с оттянутой верхушкой размером 22 × 27 мм, с поперечноморщинистой поверхностью и ровными, гладкими краями. Эпидермис одной из поверхностей чешуи сложен четырех- или пятиугольными неправильной формы клетками, образующими короткие, нечетко выраженные ряды. Стенки клеток довольно толстые, от прямых до слабоизвилистых. Устьица синдетохейльного типа, ориентированы обычно вдоль длины чешуи. Эпидермис другой стороны образован более тонкостенными клетками, количество устьиц меньше, чем на противоположной стороне.

О п и с а н и е. В коллекции имеется один отпечаток чешуи этого вида (табл. LXXVI, 1, 2, 4), с которой получены хорошие препараты кутикулы, позволившие достаточно детально изучить строение эпидермиса *C. ovalis* (табл. LXXVII, 3, 5—8).

С р а в н е н и е. *C. ovalis* sp. nov. хорошо отличается от известных видов *Cycadolepis*. От йоркширских видов *C. hypene* Harris, *C. stenopus* Harris, *C. nitens* Harris (Harris, 1943, 1944, 1953) этот вид отличается гораздо большей величиной, от *C. spheniscus* Harris (1953) — иной формой чешуи, от *C. eriphous* Harris (1953) — отсутствием густых волосков. Гренландские виды *Cycadolepis* (Harris, 1932b) — *C. psila* Harris и *C. johansson* Harris = *C. rugosa* Johansson [но не *Cycadolepis rugosa* (Halle) Harris см. Harris, 1953, стр. 34] — тоже отличны от нашего. Чешуи *C. psila* мелкие, и форма их иная, а чешуи *C. johansson* несут по краям большое количество волосков и имеют ланцетную форму. Нет никакого сходства между *C. ovalis* и *Cycadolepis rugosa* (Halle) Harris из Йоркшира (Halle, 1911; Harris, 1953). Строение эпидермиса остальных видов *Cycadolepis* — *C. sixtelae* Vachr., *C. indica* Gupta, *C. kiiensis* Oishi, *C. villosa* Sap. и другие, — к сожалению, не изучено, поэтому мы не можем достоверно отнести их к этому

¹ В «Основах палеонтологии», 1963, стр. 118—119, этот род ошибочно отнесен к *Cycadales*, а не к *Bennettitales*, как следовало бы.

² *Ovalis* (лат.) — овальный.

роду. Возможно, что некоторые из них имеют цикадовый тип строения эпидермиса, в этом случае их придется отнести к роду *Deltolepis* Harris (Harris, 1942, 1964). Напомним, что отличие чешуй, относимых к родам *Cycadolepis* или *Deltolepis*, состоит только в строении их эпидермиса. Для чешуй *Cycadolepis* характерен эпидермис беннеттитового типа (синдетохейльные устьица), для *Deltolepis* — цикадового типа (гаплохейльные устьица). Отпечаток чешуи находится на одном штуфе с *Pterophyllum georgiense* sp. nov. (табл. LX, 1, обр. 237). Наиболее сходен наш отпечаток с чешуями *C. toyamae* Oishi из верхней юры Японии (Oishi, 1935), однако *C. toyamae* в два-три раза крупнее нашего и строение его эпидермиса не известно. Чешуи *C. toyamae* найдены в слоях, переполненных отпечатками *Nilssonia pecten* Oishi, с которыми Оиси их связывает.

М е с т о н а х о ж д е н и е. См. голотип.

Cycadolepis rugosa (Halle) Harris

Табл. LXXVIII, 3, 5

1911. *Cloughtonia rugosa* Halle. *Cloughtonia*, a problematic fossil plant from the Yorkshire Oolite, стр. 1—6, табл. 1, 2.

1953. *Cycadolepis rugosa* Harris. Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 58—60, стр. 34, 39—40, рис. 3 в тексте.

О п и с а н и е. В коллекции имеется один неполный отпечаток чешуи этого вида, основание и верхушка не сохранились. Поверхность нижней суженной части чешуи поперечноморщинистая; верхней, расширенной части — гладкая. Жилки в суженной части чешуи идут параллельно, в расширенной части расходятся веером и выходят в края.

С р а в н е н и е. Описанная чешуя очень сходна с чешуями, описанными Галле (Halle, 1911) как *Cloughtonia rugosa*. Впоследствии Харрис (Harris, 1953) включил род *Cloughtonia* в ранее установленный Сапортой род *Cycadolepis*, поскольку, как выяснилось, чешуи обоих родов имеют беннеттитовый тип строения эпидермиса. Хороший рисунок *Cycadolepis rugosa* приведен в статье Харриса (Harris, 1953, рис. 3).

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обр. 9/127.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средняя юра Англии, средняя и верхняя юра Грузии.

Cycadolepis sp.

Таблица LXXVIII, 1, 2, 4, 6, 7.

О п и с а н и е. В коллекции имеется только один почти полный отпечаток чешуи такого типа (табл. LXXVIII, 1, 6), с которого получены вполне удовлетворительные препараты кутикулы (табл. LXXVIII, 2, 4, 7). Это ланцетовидная чешуя размером примерно 80×18 мм, постепенно суживающаяся кверху и книзу. Основание не сохранилось. Поверхность поперечноморщинистая в средней части, ближе к краям гладкая. Края ровные. Клетки эпидермиса четырехугольные, неправильной формы, вытянутые в длину, образуют нечеткие ряды. Стенки клеток прямые или изогнутые. Устьица редкие, ориентированы вдоль длины чешуи, синдетохейльного типа. Другой отпечаток представлен небольшим фрагментом, однако строение его эпидермиса совершенно сходно с описанным выше образцом.

С р а в н е н и е. Из всех видов *Cycadolepis*, строение эпидермиса которых изучено, этого вид более всего сходен с *C. spheniscus* Harris (Harris, 1953), но отличается от последнего более крупными размерами, большей шириной и иным строением эпидермиса — клетки чешуи *C. spheniscus* почти квадратные, стенки клеток более толстые и часто извилистые. От остальных видов он отличается очень крупными размерами и иной формой.

По-видимому, это новый вид, однако поскольку мы имеем практически только один отпечаток, да и то без основания, то описываем эту чешую как *Cycadolepis* sp. Отпечаток чешуи находится на одном штуфе с отпечатком *Pterophyllum* aff. *ptilum* Harris (табл. LIII, 1, обр. 241).

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 10, обр. 241а.

GINKGOALES. ГИНКГОВЫЕ

Род *Eretmophyllum* Thomas, 1914

Eretmophyllum thomasi Doludenko et Svanidze, sp. nov.¹

Табл. LXXIX, 1—6, табл. LXXX, 1—5.

Г о л о т и п: ТГУ № 309, р. Цинцкила-Геле, обн. 5, келловой, табл. LXXIX, LXXX.

Д и а г н о з. Лист лопатчатый, постепенно суживающийся к основанию и переходящий в короткий черешок. Поверхность листа гладкая, блестящая. Секреторных каналов нет. Кутикула очень толстая. Клетки верхней поверхности листа без папилл. Клетки нижнего эпидермиса несут по одной большой круглой папилле, которые, сливаясь, образуют продольные ряды. Устьица расположены в устьичных полосах, немногочисленные, неодинаковые по величине. Побочные клетки в количестве 8—10 снабжены мощными папиллами, нависающими над устьичной щелью.

О п и с а н и е. В коллекции имеется один неполный отпечаток листа *Eretmophyllum*. Длина сохранившейся части листа около 70 мм, ширина до 13 мм. Верхушка не сохранилась. Лист постепенно суживается к основанию и переходит в широкий черешок. Из черешка выходят две жилки, которые тут же дихотомируют. В средней части листа насчитывается 9—10 параллельных жилок. Клетки верхнего эпидермиса многоугольно-округлые, прямостенные, расположены нечеткими рядами. Устьица имеются только на нижней поверхности листа, где собраны в устьичные полосы, разделенные широкими полосами, лишенными устьиц. Устьица немногочисленные, погруженные, окружены кольцом из 8—10 побочных клеток, каждая из которых несет мощную папиллу. Размер устьиц значительно варьирует. На ширину устьичной полосы приходится два — четыре устьица. Все клетки нижнего эпидермиса несут круглую выпуклую большую папиллу. Часто папиллы соседних клеток сливаются вместе, образуя продольные ряды.

С р а в н е н и е. Описанный отпечаток имеет наибольшее сходство с *E. pubescens* Thomas из Англии (Thomas, 1914) как по внешнему виду, так и по строению эпидермиса. Однако между этими видами имеются и существенные отличия. Наш вид отличается от *E. pubescens*: 1) отсутствием секреторных каналов между жилками листа; 2) отсутствием папилл на клетках верхнего эпидермиса; 3) наличием больших папилл на клетках нижнего эпидермиса, которые имеют тенденцию сливаться, образуя продольные ряды; 4) наличием большего числа побочных клеток (пять — семь у *E. pubescens*, семь — десять у нашего вида) и присутствием папиллы на каждой из них; 5) интересная особенность *E. thomasi* — устьица разного размера. От *E. whitbiensis* Thomas, *E. saighanense* (Sew.) Thom. (Thomas, 1914), *E. baikonuricum* Orlovskaja (Орловская, 1962) грузинский вид также хорошо отличается, так как перечисленные виды не имеют папилл на клетках эпидермиса.

М е с т о н а х о ж д е н и е. См. голотип.

¹ Вид назван в честь английского палеоботаника Х. Х. Томаса, автора рода *Eretmophyllum*.

Род *Sphenobaiera* Florin, 1936

Sphenobaiera samylinae Doludenko et Svanidze, sp. nov.¹

Табл. LXXXI, 1—5

Г о л о т и п: ТГУ, обр. 315, р. Барула, обн. 13, келловей, табл. XXXI, 1—5.

Д и а г н о з. Листья клиновидные с постепенно суживающимся основанием, переходящим в черешок. Угол расхождения краевых долей 45°. Листовая пластинка с глубоким вырезом, захватывающим черешок, разделена на две симметричные половинки, каждая из которых еще три-четыре раза дихотомически рассечена на узкие в 0,5—1 мм доли. Длина листовой пластинки более 80 мм, ширина более 30 мм. Жилки очень тонкие, не всегда четко выраженные, число их равно двум-трем, реже четырем. Устьица расположены на обеих поверхностях листа, однако на верхней стороне количество их вдвое-втрое меньше, чем на нижней. На нижней стороне устьица расположены редкими, но довольно четкими рядами: число рядов изменчиво — от четырех до десяти. Жилкам соответствуют тяжи более узких и длинных клеток. В зависимости от числа жилок (две — четыре) в конечной доле листа число устьичных полос меняется, поэтому на ширину устьичной полосы может приходиться от одного до трех-четырех устьичных рядов. На верхней поверхности устьица расположены так же, как и на нижней, или чаще приурочены к краям листа, по два-три ряда устьиц с каждого края. В середине листа устьиц очень мало или они вовсе не встречаются.

О п и с а н и е. В коллекции имеются три образца данного вида. На лучшем отпечатке (табл. LXXXI, 1) представлен клиновидный лист с многочисленными лопастями. Листовая пластинка глубоким, доходящим до черешка и частично захватывающим и его вырезом разделена на две части под углом, близким 45°. Каждая часть со своей стороны разделяется еще несколько раз на многочисленные доли. На нашем отпечатке насчитывается 16 долей, ширина их около 0,5 мм. Черешок узкий — 1,5 мм ширины. Длина сохранившейся части черешка 9 мм. От черешка отходят две доли, которые тут же делятся на две, а затем еще три-четыре раза. Угол расхождения долей 25—30°. В каждой доле прослеживаются две-три, реже четыре тонкие жилки. На отпечатке, изображенном на табл. LXXXI, 1, сохранилось несколько долей около 1 мм ширины, с тремя и четырьмя жилками.

С р а в н е н и е. Из всех известных видов *Sphenobaiera* наиболее близок описанному выше *S. uninervis* Samylinina из нижнемеловых и верхнеюрских отложений Алдана (Самылина, 1963). Однако наш вид имеет две — четыре жилки в конечной доле листа, в то время как для алданского вида характерна только одна жилка. У *S. uninervis* имеются только две устьичные полосы, в то время как у нашего вида число их меняется от трех до пяти. Кроме того, у *S. samylinae* над жилками расположены тяжи более узких и длинных клеток, о чем говорилось выше, в то время как у *S. uninervis* они отсутствуют. Со *S. angustiloba* (Heer) Florin (Florin, 1936) грузинский вид имеет большое сходство по строению эпидермиса и по наличию трех-четырех жилок в конечной доле листа, но сильно отличается более узкими листьями (0,5 мм у *S. samylinae* и 2—3 мм у *S. angustiloba*) и гораздо большим числом конечных долей — около 20 вместо 6—8.

М е с т о н а х о ж д е н и е. См. голотип.

¹ Вид назван в честь палеоботаника В. А. Самылиной.

Род *Pseudotorellia* Florin, 1936

Pseudotorellia sp.

Табл. LXXIX, 7

О п и с а н и е. В коллекции имеется один лист обратнойцевидной формы. Верхушка не сохранилась, основание суженное — 5 мм. Ширина листа 14 мм, длина около 40 мм. Жилки многочисленные. Кутикула не сохранилась.

С р а в н е н и е. Наибольшее сходство данный отпечаток обнаруживает с *P. pulchella* (Нг.) Vas. (Heer, 1876; Nathorst, 1897; Василевская, 1959; Вахрамеев, Долуденко, 1961), однако описанный лист имеет более округлую форму, очень резко суженное основание и большее число жилок на ширину листа. Что же касается промежуточных жилок, характерных для *P. pulchella*, то сохранность отпечатка такова, что рассмотреть это невозможно.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Река Барула, обн. 9, обр. 262.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФЛОРЫ КЕЛЛОВЕЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ГРУЗИИ

В состав келловейской флоры Западной Грузии входят папоротники, кейтониевые, птеридоспермы, цикадовые, беннеттитовые, гинкговые и хвойные. Членистостебельные отсутствуют.

Папоротники представлены двумя видами: *Cladophlebis denticulata* (Brongn.) Font. и *Sphenopteris* sp. Папоротники встречаются крайне редко и в коллекции представлены очень незначительным количеством отпечатков. За четыре полевых сезона в окрестностях сел. Цеси, несмотря на тщательные поиски, было найдено только шесть отпечатков перьев папоротников и очень незначительное количество (около четырех) отпечатков изолированных перышек.

Кейтониевые представлены тремя видами: *Sagenopteris philipsii* (Brongn.) Presl, *S. colpodes* Harris и *S. heterophylla* Dolud. et Svan. sp. nov. Отпечатки листьев *Sagenopteris* встречаются довольно часто, обычно в виде изолированных листочков.

Птеридоспермы (семенные папоротники) представлены двумя родами: *Ctenozamites* и *Pachypteris*. Находки *Ctenozamites* очень редки и отнесены нами к новому виду *C. usnadzei* Dolud. et Svan. sp. nov. Зато отпечатки *Pachypteris lanceolata* Brongn. буквально переполняют отложения. Они настолько разнообразны по внешнему виду, что часть из них можно было бы отнести к *Pachypteris*, а другую часть к *Thinnfeldia*. Однако сравнение их эпидермиса с препаратами кутикулы *P. lanceolata* из Йоркшира и Краснодара показывают их полное сходство. Выделен новый вид *P. bendukidzei* Dolud. et Svan. sp. nov. Он хорошо отличается от первого вида как по внешнему виду, так и по строению эпидермиса.

Цикадовые довольно многочисленны во флоре и представлены тремя родами: *Nilssonia* (один отпечаток, определенный нами как *Nilssonia* sp.), *Paracycas* и *Pseudoctenis*. Род *Paracycas* был недавно установлен Харрисом (Harris, 1964) во флоре Йоркшира, где описан только один вид *P. cteis* Harris. В келловейской флоре Грузии описаны три вида этого рода: *P. brevipinnata* Delle, встречающийся также в бате Ткварчели, *P. intermedia* Dolud. sp. nov. и *P. raripinnata* Dolud. sp. nov. Таким образом, в настоящее время имеется уже три вида этого рода, два последних встречены только в келловее Грузии, *P. brevipinnata* в бате и келловее Грузии. Кроме того, *P. cteis* Harris описан (Долуденко, Делле, Сванидзе, 1968) из бата Ткибули. Род *Pseudoctenis* представлен шестью видами, три из которых являются новыми: *P. barulensis* Dolud. sp. nov., *P. latus* Dolud. sp. nov. и *P. magnifolius* Dolud. sp. nov. *Pseudoctenis oleosa* Harris и *P. lanei* Thomas были описаны ранее из Йоркшира, *P. eathiensis* из поздней юры Шотландии. Отпечатки *Pseudoctenis*, описанные здесь как *Pseudoctenis* sp. A., sp. B и sp. C, являются, по всей вероятности, новыми видами, однако плохая сохранность или недостаточный материал не позволили нам сделать этого сейчас.

Беннеттитовые очень многочисленны и разнообразны. Встречено огромное количество отпечатков *Nilssoniopteris*, *Ptilophyllum*, *Zamites*, несколько меньше *Pterophyllum* и очень мало *Otozamites* и *Cycadolepis*.

Род *Nilssoniopteris* отмечается в юрских отложениях Грузии впервые. Описаны шесть видов этого рода, пять из которых новые, и только один отпечаток отнесен нами к уже известному виду *N. vittata* (Brongn.) Fl., но со знаком aff. Отпечатков *Nilssoniopteris* очень много, особенно на реке Цинцикла-Геле в обн. 7, где они вместе с *Ptilophyllum* и *Pachypteris* составляют основную массу растительных остатков. Однако сохранность их обычно не очень хорошая — листья представлены небольшими фрагментами, цельные листовые пластинки встречаются редко. По-видимому, при дополнительных сборах выявлено будет еще некоторое количество видов. Род *Otozamites* представлен известным видом *O. graphicus* (Leckenby) Harris и отпечатком, отличным от этого вида и отнесенным нами к *Otozamites* sp. Описан новый вид рода *Pseudocycas* — *P. cessiensis* Dolud. sp. nov.

Род *Pterophyllum* представлен сравнительно небольшим количеством отпечатков, однако удалось выделить 10 видов этого рода, восемь из которых новые. Виды четко отличаются друг от друга по строению эпидермиса и по внешнему облику. Изучение этого богатого материала и литературных данных показало, что у хорошо сохранившихся отпечатков *Pterophyllum* видно, как сегменты прикрепляются к верхней поверхности стержня, не полностью перекрывая его, причем полоска между сегментами левой и правой половины листа может быть и узкой и довольно широкой. Следовательно, вслед за Харрисом (Harris, 1952) мы считаем род *Leptopterophyllum* Thomas синонимом *Pterophyllum* и согласны с мнением В. А. Красилова (1967), что род *Tyrmia* тоже является синонимом *Pterophyllum*. Таким образом, роды *Leptopterophyllum* и *Tyrmia* должны быть упразднены. Разбирая вопрос о выделении Красиловым двух подродов рода *Pterophyllum* — *Pterophyllum* s. s. и *Leptopterophyllum*, авторы пришли к выводу, что единственным отличием их является характер расположения устьиц на нижней поверхности сегмента — полосами (подрод *Pterophyllum* s. s.) и рассеянно (подрод *Leptopterophyllum*). Однако возможен и другой принцип для выделения подродов — ориентировка устьиц: поперечно, продольно и беспорядочно. Вопрос о том, какой признак более важен — характер расположения устьиц на сегменте или их ориентировка — остается пока открытым. Род *Ptilophyllum* представлен двумя видами: *P. caucasicum* Dolud. et Svan., широко распространенным в бате и келловее Грузии, и *P. okribense* f. *ratchiense* Dolud. et Svan., встреченным только в келловейских отложениях по р. Цинцикла-Геле. Новый вид *Zamites vachrameevii* Dolud. sp. nov. установлен по многочисленным отпечаткам хорошей сохранности. Чешуи *Cycadolepis* связываются с родами *Pterophyllum* и *Ptilophyllum*. У нас *C. ovalis* Dolud. sp. nov. встречен на одном штуде с *Pterophyllum georgiense* Dolud. sp. nov., а *Cycadolepis* sp. (по-видимому, тоже новый вид) с *Pterophyllum* aff. *ptilum* Harris. *Cycadolepis rugosa* (Halle) Harris был описан ранее из Йоркшира.

Г и н к г о в ы е очень малочисленны и по числу видов, и по количеству отпечатков. Род *Eretmophyllum* представлен новым видом *E. thomasi* Dolud. et Svan. sp. nov., а *Sphenobaiera* тоже новым видом *S. samylinae* Dolud. et Svan. sp. nov. Обнаружен также один отпечаток *Pseudotorellia*.

Х в о й н ы е не богаты по количеству родов и видов, однако все отложения буквально переполнены отпечатками веточек *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*. Остальные роды представлены каждый всего лишь одним видом — *Araucariodendron angustigolium* Krassilov, *Elatocladus* sp., *Podozamites lanceolatus* (Brongn.) Schimp., *Tomharrisia* sp., *Widdringtonites karataviensis* Tur. — Ket.

О растительных комплексах, собранных из келловее окрестностей сел. Цеси, можно сказать следующее. В отложениях по р. Барула резко преобладают отпечатки хвойных *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*, кейтониевых — *Sagenopteris*, цикадовых — *Paracycas brevipinnata*, беннеттитовых — *Ptilo-*

phyllum caucasicum, птеридоспермов—*Pachypteris lanceolata*. Отпечатков растений очень много, все они хорошей сохранности с хорошо сохранившейся фитолеймой. На р. Цинцкила-Геле отпечатков несколько меньше, но они тоже хорошей сохранности, там преобладают *Nilssoniopteris*, *Ptilophyllum* и *Pachypteris*. В обн. 15, расположенном на левом берегу р. Риони напротив церкви Баракони, все растительные остатки имеют очень плохую сохранность и представлены маленькими фрагментами листьев, которые тут же рассыпаются. Это связано с тем, что обычно это небольшое обнажение находится под уровнем реки и обнажается только при сильном спаде воды.

Количество видов и процентный состав каждой группы растений, описанных из келловей окрестностей сел. Цеси, указаны в последних столбцах в табл. 5 и 6.

Таблица 5

Соотношение количества видов ископаемых растений в средне- и верхнеюрских отложениях Кавказа

по данным Принады, приведенным в работах Голубятникова (1925) и Дробышева (1927), Вахрамеева, Васиной (1959), Просвирыковой (в работе Мокринского, Вальц и др., 1965); Васиной, Долуденко (1968), Сванидзе (1960, 1961а, б), Делле (1960, 1964, 1967) и наших

Группа растений	Дагестан J _{2a}		Ткибули, Гелати J _{2bt}		Ткварчели J _{2bt}		Рача (сел. Цеси) J _{3cl}	
	число	%	число	%	число	%	число	%
Хвощевые	2	4	2	5	3	6	—	—
Папоротники	16	32	10	23	11	24	2	4
Птеридоспермы	1	2	3	7	3	6	3	5,5
Кейтониевые	1	2	1	2	1	2	3	5,5
Цикадофиты	23	46	18	42	19	40	33	64
Гинкговые	2	4	3	7	5	11	3	5,5
Хвойные	5	10	6	14	5	11	8	15,5
Общее количество видов . . .	50		43		47		52	

Таблица 6

Соотношение количества видов цикадофитов в средне- и верхнеюрских отложениях Кавказа

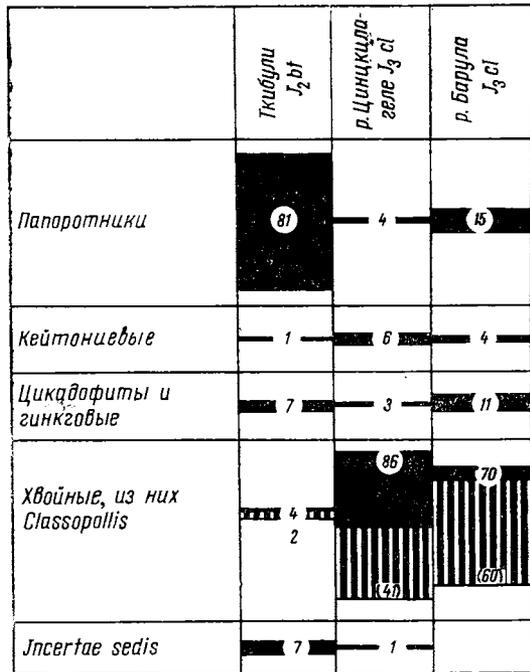
Группа растений	Дагестан J _{2a}	Ткибули, Гелати J _{2bt}	Ткварчели J _{2bt}	Рача (сел. Цеси) J _{3cl}
Цикадовые	14	4	8	10
Беннеттитовые	5	14	9	23
Цикадофиты	4	—	2	—
Общее количество видов	23	18	19	33

Из приведенных данных видно, что основную массу растительных остатков составляют цикадофиты: 33 вида из 52, что составляет 64% от всей келловейской флоры. На втором месте стоят хвойные (8 видов или 15%), затем идут кейтониевые, птеридоспермы и гинкговые (по 3 вида или по 5,5%). Очень мало папоротников (2 вида, или 4%) и совсем нет хвощевых.

Для более полного изучения позднеюрской флоры Грузии нами были

Рис. 5. Соотношение спорово-пыльцевых комплексов в батских и келловейских отложениях Грузии (по данным Б. Д. Карашвили, К. Г. Чантурия и О. П. Ярошенко)

Цифры в кружках — процентное содержание спор и пыльцы. Заштрихованные участки — процент пыльцы *Classopollis* в группе хвойных



использованы данные по спорово-пыльцевому анализу, предоставленные нам сотрудницей Геологического института АН СССР О. П. Ярошенко и сотрудниками Геологического Управления Грузии Б. Д. Карашвили и К. Г. Чантурия.

Впервые споры и пыльца из келловейских отложений по р. Барула (обн. 9) были выделены О. П. Ярошенко (рис. 5). Согласно ее данным, в спорово-пыльцевом комплексе преобладает пыльца рода *Classopollis* (60%), пыльца цикадофитов и гинкговых составляет 11%, пыльца хвойных семейства Pinaceae составляет 10—12%. В одном образце встречены кейтониевые в количестве 4%. Споры папоротникообразных составляют всего лишь 14—16%, из них 10% приходится на споры рода *Coniopteris*, 3—3,5% на споры *Klukisporites* и другие споры. Споры и пыльца плохой сохранности. Ярошенко указывает, что по преобладанию пыльцы *Classopollis* данный комплекс напоминает позднеюрский спорово-пыльцевой комплекс хребта Каратау и комплекс келловей Северного Кавказа, отличаясь от последних более разнообразным составом спор и пыльцы.

Во время совместных полевых работ в 1964 г. Б. Д. Карашвили и К. Г. Чантурия отобрали большое количество образцов на спорово-пыльцевой анализ по рекам Цинцкила-Геле и Барула. По р. Цинцкила-Геле отобрано 47 образцов, из которых семь образцов содержали споры и пыльцу в небольшом количестве, в двух образцах количество их оказалось достаточным для подсчета (см. рис. 5).

В спорово-пыльцевом комплексе по р. Цинцкила-Геле преобладает пыльца голосеменных (до 96%), среди которой особенно много пыльцы *Classopollis* (41—47%), *Podozamites* (15%), *Sciadopitys* (9—11%), *Pseudopinus* (6—8%), *Tsugaepollenites* (5—6%). Пыльца Araucariaceae и Cupressaceae составляет 1—2%. Пыльца кейтониевых составляет 4—6%, цикадофитов и гинкговых всего лишь 3%. Очень мало папоротников, всего лишь 4%, из них 2% приходится на споры *Coniopteris*. В единичном количестве встречаются споры *Klukisporites*, *Selaginella* и *Dicksonia*. В виде единичных зерен встречается трехпоровая пыльца *Eucommiidites troedssonii*

Erdtman. Особо следует отметить большое количество водорослей *Arplanopsis*, характерных для поздней юры.

Из 63 образцов, отобранных по р. Барула, споры и пыльцу в небольшом количестве содержали лишь семь образцов. Во всех просмотренных препаратах отмечается господство голосеменных (95%), из которых преобладает пыльца *Classopollis*. Споры *Coniopteris* встречаются единично.

По мнению Карашвили и Чантурия, спорово-пыльцевые комплексы келловейских отложений рек Цинцкила-Геле и Барула по основному составу спор и пыльцы близки к северокавказским комплексам келловей. В обоих случаях доминантом комплексов является пыльца *Classopollis*, но вместо пыльцы Cupressaceae — Taxodiaceae в нашем случае на втором месте стоит пыльца *Sciadopitys* — *Tsugopollenites*. Споры папоротников в обоих случаях имеют резко подчиненное значение, представлены небольшим числом родов и видов, составляя незначительный процент или вообще встречаются единичными зернами.

Ниже приводится список спор и пыльцы и их процентное содержание из двух наиболее богатых спорами и пыльцой образцов (276 и 277) по р. Цинцкила-Геле.

1. <i>Selaginella</i> sp.	ед.* —	15. <i>Podozamites</i> sp.	15	14
2. <i>Dicksonia</i> sp.	1 —	16. <i>Podocarpus</i> sp.	2	2
3. <i>Coniopteris</i> sp.	2 3	17. <i>Protoconiferus</i> sp.	2	1
4. <i>Polypodiites</i> sp.	ед. —	18. <i>Pseudopinus</i> sp.	8	6
5. <i>Hausmannia</i> sp.	ед. —	19. <i>Elatides williamsonii</i> (Brongn.) Nath.	—	ед.
6. <i>Dictyophylum</i> sp.	— ед.	20. <i>Sciadopitys</i> sp.	9	11
7. <i>Gleichenia</i> sp.	— ед.	21. <i>Tsugapollenites mesozoicus</i> Couper.	6	5
8. <i>Klukia exilis</i> (Phillips) Raciborski	— 2	22. Araucariaceae	1	1
9. <i>Marattisporites</i> sp.	1 ед.	23. Cupressaceae	1	1
10. <i>Calamospora mesozoica</i> Couper	— ед.	24. <i>Classopollis</i> sp.	25	30
11. <i>Camptotriletes cerebriiformis</i> Naum	ед. —	25. <i>Classopollis</i> cf. <i>classoides</i> Pilug emend Poc. et Jons.	16	17
12. <i>Caytonanthus arberi</i> (Thomas) Harris	4 3	26. <i>Walchites gradatus</i> Bolch.	ед.	—
13. <i>Caytonipollenites pallidus</i> (Reissinger) Couper	2 1	27. <i>Eucommiidites troedssonii</i> Erdtman.	1	—
14. Пыльца цикадофитов и гинкговых	3 3	28. Incertae sedis	1	—

* ед. — единично.

Сравнивая данные спорово-пыльцевого анализа с данными по отпечаткам растений, мы видим, что в обоих случаях наблюдается явное преобладание голосеменных (85—96%) над папоротниками (4—15%), причем в отложениях келловей по р. Цинцкила-Геле папоротников больше, чем на р. Барула (15% вместо 4%), а голосеменных соответственно несколько меньше. Однако внутри группы голосеменных такого четкого соответствия данных не получается. Правда, процентное содержание кейтониевых совпадает, но цикадовые, беннеттитовые и гинкговые, пыльца которых практически не отличима между собой, составляют, по данным спорово-пыльцевого анализа, от 3 до 11%, в то время как эти же группы по флоре составляют 69,5% (18% Cycadales, 46% Bennettitales, 5,5% Ginkgoales). Пыльца различных хвойных составляет 70—86%, а по флоре всего лишь 15%. Данные по сопоставлению птеридоспермов, составляющих 5,5% флоры келловей, не приводятся, поскольку по спорам они не выделяются. Совпадение данных спорово-пыльцевого анализа и данных по флоре по па-

поротникам понятно. Папоротников в келловейском лесу было очень мало, и количество спор, продуцируемое ими, было тоже невелико. Хотя по хвойным данным, казалось бы, не совпадают, поскольку хвойные по пыльце составляют 70—86%, а по отпечаткам 15%, но тут всегда следует учитывать, что хотя количество родов и видов (а именно количество видов учитывается в процентном содержании) хвойных невелико, однако количество отпечатков их огромное. Что же касается несоответствия данных по таким группам, как цикадофиты и гинкговые, то здесь следует отметить, что гинкговых вообще там росло мало; судя по количеству отпечатков, они приносились откуда-то издалека. А цикадофиты, видимо, продуцировали очень небольшое количество пыльцы по сравнению с хвойными, пыльца которых и составляет главную часть спорово-пыльцевого комплекса келловей. Кроме того, — и это, конечно, главное — не следует забывать, что, сопоставляя данные по флоре и спорово-пыльцевые комплексы, мы, по существу, сравниваем несопоставимые вещи: число видов растений (по флоре) с числом пыльцевых зерен, встречаемых в образце. Поэтому сравнение это может быть лишь относительным.

Каковы же были условия, в которых росла описанная флора? Для того чтобы лучше понять это, разберем палеогеографическую обстановку келловейского времени. Распространение верхнеюрских отложений в Грузии приурочено к двум большим геотектоническим единицам: к геосинклинали южного склона Большого Кавказа и Грузинской глыбе. Нам больше интересуют отложения, связанные с Грузинской глыбой, так как именно в них сохранились остатки растений.

В пределах Грузинской глыбы отложения келловей-оксфорда, включающие обычно остатки растений, представлены терригенными образованиями, а отложения кимеридж-титона — рифогенно-карбонатными породами. В ряде районов (Цеси, Баджихеви, Абхазия — р. Решава) рифогенно-карбонатные отложения кимеридж-титона сменяются лагунной пестроцветной свитой с прослоями гипса. В других случаях (Окриба, Мегрелия, Абхазия) отложения келловей-оксфорда отсутствуют, а верхняя юра представлена только пестроцветной свитой (Бендукидзе, 1964).

Вопросами палеогеографии позднеюрского времени занимались многие геологи: А. И. Джанелидзе (1940), И. Р. Кахадзе (1947), Н. Г. Химшиашвили (1957), Н. С. Бендукидзе (1964) и др. По данным этих исследователей и по нашим наблюдениям, палеогеография позднеюрского времени в области Верхней Рачи представляется в следующем виде.

Батская орогеническая фаза, наиболее сильно проявившаяся в юре Грузии, расширила пределы Грузинской глыбы. Море отступило на север в геосинклинали южного склона Большого Кавказа. После перерыва, наблюдающегося в бате, море начинает наступать в поздней юре, что наиболее заметно по северной периферии Грузинской глыбы. Как отмечает Кахадзе, «нисходящие движения, вызвавшие трансгрессию, начались в нижнем келловее и продолжались в последующее время. В результате этого в геосинклинали южного склона на всей площади, занятой ее бассейнами (восточным и западным), включая и среднеюрские кордильеры, установился морской режим» (1947, стр. 312).

Раннекелловейское море в Верхней Раче, Абхазии и Юго-Осетии, наступая, заливало неровную поверхность суши, сложенную в основном порфиритовой свитой байоса. Море «залило в первую очередь депрессии и сперва не покрыло возвышенностей, большей частью имевших тектонический характер (антиклинали), созданных среднеюрской фазой» (Кахадзе, 1947, стр. 313). С юга келловей-оксфордское море занимало в основном Рачинско-Лечхумскую синклинали, ограничиваясь антиклинальным поднятием Шкмери-Пхони, не покрывавшимся морем вплоть до раннего мела. С севера Рачинско-Лечхумская синклинали отграничивалась от основной геосинклинали кордильерой, сложенной порфиритовой свитой

байоса (Джанелидзе, 1940). Увеличение песчанистого материала на запад в сторону Цеси указывает на существование суши и в этом направлении (Кахадзе, 1947). Таким образом, в продольную долину р. Риони море заходило с востока в виде узкого залива (Кахадзе, 1947, стр. 315, рис. 23). К такому же выводу приходит и Химшиашвили (1957, стр. 279), изучивший келловейско-оксфордскую фауну. Он пишет: «Учитывая, что Цесский залив сообщался с грузинским юрским морем на востоке, невольно бросается в глаза резкое сокращение числа ископаемых крупных аммонитов по мере удаления от прибрежной зоны, вернее от небольшого залива или бухты. Возможно, именно в таком заливе существовали наиболее благоприятные условия для жизни аммонитов, так как сюда приносился обильный органический материал с берегов, существовала хорошая аэрация и т. п.».

Сказанному выше не противоречат выводы авторов. Основная масса растений очень хорошей сохранности, почти на всех отпечатках сохранилась фитолейма, расположены отпечатки на поверхности слоистости и в мелкозернистом материале, что указывает на захоронение растений в условиях спокойного, глубоко врезанного в континент моря, куда со склонов сносили растительный материал небольшие горные речки. Хорошая сохранность и большое количество отпечатков дает основание предположить, что растения захоронялись недалеко от места их произрастания, а не приносились издалека, т. е. представляют собой «монотопный» комплекс (Ильинская, 1958). Анализируя состав флоры, можно представить себе, что по берегам Цесинского залива росли леса, образованные хвойными, цикадовыми, беннеттитовыми и птеридоспермами. Леса, по-видимому, росли на высоких сухих участках, поскольку влаголюбивые растения — хвощовые и папоротники — практически отсутствуют во флоре. Исчезновение хвощей, папоротников и некоторых других влаголюбивых видов растений связано, по-видимому, как с более сухим и жарким климатом, наступившим к этому времени, так и с тем, что море, трансгрессия которого началась с келловей, затопило низменные участки суши и уничтожило обитавшую там растительность, в результате чего сохранилась растительность, произраставшая на более сухих и возвышенных участках. Как уже отмечалось ранее, климат в Грузии в позднеюрское время, в связи с появлением пояса засушливого климата, сильно изменился и стал сухим и жарким. Это наложило свой отпечаток и на облик рачинской флоры — здесь преобладают хвойные с шиловидными кожистыми листьями, все растения имеют очень толстую кутикулу, погруженные устьица, различные кутикулярные выросты, прикрывающие устьица, волоски. Небольшое количество отпечатков гинкговых связано, видимо, с тем, что они росли в более возвышенных и отдаленных местах и только изредка приносились отсюда горными речками.

Подводя итоги изложенному выше, можно сказать, что флора окрестностей сел. Цеси представляет собой, по-видимому, флору сухих склонов, которая росла в непосредственной близости от мест захоронения, в условиях жаркого семиаридного климата.

Кроме крупного местонахождения келловейской флоры в окрестностях сел. Цеси, описанной в этой книге, остатки позднеюрской флоры в пределах Грузии обнаружены авторами недавно в Абхазии (ущелье р. Бзыбь), в Юго-Осетии (окрестности оз. Ерцо), а также в Верхней Раче (окрестности сел. Цхмори).

Ближайшее к сел. Цеси местонахождение флоры находится в сел. Цхмори. Растительные остатки собраны из песчанистых глин нижней части 30-метровой пачки келловей-оксфордских терригенных отложений. Здесь обнаружены отпечатки растений, принадлежащих *Sagenopteris*, *Ptilophyllum*, *Taeniopteris*, *Otozamites*, *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*, *Elatides* и *Elatocladus*. Остатки рассеяны по всей 30-метровой пачке. Судя по редкости

остатков и их фрагментарности, они не захоронялись на месте, а приносились издалека.

Очень небольшое количество отпечатков обнаружено в Юго-Осетии в песчаниках келловей-оксфорда в окрестностях оз. Ерцо и в мергелях кимериджа в окрестностях сел. Кемулта. Они представлены мелкими обрывками плохой сохранности, принадлежащими *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum* и другим хвойным.

Второе после цесинского богатое местонахождение позднеюрской флоры находится в Бзыбском ущелье в левом притоке р. Бзыбь — р. Коджриш. Здесь на байосской порфиритовой свите с угловым несогласием и размывом трансгрессивно налегают песчаники и глины келловей-оксфорда, которые начинаются базальными конгломератами мощностью около 40 м. В этих отложениях собраны (Кахадзе, 1947; Химшиашвили, 1957): *Perisphinctes pseudopatina* Par. et Bon., *Phylloceras antecedens* Pomr., *Hecticoceras pavlovi* Tsyт., *Camptonectes viridunensis* Ruk., *Lima subrigidula* Schlippe, *L. laeviuskula* Sow., *L. tumida* Roem. и др.

Растительные остатки обнаружены в нижней половине отложений, примерно в 15-метровой пачке. Эта флора представлена следующими родами: *Cladophlebis*, *Sphenopteris*, *Sagenopteris*, *Pseudoctenis*, *Cycadites*, *Ptilophyllum*, *Pseudocycas*, *Pterophyllum*, *Nilssoniopteris*, *Cycadolepis*, *Eretmophyllum*, *Brachyphyllum*, *Elatides*, кроме того, имеется большое количество обрывков хвойных. Основную массу растительных остатков составляют отпечатки *Ptilophyllum*, *Nilssoniopteris*, *Pterophyllum*, *Pseudoctenis*, *Brachyphyllum* и *Elatides*. Остальные роды представлены одним-двумя видами и небольшим количеством отпечатков. Папоротников очень мало — всего лишь четыре отпечатка, три из них принадлежат *Sphenopteris* и один *Cladophlebis*. Встречен всего лишь один отпечаток *Sagenopteris*, несколько отпечатков *Eretmophyllum*. Хвойных много, но они плохой сохранности, представлены небольшими обрывками, фитолейма на многих отпечатках отсутствует. Судя по хорошей сохранности большей части материала, основная часть растений росла в непосредственной близости от места захоронения, другая часть — хвойные и, по-видимому, гинкговые — приносилась из более отдаленных мест.

Изучение позднеюрской флоры Абхазии, Юго-Осетии и сел. Цхмори нами еще не начато, приводимые выше данные носят сугубо предварительный характер, поскольку строение эпидермиса собранных растений еще не изучено и видовой состав поэтому неясен. Однако даже предварительное изучение показывает, что в этих флорах много общего — обилие хвойных *Brachyphyllum* — *Pagiophyllum*, обилие цикадофитов, полное отсутствие хвощей, очень незначительное количество папоротников. Сравнение двух наиболее богатых флор цесинской и бзыбской показывает, что, несмотря на общее сходство, между ними имеются и различия. Главное отличие заключается в полном отсутствии птеридоспермов в келловейских отложениях на р. Коджриш, в то время как в окрестностях сел. Цеси их найдено огромное количество. Очень мало на р. Коджриш отпечатков *Sagenopteris*, *Paracycas*, несколько иной состав хвойных. Все это свидетельствует о том, что келловейская флора Бзыбского ущелья росла, видимо, в несколько иных условиях, чем цесинская.

СООТНОШЕНИЕ ПОЗДНЕЮРСКОЙ ФЛОРЫ ГРУЗИИ СО СРЕДНЕЮРСКИМИ ФЛОРАМИ КАВКАЗА

Сравнение родового состава поздне- и среднеюрских флор Кавказа (рис. 6, табл. 7) показывает, что он претерпел довольно значительные изменения. Больше всего эти изменения коснулись хвощовых и папоротников. Хвощи, представленные в средней юре двумя родами *Equisetum* — *Equisetites* и *Neocalamites*, — исчезли в келловее, число родов папоротников сократилось с 14 в средней юре до двух в келловее, остались только *Sphenopteris* и *Cladophlebis*. Кейтониевые и птеридоспермы представлены в келловее теми же родами — *Sagenopteris*, *Ctenozamites*, *Pachypteris* (отпечатки, определенные в Ткибули как *Thinnfeldia*, следует, по нашему мнению, относить к *Pachypteris*). У цикадофитов в келловее исчезают представители родов *Ctenis* и *Anotozamites*, остальные роды переходят в келловей. Что касается гинкговых, то находки их в келловее очень редки и представлены только тремя родами: *Eretmophyllum* и *Pseudotorellia*, не отмеченными в средней юре, и родом *Sphenobaiera*, известным в ней. О хвойных трудно сказать что-либо определенное. Формальные роды *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*, *Elatides*, *Elatocladus* и другие встречаются как в поздней, так и в средней юре, а такие роды, как *Araucariodendron* и *Tomharrisia*, впервые отмеченные в Грузии, установлены только благодаря изучению строения их эпидермиса. Если бы эпидермис изучить не удалось, то эти отпечатки, возможно, тоже были бы отнесены к *Podozamites* и *Elatocladus*.

Что касается видового состава, то здесь на границе средней и поздней юры произошли еще большие изменения и коснулись они главным образом цикадофитов, получивших в келловее пышный расцвет. На рис. 7 и табл. 5, 6 показано количество видов ископаемых растений в средне- и поздне-

	Ткварчели J ₂ bt	Ткибули, Гелати J ₂ bt	Рача J ₃ cl
<i>Equisetales</i>	1	1	
<i>Filices</i>	9	6	2
<i>Caytoniales</i>	1	1	1
<i>Cycadofilicales</i>	2	2	2
<i>Cycadophyta</i>	12	10	10
<i>Ginkgoales</i>	4	3	3
<i>Coniferales</i>	5	5	7

Рис. 6. Соотношение количества родов (цифры в кружках) ископаемых растений в батских и келловейских отложениях Грузии

Таблица 7

Родовой состав поздне- и среднеюрских флор Кавказа по данным Сванидзе (1960, 1961а, б); Делле, (1960, 1962, 1964; 1967); Принады (Голубятников, 1925; Дробышев, 1927); Вахрамеева, Васиной (1959); Просвиряковой (Мокринский, Вальц и др., 1965); Васиной, Долуденко (1968) и нашим

Местонахождения поздне- и среднеюрских флор Кавказа					
Род ископаемых растений	Рача J _{3cl}	Ткварчели J _{2bt}	Ткибули J _{2bt}	Дагестан J _{2a}	Азербайджан J ₂
<i>Equisetum</i>		×	×	×	
<i>Neocalamites</i>		×	×		
<i>Coniopteris</i>		×	×	×	
<i>Cladophlebis</i>	×	×	×	×	×
<i>Clathropteris</i>		×			
<i>Dictyophyllum</i>		×	×		
<i>Gonatosorus</i>		×			
<i>Hausmannia</i>				×	
<i>Hymenophyllites</i>				×	
<i>Klukia</i>		×	×		
<i>Marattiopsis</i>		×		×	×
<i>Osmundopsis</i>		×			
<i>Raphaelia</i>			×		
<i>Sphenopteris</i>	×		×	×	
<i>Thaumatopteris</i>			×		
<i>Todites</i>		×			
<i>Ctenozamites</i>	×	×	×		
<i>Pachypteris</i>	×	×		×	
<i>Thinnfeldia</i>			×		
<i>Sagenopteris</i>	×	×	×	×	×
<i>Ctenis</i>		×	×	×	
<i>Nilssonia</i>	×	×	×	×	×
<i>Paracycas</i>	×	×			
<i>Pseudoctenis</i>	×	×		×	
<i>Anomozamites</i>		×		×	
<i>Cycadolepis</i>	×	×	×		
<i>Nilssoniopteris</i>	×				
<i>Otozamites</i>	×	×	×		×
<i>Pseudocycas</i>	×		×		
<i>Ptilophyllum</i>	×	×	×	×	×
<i>Pterophyllum</i>	×		×	×	
<i>Zamites</i>	×		×		×
<i>Williamsonia</i>		×			
<i>Cycadites</i>		×	×	×	×
<i>Taeniopteris</i>		×	×	×	×
<i>Czekanowskia</i>		×	×		
<i>Baiera</i>		×		×	
<i>Eretmophyllum</i>	×				
<i>Ginkgo</i>		×	×		×
<i>Phoenicopsis</i>				×	
<i>Pseudotorellia</i>	×				
<i>Sphenobaiera</i>	×	×	×		
<i>Araucariodendron</i>	×				
<i>Araucarioxylon</i>		×			

Т а б л и ц а 7 (продолжение)

Местонахождения поздние- и среднеюрских флор Кавказа					
Род ископаемых растений	Рача J ₂ cl	Ткварчели J ₂ bt	Ткибули J ₂ bt	Дагестан J ₂ a	Азербайджан J ₂
<i>Brachyphyllum</i>	×		×	×	
<i>Cupressinoxylon</i>					×
<i>Elatides</i>			×		
<i>Elatocladus</i>	×		×		
<i>Pagiophyllum</i>	×	×	×		
<i>Pityophyllum</i>		×		×	
<i>Podozamites</i>	×	×	×	×	
<i>Tomharrisia</i>	×				
<i>Widdringtonites</i>	×				
<i>Xenoxylon</i>		×			

юрских отложениях Кавказа (Грузия, Дагестан), а в табл. 8 дается список видов ископаемых растений из главнейших местонахождений средне- и позднеюрских отложений Кавказа.

Как мы уже указывали, хвощевые в келловее полностью отсутствуют, а папоротники представлены *Cladophlebis denticulata* — видом, широко распространенным в средней юре Кавказа, и *Sphenopteris* sp. Птеридоспермы в тех и других отложениях представлены тремя видами, но только один из них является общим — *Pachypteris lanceolata* (*Thinnfeldia* мы включаем в род *Pachypteris*); вместо *Ctenozamites cycadea* в келловее появляется новый вид *C. usnadzei*, а вместо *Pachypteris multififormis* — новый вид *P. bendukidzei*. У кейтониювых проходящим видом является *Sagenopteris phillipsii*, в келловее же обнаружены два других вида, один из которых — *S. heterophylla* — является новым, а *S. colpodes* описан ранее из Йоркшира. Изменение видового состава цикадофитов в келловее особенно велико, что ярко видно на рис. 8, а также в табл. 8. Во-первых, в келловее Грузии число видов цикадофитов резко возрастает (см. табл. 6): с 18—19 в бате до 33 в келловее. Роды *Ctenis* и *Anomozamites* исчезают, резко возрастает количество видов *Pseudoctenis* (6 вместо 1), *Pterophyllum* (10 вместо 3), *Nilssoniopteris* (6 видов, в то время как в средней юре отпечатки листьев этого рода описаны, возможно, как *Taeniopteris* — 1 вид), увеличивается число видов *Paracycas* (3 вместо 1). В то же время резко падает количество видов *Nilssonia* (с 6 до 1) и *Otozamites* (1 вместо 5). Напомню, что в аалене Дагестана определено 11 видов нильссоний. Род *Paracycas* представлен в средней юре видом *P. brevipinnata*, в келловее же наряду с ним появляются еще два новых вида — *P. intermedia* и *P. raripinnata*. Вместо среднеюрского вида *Pseudoctenis weberi* появляются еще пять видов, из них три новых. Наряду с *Cycadolepis rugosa*, часто встречающимся в средней юре, в келловее появляются *Cycadolepis ovalis* и *Cycadolepis* sp. Недостаток материала не позволил пока дать второй форме видового названия. Не встречены в келловее отпечатки *Williamsonia*, *Cycadites* и *Taeniopteris*. Отсутствие двух последних родов легко объяснить, так как на всех отпечатках листьев сохранилась фитолейма и, благодаря изучению строения эпидермиса, отпечатки, морфологически сходные с *Cycadites* и *Taeniopteris*, были отнесены к родам *Paracycas* или *Pseudocycas*, а во втором случае к роду *Nilssoniopteris*.

Из 52 видов ископаемых растений, описанных из келловоя Грузии, только 10 являются общими с батскими растениями Грузии. Это *Cladophlebis denticulata*, *Sagenopteris phillipsii*, *Pachypteris lanceolata*, *Paracycas brevipinnata*, *Nilssoniopteris* (*Taeniopteris*) *vittata*, *Otozamites graphicus*,

	Давестан J ₂ a	Ткварчели J ₂ bt	Ткибули J ₂ bt	Рача J ₃ cl
<i>Equisetales</i>	2	3	2	
<i>Filices</i>	16	11	10	2
<i>Cycadofilicales</i>	1	3	3	3
<i>Caytoniales</i>	1	1	1	3
<i>Cycadophyta</i>	23	19	18	33
<i>Ginkgoales</i>	2	5	3	3
<i>Coniferales</i>	5	5	6	8

Рис. 7. Соотношение количества видов (цифры в кружках) ископаемых растений в средне- и верхнеюрских отложениях Кавказа

	Ткибули Ткварчели J ₂ bt	Рача J ₃ cl
<i>Ctenis</i>	1	
<i>Nilssonia</i>	6	1
<i>Paracycas</i>	1	3
<i>Pseudactenias</i>	1	6
<i>Anomozamites</i>	1	
<i>Cycadolepis</i>	1	2
<i>Nilssaniopteris</i>		6
<i>Otozamites</i>	5	1
<i>Pseudocycas</i>	1	1
<i>Ptilophyllum</i>	2	2
<i>Pterophyllum</i>	3	10
<i>Zamites</i>		1
<i>Williamsonia</i>	1	
<i>Cycadites</i>	1	
<i>Taeniopteris</i>	1	

Рис. 8. Соотношение количества видов (цифры в кружках) цикадофитов в батских и келловейских отложениях Грузии

Ptilophyllum caucasicum, *Cycadolepis rugosa*, *Podozamites lanceolatus*, *Brachyphyllum expansum*.

Подводя итоги сказанному, можно с уверенностью сказать, что на границе бата и келловей резко меняется флора Грузии. Эти изменения выражаются в основном в исчезновении хвощевых, резком снижении количества папоротников как в родовом и видовом, так и в количественном отношении, в пышном расцвете цикадофитов, особенно беннеттитов, которое выразилось в появлении массы новых видов, в некотором сокращении гинкговых и появлении огромного количества хвойных *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*.

Данные по флоре в общем тоже хорошо согласуются с данными по спорово-пыльцевому анализу (рис. 5). Сразу следует оговориться, что приводимые здесь цифры сугубо предварительны, поскольку в распоряжении Б. Д. Карашвили и К. Г. Чантурия, любезно предоставивших нам свои данные, был в то время только один образец из Ткибули, однако этот образец содержал большое количество спор и пыльцы. Споры папоротников составляют в Ткибули 81%, а пыльца голосеменных 12%, в то время как в келловее р. Цинцила-Геле папоротники составляют всего лишь 4% (по р. Барула 14—16%), а голосеменные 96% (по р. Барула 85%). Что касается отдельных групп внутри голосеменных, то дело здесь обстоит следующим образом. Содержание пыльцы кейтониевых в келловее несколько больше, чем в бате (4—6% вместо 1%), цикадофитов и гинкговых примерно

Список видов ископаемых растений из главнейших местонахождений средне- и позднеюрских отложений Кавказа (Дагестан и Грузия) по данным Принады (Голубятников, 1925; Дробышев, 1927); Вахрамеева, Васиной (1959); Просвиряковой (Мокринский, Вальц и др., 1965); Васиной, Долуденко (1968); Делле (1960, 1964, 1967); Сванидзе (1960, 1961а, б); Долуденко, Сванидзе (1968)

Род ископаемых растений		Местонахождения флоры			
		Дагестан J _{2a}	Ткварчели J _{2bt}	Ткибули, Гелати J _{2bt}	Рача, сел. Цеси J _{2cl}
Equisetales	<i>Equisetum beanii</i> (Bunb.) Harris	+	+	cf.	—
	<i>E. columnare</i> Brongn.	+	+	—	—
	<i>E. laterale</i> Phillips	—	+	—	—
	<i>E. sp.</i>	+	+	+	—
	<i>Neocalamites hoerensis</i> (Schimp.) Halle	—	+	—	—
	<i>N. sp.</i>	—	—	+	—
Filices	<i>Cladophlebis argutula</i> (Heer) Font.	+	—	—	—
	<i>Cl. denticulata</i> (Brongn.) Font.	+	—	+	+
	<i>Cl. denticulata</i> var. <i>caucasica</i> Pryn.	+	—	+	—
	<i>Cl. kamenkensis</i> Thomas	+	—	+	—
	<i>Cl. lobifolia</i> (Phill.) Brongn.	+	ex gr.	—	—
	<i>Cl. suluctensis</i> Brick	cf.	—	—	—
	<i>Cl. whitbiensis</i> Brongn.	+	—	+	—
	<i>Cl. williamsonia</i> Brongn.	+	—	—	—
	<i>Cl. sp.</i>	+	—	—	—
	<i>Clathropteris sp.</i>	—	+	—	—
	<i>Coniopteris hymenophylloides</i> (Brongn.) Sew.	+	ex gr.	+	—
	<i>C. murrayana</i> Brongn.	+	+	—	—
	<i>Con. sp.</i>	—	—	+	—
	<i>Dictyophyllum rugosum</i> L. et H.	+	+	cf.	—
	<i>Gonatosorus lobifolius</i> Burak.	—	+	—	—
	<i>Hausmannia rara</i> Vachr.	+	—	—	—
	<i>Hymenophyllites sp.</i>	+	—	—	—
	<i>Klukia exilis</i> (Phill.) Racib.	—	+	+	—
	<i>Marattia muensterii</i> (Goepp.) Delle	+	+	—	—
	<i>Osmundopsis prynadae</i> Delle	—	+	—	—
	<i>Raphaelia diamensis</i> Sew.	—	—	+	—
	<i>Sphenopteris gracillima</i> Heer.	—	—	cf.	—
	<i>Sph. sp.</i>	+	—	+	+
<i>Thaumatopteris sp.</i>	—	—	+	—	
<i>Todites princeps</i> (Presl.) Gothan	—	+	—	—	
<i>T. williamsonii</i> (Brongn) Sew.	—	+	—	—	
Cycadofilicales	<i>Ctenozamites cycadea</i> (Berger) Nath.	—	+	+	—
	<i>Ct. usnadzei</i> Dolud. et Svan. sp. n.	—	—	—	+
	<i>Pachypteris lanceolata</i> Brongn.	+	+	—	+
	<i>P. multiformis</i> Delle	—	+	+	—
	<i>P. bendukidzei</i> Dolud. et Svan. sp. n.	—	—	—	+
	<i>P. dagestanica</i> Dolud. sp. n.	+	—	—	—

Таблица 8 (продолжение)

Род ископаемых растений		Местонахождения флоры			
		Дагестан J _{2a}	Ткварчели J _{2bt}	Ткибули, Гелати J _{2bt}	Рача, сел. Цеси J _{3cl}
Caytoniales	<i>Sagenopteris colpodes</i> Harris	—	—	—	+
	<i>S. heterophylla</i> Dolud. et Svan. sp. n.	—	—	—	+
	<i>S. phillipsii</i> (Brongn.) Presl	+	cf.	cf.	+
Cycadales	<i>Ctenis pontica</i> Delle	+	+	—	—
	<i>C. sulcaulis</i> (Phill.) Ward.	+	—	—	—
	<i>Ct. sp.</i>	—	—	+	—
	<i>Nilssonia dentata</i> Brick	+	—	—	—
	<i>N. dagestanica</i> Pryn.	+	—	—	—
	<i>N. formosa</i> Vachr. et Vasina	+	—	—	—
	<i>N. grandifolia</i> Delle	—	+	—	—
	<i>N. grandifolia</i> f. <i>rarinervis</i> Delle	—	+	—	—
	<i>N. gigantea</i> (Schenk) Pryn.	ex gr.	—	—	—
	<i>N. inouyei</i> Yok.	+	—	+	—
	<i>N. kendallii</i> Harris	—	cf.	—	—
	<i>N. mediana</i> (Leck.) Fok.-Str.	+	—	—	—
	<i>N. orientalis</i> Heer	ex gr.	—	—	—
	<i>N. princeps</i> (Old. et. Morr.) Sew.	—	+	cf.	—
	<i>N. polymorpha</i> Schenk.	+	—	—	—
	<i>N. schauburgensis</i> (Dunk.) Yok.	+	—	—	—
	<i>N. variabilis</i> Pryn.	—	+	—	—
	<i>N. vittaeformis</i> Pryn.	+	+	—	—
	<i>N. sp.</i>	—	—	+	+
	<i>Paracycas brevipinnata</i> Delle	—	+	—	+
	<i>P. intermedia</i> Dolud. sp. nov.	—	—	—	+
	<i>P. raripinnata</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>Pseudoctenis barulensis</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	aff.
	<i>P. eathiensis</i> (Richard) Sew.	—	—	—	aff.
	<i>P. latus</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>P. lanei</i> Thomas	—	—	—	aff.
	<i>P. magnifolius</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>P. oleosa</i> Harris	—	—	—	+
	<i>P. weberi</i> (Sew.) Pryn.	—	+	+	—
	<i>Ps. sp.</i>	+	—	—	+
Bennettiales	<i>Anomozamites minor</i> (Brongn.) Nath.	+	—	—	—
	<i>Anomozamites</i> sp.	—	+	—	—
	<i>Cycadolepis rugosa</i> (Halle) Harris	—	+	+	+
	<i>C. ovalis</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>C. sp.</i>	—	—	—	+
	<i>Nilssoniopteris angustifolia</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>N. longifolia</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>N. muchlensis</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>N. stenophylla</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>N. vittata</i> (Brongn.) Fl.	—	—	—	aff.
	<i>N. vulgaris</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>Otozamites beanii</i> (L. et H.) Brongn.	—	—	+	—
	<i>O. graphicus</i> (Leck.) Harris	—	+	—	+
	<i>O. hislopii</i> (Oldh.) Feistm.	—	—	+	—

Таблица 8 (продолжение)

Род ископаемых растений		Местонахождения флоры			
		Дагестан J _{2a}	Ткварчели J _{2bt}	Ткибули, Гелати J _{2bt}	Рача, сел. Цесж J _{2cl}
Bennetitales	<i>O. latior</i> Sap.	—	—	+	—
	<i>O. obtusus</i> (L. et H.) Brongn.	—	—	+	—
	<i>Ot.</i> sp.	—	—	+	+
	<i>Pseudocycas saighanensis</i> Jacob et Schukla	—	cf.	—	—
	<i>P. cessiensis</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>P.</i> sp. (= <i>Ps. colchica</i> Pryn.)	—	—	+	—
	<i>Ptilophyllum acutifolium</i> Morris	+	+	—	—
	<i>P. acutifolium</i> f. <i>latum</i> Delle	—	+	—	—
	<i>P. cutchense</i> Morrid	+	+	—	—
	<i>P. caucasicum</i> Dolud. et Svan.	—	—	+	+
	<i>P. okribense</i> Dolud. et Svan.	—	—	+	—
	<i>P. okribense</i> f. <i>ratchense</i> Dolud. et Svan.	—	—	—	+
	<i>Pterophyllum aequale</i> (Brongn.) Nath.	—	—	+	—
	<i>Pt. andraeanum</i> Schimp.	+	—	+	—
	<i>Pt. rarineve</i> Pryn.	+	—	—	—
	<i>Pt. raripinnatum</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>Pt. ptilum</i> Harris	—	—	—	aff.
	<i>Pt. rionense</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>Pt. papillatum</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>Pt. mirabile</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>Pt. georgiense</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>Pt. aff. georgiense</i> Dolud.	—	—	—	+
	<i>Pt. subaequale</i> Hartz	—	—	—	aff.
	<i>Pt. magnum</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>Pt. insigne</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
	<i>Pt. paradoxum</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+
<i>Pt.</i> sp.	—	—	+	+	
<i>Zamites vachrameevii</i> Dolud. sp. n.	—	—	—	+	
<i>Z.</i> sp.	—	—	+	—	
<i>Williamsonia whitbiensis</i> Nath.	—	+	—	—	
<i>W.</i> sp.	—	+	—	—	
Cycadophyta	<i>Cycadites rectangularis</i> Brauns	+	+	+	—
	<i>Taeniopteris densinervis</i> Feistm.	+	—	—	—
	<i>T. vittata</i> Brongn.	+	cf.	—	—
	<i>T.</i> sp.	+	—	+	—
Ginkgoales	<i>Ginkgo digitata</i> (Brongn.) Heer	—	+	—	—
	<i>G. sibirica</i> Heer	—	—	aff.	—
	<i>G.</i> sp.	—	+	+	—
	<i>Baiera inaequilobata</i> Delle	—	+	—	—
	<i>B.</i> sp.	+	—	—	—
	<i>Sphenobaiera colchica</i> (Pryn.) Delle	—	+	—	—
	<i>Sph. pulchella</i> (Heer) Fl.	—	—	aff.	—
	<i>Sph. samylinae</i> Dolud. et Svan. sp. n.	—	—	—	+
	<i>Phoenicopsis angustifolia</i> Heer	+	—	—	—
	<i>Czekanowskia rigida</i> Heer	—	cf.	+	—
	<i>Eretmophyllum thomasi</i> Dolud. et Svan. sp. n.	—	—	—	+
<i>Pseudotorellia</i> sp.	—	—	—	+	

Таблица 8 (продолжение)

	Род ископаемых растений	Местонахождения флоры			
		Дагестан J _{2a}	Ткварчели J _{2bt}	Ткибули, Гелати J _{2bt}	Рача, сел. Цеси J _{2cl}
Coniferales	<i>Araucariodendron angustifolium</i> Krassilov	—	—	—	+
	<i>Araucarioxylon</i> sp.	—	+	—	—
	<i>Brachyphyllum expansum</i> (Sternb.) Sew. . .	—	—	+	aff.
	<i>B. mamillare</i> Brongn.	—	—	—	aff.
	<i>B.</i> sp.	+	—	—	+
	<i>Elatides curvifolia</i> (Dunk.) Nath.	—	—	cf.	—
	<i>Elatocladus indica</i> Feistm.	—	—	cf.	—
	<i>El.</i> sp.	—	—	+	+
	<i>Pagiophyllum astrachanense</i> Dolud.	—	—	—	+
	<i>P. peregrinum</i> (L. et H.) Sew.	—	—	+	—
	<i>P. williamsonia</i> (Brongn.) Sew.	—	—	+	—
	<i>P.</i> sp. cf. <i>Haiburnia setosa</i> (Phill.) Harris	—	cf.	—	—
	<i>Pityophyllum nordenskioldii</i> (Heer) Nath.	+	ex gr.	—	—
	<i>P. longifolium</i> (Nath.) Moell.	+	—	—	—
	<i>Podozamites lanceolatus</i> (L. et H.) Schimp.	+	cf.	+	+
	<i>P. angustifolius</i> (Eichw.) Schimper	—	+	—	—
	<i>Tomharrisia</i> sp.	—	—	—	+
	<i>Widdringtonites karataviensis</i> Tur.-Ket. . .	—	—	—	+
<i>Xenoxylon latiporosum</i> (Cram.) Goth. . . .	—	+	—	—	
<i>Carpolithes minor</i> Pryn.	—	aff.	—	—	
<i>Carpolithes</i> sp.	+	+	—	—	

одинаково (3—11 % вместо 7%). Хвойных же, особенно пыльцы *Classopollis*, становится больше почти в 20 раз (4% в бате 70—86% в келловее, из них пыльца рода *Classopollis* составляет в бате 2%, а в келловее — 40—60%). Если мы сравним эти данные с данными спорово-пыльцевого анализа из близлежащих территорий, например Северного Кавказа, Туркмении, Узбекистана, то получим сходную картину. В отложениях средней юры Северного Кавказа и Дагестана (Ярошенко, 1965) резко преобладают споры папоротникообразных над пылью голосеменных. Так, например, в байосе (Ярошенко, 1965, стр. 73, рис. 16) папоротникообразные составляют 72—85%, реже 54—63%, а хвойные от 4 до 14%. В келловее (там же, стр. 77, рис. 17) папоротники составляют только 0,5—18%, а пыльца хвойных 77—91%, в том числе пыльца *Classopollis* 64—90%. В отложениях Туркмении и Узбекистана (Бархатная, 1964) процентное содержание папоротников в келловее по сравнению со средней юрой резко падает, зато пыльца голосеменных становится доминирующей, а содержание пыльцы *Classopollis* достигает 50—94%.

Приведенные данные о растительных макроостатках и спорово-пыльцевых комплексах свидетельствуют о том, что на рубеже бата и келловоя Грузии произошло очень резкое изменение флоры.

КЕЛЛОВЕЙСКАЯ ФЛОРА ГРУЗИИ И ЕЕ МЕСТО СРЕДИ ОДНОВОЗРАСТНЫХ ФЛОР ИНДО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ

Как мы установили, келловейская флора Грузии резко отличается от среднеюрской флоры Грузии, и поэтому граница между ботом и келловеем по флоре может быть установлена достаточно четко. С другой стороны, келловейская флора Грузии, несмотря на общее сходство, сильно отличается от одновозрастных флор Шотландии, Франции, Казахстана, Средней Азии, Японии и Китая (табл. 9, рис. 9, 10, 11). Такое разнообразие флор в пределах одной палеофлористической области вызвано резким изменением физико-географических и климатических условий, происшедших на границе средней и поздней юры. В это время появляется пояс засушливого климата, существование и очертания которого устанавливаются на основании прекращения угленакопления в его пределах и появления карбонатных пестроцветных, а местами гипсоносных отложений. Согласно Н.М.Страхову (1960), этот пояс простирался от западных границ Франции и Испании, через Южную Европу, Кавказ, Казахстан и Среднюю Азию в районы Западного и Центрального Китая. Как указывает В. А. Вахрамеев (1964), возникновение этого пояса на территории Индо-Европейской области, занятой ранее влаголюбивой растительностью, повлекло за собой вымирание многих растений и резкое обеднение состава флоры. При этом некоторые формы, игравшие подчиненную роль в составе среднеюрской растительности, но оказавшиеся более приспособленными к изменившимся условиям, стали преобладающими, что и определило облик всей растительности.

	Шотландия	Франция	Грузия	Казахстан	Гиссарский хребет
<i>Equisetales</i>				1	1
<i>Filices</i>	9	5	2	5	2
<i>Cycadofilicales</i>	1	5	2		2
<i>Caytoniales</i>	1		1		
<i>Cycadophyta</i>	8	7	10	8	5
<i>Ginkgoales</i>	4	2	3	4	2
<i>Coniferales</i>	8	11	7	12	2

Рис. 9. Соотношение количества родов (цифры в кружках) ископаемых растений в верхнеюрских отложениях Шотландии, Франции и СССР

	Шотландия	Франция	Грузия	Карагай	Писсарский хребет
<i>Equisetales</i>				1	1
<i>Filices</i>	16	27	2	12	3
<i>Cycadofilicales</i>	3	13	3		2
<i>Caytoniales</i>	1		3		
<i>Cycadophyta</i>	13	27	33	12	7
<i>Ginkgoales</i>	6	2	3	3	2
<i>Coniferales</i>	10	37	8	18	3

Рис. 10. Соотношение количества видов (цифры в кружках) ископаемых растений в верхнеюрских отложениях Шотландии, Франции и СССР

	Шотландия	Франция	Грузия	Средняя Азия Казахстан
<i>Beania</i>	1			
<i>Ctenis</i>				1
<i>Nilssonia</i>	4		1	3
<i>Paracycas</i>			3	
<i>Pseudoctenis</i>	2		6	1
<i>Cycadalepis</i>		2	2	
<i>Nilssoniopteris</i>			6	
<i>Otozamites</i>			1	5
<i>Pseudocycas</i>			1	1
<i>Ptilophyllum</i>	1		2	3
<i>Pterophyllum</i>	1		10	1
<i>Sphenozamites</i>		2		
<i>Zamites</i>	2	10	1	1
<i>Wielandiella</i>				1
<i>Williamsonia</i>		4		1
<i>Cycadites</i>		1		
<i>Taeniopteris</i>	1			
<i>Cycadospadix</i>	1			
<i>Cycadospermum</i>		5		

Рис. 11. Соотношение количества видов (цифры в кружках) цикадофитов в верхнеюрских отложениях Шотландии, Франции и СССР

Климат внутри Индо-Европейской области резко дифференцировался. На большей части территории Европейской и Средне-Азиатской провинций он стал засушливым, климат же Индийской и Восточно-Азиатской провинций изменился мало и оставался по-прежнему влажным и жарким. Соответственно этому наиболее сильно изменилась растительность Южной Европы, Средней Азии и Казахстана.

Поскольку позднеюрские флоры из разных местонахождений сильно отличаются друг от друга, мы сравним сначала грузинскую келловейскую флору с флорами разных мест, а затем постараемся выяснить общие черты сходства и различия грузинской келловейской флоры с позднеюрскими флорами Индо-Европейской палеофлористической области.

Напомним состав позднеюрской (кимериджской) флоры Шотландии (списки позднеюрских флор из различных местонахождений Индо-Европейской палеофлористической области здесь и далее приводятся по работе Вахрамеева, 1964, стр. 114—123).

Filices: *Marattiopsis boweri* Sew., *Todites williamsonii* (Brongn.) Sew., *Gleichenites boodlei* Sew., *G. cycadina* (Schenk) Sew., *Coniopteris arguta* (L. et H.) Sew., *C. hymenophylloides* (Brongn.) Sew., *Matonidium goeppertii* (Etting.) Schenk, *Phlebopteris dunkeri* Schenk, *Hausmannia buchii* (Andrae) Sew., *H. dichotoma* Dunk., *H. richteri* Sew., *Cladophlebis denticulata* (Brongn.)

Таблица 9

Родовой состав позднеюрских флор Индо-Европейской палеофлористической области

Род ископаемых растений	Главнейшие местонахождения флор					
	Шотландия	Франция	Грузия	Средняя Азия, Казахстан	Индия	Япония
<i>Equisetum = Equisetites</i>				×		×
<i>Adiantites</i>						×
<i>Aphlebia</i>						×
<i>Asterotheca</i>						×
<i>Coniopteris</i>	×	×		×	×	×
<i>Cladophlebis</i>	×	×	×	×	×	×
<i>Clathropteris</i>				×		×
<i>Dichopteris</i>					×	
<i>Gleichenites</i>	×			×		×
<i>Hausmannia</i>	×					×
<i>Marattiopsis = Marattia</i>	×					
<i>Matonidium</i>	×					
<i>Naktongia</i>						×
<i>Onychiopsis</i>						×
<i>Phlebopteris</i>	×					
<i>Rhizomopteris</i>	×					
<i>Scleropteris</i>		×				
<i>Sphenopteris</i>	×	×	×	×	×	×
<i>Stachypteris</i>		×		×		
<i>Todites</i>						×
<i>Ctenozamites</i>		×	×			
<i>Cycadopteris</i>		×				
<i>Dicroidium</i>					×	
<i>Lomatopteris</i>		×				
<i>Stenopteris</i>		×				
<i>Pachypteris</i>			×	×		
<i>Thinnfeldia</i>	×	×		×		
<i>Sagenopteris</i>	×		×			×
<i>Beania</i>	×					
<i>Ctenis</i>				×		×
<i>Nilssonia</i>	×		×	×	×	×
<i>Paracycas</i>			×			
<i>Pseudoctenis</i>	×		×		×	×
<i>Cycadolepis</i>		×	×		×	×
<i>Dictyozamites</i>					×	×
<i>Nilssoniopteris</i>			×			
<i>Otozamites</i>			×	×	×	×
<i>Pseudocycas</i>			×	×		×
<i>Ptilophyllum</i>	×		×	×	×	×
<i>Pterophyllum</i>	×		×	×	×	×
<i>Sphenozamites</i>		×				
<i>Zamites</i>	×	×	×	×		×
<i>Zamiophyllum</i>						×
<i>Wielandiella</i>		×		×		
<i>Williamsonia</i>		×		×		×
<i>Cycadites</i>		×				
<i>Taeniopteris</i>	×				×	×
<i>Cycadospadix</i>	×	×				

Таблица 9 (продолжение)

Род ископаемых растений	Главнейшие местонахождения флор					
	Шотландия	Франция	Грузия	Средняя Азия, Казахстан	Индия	Япония
<i>Cycadospermum</i>		×				
<i>Czekanowskiia</i>	×			×		×
<i>Baiera</i>	×	×		×		
<i>Eretmophyllum</i>			×			
<i>Ginkgo</i>	×			×	×	×
<i>Ginkgodium</i>				×		×
<i>Phoenicopsis</i>	×			×		
<i>Pseudotorellia</i>			×	×		
<i>Sphenobaiera</i>		×	×			
<i>Athrotaxites</i>					×	
<i>Araucarites</i>	×	×		×	×	×
<i>Araucariodendron</i>			×			
<i>Araucarioxylon</i>	×					
<i>Brachyphyllum</i>	×	×	×	×	×	×
<i>Cheirolepis</i>		×				
<i>Cupressinocladus</i>				×		×
<i>Cupressinocar pus</i>				×		
<i>Cupressinoxylon</i>					×	
<i>Conites</i>					×	
<i>Echinostrobus</i>		×			×	
<i>Elatides</i>	×					
<i>Elatocladus</i>			×	×	×	×
<i>Frenelopsis</i>						×
<i>Masculostrobus</i>	×					
<i>Phyllocladoxylon</i>						×
<i>Pagiophyllum</i>		×	×	×	×	
<i>Paleocyparis</i>		×				
<i>Pinites</i>		×				
<i>Pityospermum</i>	×			×		
<i>Pityophyllum</i>				×		
<i>Podozamites</i>		×	×	×	×	×
<i>Schizolepis</i>				×		
<i>Sequoioipsis</i>		×				
<i>Sphenolepidium</i>	×					×
<i>Taxites</i>	×			×		
<i>Thuites</i>		×				
<i>Tomharrisia</i>			×			
<i>Widdringtonites</i>		×	×	×		
<i>Nageiopsis</i>						×

Font., *Cl. cf. distans* (Heer), *Cl. cf. haiburnensis* (L. et H.) Brongn., *Cladophlebis* sp., *Rhizopteris gunnii* Sew., *Sphenopteris onychiopsoides* Sew.

Cycadofilicales: *Thinnfeldia arctica* Heer., *T. heeri* (Nath.) Sew., *T. rhomboidalis* Ettingsh., *Thinnfeldia* sp.

Caytoniales: *Sagenopteris phillipsii* (Brongn.) Presl.

Cycadophyta: *Pterophyllum pecten* (Phill.) Morris, *Pterophyllum nathorstii* Sew., *Zamites buchianus* (Ett.) Sew., *Z. carruthersii* Sew., *Nilssonia brevis* Brongn., *N. cf. compta* (Phill.) Brongn., *N. mediana* (Leck.) Fox-

Strang., *N. orientalis* Heer, *Beania carruthersii* Nath., *Pseudoctenis crassinervis* Sew., *P. eathiensis* (Rich.) Sew., *Taeniopteris* sp., *Cycadospadix* sp.

G i n k g o a l e s: *Ginkgo digitata* (Brongn.) Heer., *G. sibirica* Heer, *Baiera brauniana* (Dunk.) Brongn., *B. lindleyana* (Schimp.) Sew., *Phoenicopsis gunnii* Sew., *Czekanowskia murrayana* (L. et H.) Sew.

C o n i f e r a l e s: *Araucarites milleri* Sew., *Araucarioxylon* sp., *Brachyphyllum* sp., *Elatides curvifolia* (Dunk.) Nath., *E. sternbergii* (Schenk) Sew., *Masculostrobis zeilleri* Sew., *Masculostrobis* sp., *Pityospermum* sp., *Sphenolepidium* cf. *kurrianum* (Dunk.) Sew., *Taxites* cf. *gramineus* (Heer) Sew., *T. jeffryi* Sew.

Черты сходства грузинской и шотландской флор — отсутствие хвощевых, богатство хвойными, цикадофитами и птеридоспермами, среди которых общими родами являются *Brachyphyllum*, *Ptilophyllum*, *Pterophyllum*, *Zamites*, *Nilssonia*, *Pseudoctenis*; в тех и других отложениях, помимо этого, встречаются *Cladophlebis denticulata* и *Sagenopteris phillipsii*. Однако разница между этими флорами очень велика, что свидетельствует о том, что климатические условия, в которых они произрастали, были очень несходны. И действительно, Грузия располагалась в зоне засушливого пояса, о которой упоминалось выше, в то время как Шотландия находилась севернее этого пояса и климат там был сходен во многом со среднеюрским, т. е. был жарким, но влажным. Во флоре Шотландии насчитывается 16 видов папоротников, принадлежащих к девяти родам, а в Грузии известно всего лишь два вида, принадлежащих к двум родам. В то же время цикадофитов в Грузии гораздо больше — 33 вида, вместо 13 в Шотландии, — и состав их иной (См. рис. 10). В Шотландии преобладают цикадовые — четыре вида *Nilssonia*, два вида *Pseudoctenis*, по одному виду *Beania* и *Cycadospadix*, в Грузии же больше беннеттитов — 23 вида из 33: из них *Nilssonia* (6 видов), *Pterophyllum* (10 видов). Много в Грузии отпечатков листьев родов *Paracycas* и *Pseudocycas*, которые в Шотландии вовсе не отмечены. Гинкговые в этих двух флорах представлены разными родами: *Ginkgo*, *Baiera*, *Phoenicopsis*, *Czekanowskia* в Шотландии; *Eretmophyllum*, *Pseudotorellia*, *Sphenobaiera* в Грузии. Хвойные тоже сильно отличаются по родовому составу. В оксфорд-кимериджских отложениях Франции собраны следующие растительные остатки.

F i l i c e s: *Stachypteris latifolia* Pom., *S. minuta* Sap., *S. spicans* Pom., *Coniopteris conferta* Sap., *Cladophlebis adjuncta* Sap., *Cl. breviloba* Sap., *Cl. gracilis* Sap., *Cl. exiguiloba* Sap., *Cl. (?) moissenetii* Sap., *Cl. pusilla* Sap., *Cl. aff. whitbiansis* Brongn., *Scleropteris compacta* Sap., *S. dissecta* Sap., *S. multipartita* Sap., *S. pomelii* Sap., *S. tenuisecta* Sap., *S. zeilleri* Sap., *Sphenopteris choffatiana* Heer., *S. lacerata* Sap., *S. macilentata* Sap., *S. michelinii* Pom., *S. minutata* Sap., *S. minutifolia* Sap., *S. peltatii* Sap., *S. rotundiloba* Sap., *S. subcrenulata* Sap., *S. tenuior* Sap.

C y c a d o f i l i c a l e s: *Ctenopteris changarnieri* Sap., *Ct. grandis* Sap., *Ct. girardotii* Sap., *Ct. itieri* Sap., *Cycadopteris brauniana* Zigno, *C. heterophylla* Zigno, *Lomatopteris ambigua* Sap., *L. cirinica* Sap., *L. desnoyerisii* Sap., *L. jurensis* Schimp., *L. minima* Sap., *Stenopteris desmomera* Sap., *Thinnfeldia obtusiloba* Sap.

C y c a d o p h y t a: *Sphenozamites latifolius*, *S. rossii* Zigno, *Zamites acerossus* Sap., *Z. claravallensis* Sap., *Z. confusus* Sap., *Z. fallax* Sap., *Z. je-neonis* Brongn., *Z. formosus* Heer, *Z. moreaui* Brongn., *Z. procerus* Sap., *Z. pumilio* Sap., *Z. renevieri* Heer, *Williamsonia gagnieri* Sap., *W. morieri* Sap., *W. pitaviensis* Sap., *W. zeilleri* Sap., *Cycadites lortettii* Sap., *Cycadeospermum berlieri* Sap., *C. choffatii* Sap., *C. pomelii* Sap., *C. schlumbergeri* Sap., *C. wimillense* Sap., *Cycadolepis hirta* Sap., *C. villosa* Sap., *Cycadospadix morae-anus* Schimp., *C. pasinianus* Zigno.

G i n k g o a l e s: *Baiera* cf. *lindleyana* (= *Trichopitys laciniata* Sap.), *Sphenobaiera longifolia* (Pom.) Fl.

Coniferales: *Araucarites falsanii* Sap., *A. lepidophylla* Sap., *A. microphylla* Sap., *A. moreauana* Sap., *Brachyphyllum assimile* Sap., *B. desnoyersii* (Brongn.) Sap., *B. girardotii* Sap., *B. gracile* Brongn., *B. jaubertii* Sap., *B. moreaunum* Brongn., *B. nepos* Sap., *Cheirolepis obscura* Sap., *Echinostrobus sternbergii* Schimp., *Pagiophyllum araucarinum* (Pom.) Sap., *P. cirnicum* Sap., *P. crassifolium* Schenk., *P. curtifolium* Sap., *P. rigidum* Sap., *Paleocyparis corallina* Sap., *P. elegans* Sap., *P. falsanii* Sap., *P. flouestii* Sap., *P. itieri* Sap., *P. robusta* Sap., *Pinites coemansii* Heer., *P. oblita* Sap., *Podozamites cuspidatus* Sap., *P. parvulus* Sap., *Sequoiopsis buvigneri* Sap., *S. echinata* Sap., *Thuites exilis* Sap., *T. locardii* Sap., *T. pulchellus* Sap., *T. thuiopsidiscus* Sap., *Widdringtonites creysensis* Sap., *W. gracilis* Sap., *W. megalophyllum* Sap.

Сравнивая позднеюрскую флору Франции с другими флорами, всегда следует иметь в виду, что эта флора была описана около 100 лет назад (Saporta, 1873, 1884, 1891) и позже не обрабатывалась. Как указывал Вахрамеев (1964), наименования многих форм в этом списке крайне архаичны и требуют пересмотра. Многие видовые и родовые названия устарели и ныне не используются палеоботаниками, некоторые изображенные Сапортой формы описываются в настоящее время под другими названиями. Однако ревизию видов Сапорты нельзя провести только по рисункам, приводимым в его работах, она должна быть основана на переизучении оригиналов. Тем не менее можно утверждать, что Сапорта очень дробил виды: так, по мнению Вахрамеева, большинство описанных им видов *Sphenopteris*, в действительности, принадлежат, судя по рисункам, одному виду *Coniopteris hymenophylloides*, а число видов *Cladophlebis* (в списке Сапорты их восемь) может быть также сокращено. Учитывая все изложенное выше, можно сказать, что сравнение с этой флорой довольно приблизительно.

Общие черты грузинской и французской флор — отсутствие хвощей, богатство и разнообразие цикадофитов, хвойных и птеридоспермов, бедность гинкговыми. Но в то же время эти флоры очень разные. Папоротников во Франции, даже если учесть, что все они собраны в основном из одного местонахождения Окси, несравненно больше и представлены они пятью родами. Кейтониевые во Франции отсутствуют, а в Грузии они представлены тремя видами. Птеридоспермов во Франции больше, и представлены они другими родами (*Ctenopteris*, *Cycadopteris*, *Lomatopteris*, *Stenopteris* вместо *Pachypteris*). Правда несколько отпечатков, определенных нами как *Pachypteris bendukidzei*, весьма напоминают листья, описанные в работе Сапорты как *Lomatopteris balduinii* Sap. (Saporta, 1873, табл. III, фиг. 1—5) и *L. burgondiacae* Sap. (там же, табл. IV, фиг. 1, 2), но остальные птеридоспермы совсем отличные. Цикадофитов много в обеих флорах, но представлены они другими видами и даже родами (рис. 11). В Грузии цикадофиты представлены 10 родами, во Франции их шесть. В Грузии преобладают виды родов *Pterophyllum* (10 видов), *Nilssoniopteris* (6 видов), *Pseudotenis* (6 видов), *Paracycas* (3 вида) и *Ptilophyllum* (2 вида); во Франции отмечены виды других родов: *Zamites* (10 видов), *Williamsonia* (4 вида), *Cycadospermum* (5 видов). Общими родами являются только *Cycadolepis* и *Zamites*. Кроме того, только во Франции известен род *Sphenozamites* (2 вида). Гинкговых в обеих флорах очень мало, общим родом является только *Sphenobaiera*; кроме того, в Грузии встречены роды *Eretmophyllum* и *Pseudotorellia*, а во Франции *Baiera*. Хвойных во Франции больше, чем в Грузии, и они более разнообразные. Общими родами являются *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*, *Podozamites*, *Widdringtonites*.

В позднеюрских отложениях Каратау (Южный Казахстан) собраны следующие растения.

Brrophyta: *Marchantites* sp.

Equisetales: *Equisetites ferganensis* Sew.

Filices: *Stachypteris elongata* Tur.-Ket., *S. turkestanica* Tur.-Ket., *Coniopteris burejensis* (Zal.) Sew., *C. hymenophylloides* (Brongn.) Sew., *C. karataviensis* Tur.-Ket., *Clathropteris* sp., *Cladophlebis denticulata* (Brongn.) Font., *Cl. nebbensis* (Brongn.) Nath., *Sphenopteris modesta* Bean., *S. cf. moissenetii* (Sap.) Tur.-Ket., *S. rotundiloba* Sap., *S. tyrmensis* Sew., *Sphenopteris* sp.

Cycadophyta: *Otozamites hislopii* (Oldh.) Feistm., *O. latior* Sap., *O. sphenozamioides* Tut.-Ket., *O. turkestanica* Tur.-Ket., *Otozamites* sp., *Pterophyllum* sp., *Ptilophyllum acutifolium* Oldh. et Morris., *P. cutchense* Morris., *Pseudocycas dubius* Tur.-Ket., *Williamsonia kazachstanica* Tur.-Ket., *Zamites buchianus* (Ett.), *Wielandiella masculina* Tur.-Ket., *Nilssonia taeniopteroides* Halle.

Ginkgoales: *Ginkgo sibirica* Heer, *Baiera* sp., *Phoenicopsis angustifolia* Heer, *Czekanowskia* sp.

Coniferales: *Araucarites* sp., *Brachyphyllum expansum* (Sternb.) Sew., *B. expansum* (Sternb.) Sew. var. *gracilis* Brick., *B. expansum* (Sternb.) Sew. var. *falcata* Brick., *B. mamillare* Brongn., *B. rhombicum* Feistm., *B. romanoskii* Brick., *Cupressinocladus cf. malkeri* Schimp., *Cupressocarpus ovatus* Brick., *Elatocladus jabalpurensis* (Feistm.), *Pagiophyllum cf. burmense* Sahní, *P. falcatum* Barthol., *P. peregrinum* (L. et H.) Sew., *Pityophyllum* sp., *Pityospermum* sp., *Podozamites lanceolatus* (L. et H.) Schimp., *P. angustifolius* Heer., *Schizolepis* sp., *Taxites* sp., *Widdringtonites* (?) sp.

Некоторое количество растений определено Т. А. Сикстель из нижнего келловея Гиссарского хребта. Поскольку это местонахождение расположено сравнительно близко к Каратау, а комплекс растений довольно похож на предыдущий, флору из этих двух мест мы рассматриваем вместе. В келловее Гиссарского хребта обнаружены следующие растения.

Equisetales: *Equisetites ferganensis* Sew.

Filices: *Gleichenites* sp., *Cladophlebis crenata* Font., *Cl. whitbiensis* Brongn.

Cycadofilicales: *Pachypteris lanceolata* Brongn., *Thinnfeldia* sp.

Cycadophyta: *Otozamites ptilophylloides* Brick, *Ptilophyllum cutchense* Morris, *P. pecten* (Phill.) Morris, *Zamites* sp., *Ctenis* sp., *Nilssonia polymorpha* Schenk, *N. vittaeformis* Pryn.

Ginkgoales: *Ginkgodium nathorstii* Yok., *Czekanowskia latifolia* Tur.-Ket.

Coniferales: *Araucarites cutchense* Feistm., *Brachyphyllum mamillare* Brongn.

Общая черта грузинской флоры и флоры из Средней Азии и Казахстана — богатство цикадофитами и хвойными, среди которых общими родами являются: *Nilssonia*, *Pseudoctenis*, *Otozamites*, *Pseudocycas*, *Ptilophyllum*, *Pterophyllum*, *Zamites*, *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*, *Elatocladus*, *Podozamites*, *Widdringtonites*. Однако между этими флорами существуют и значительные отличия. В Грузии нет хвощей, но много кейтониевых, в Каратау и Гиссарах встречаются хвощи, но не отмечены кейтониевые. Несмотря на большое количество общих родов, состав цикадофитов все же довольно разный: в Грузии много отпечатков *Pterophyllum*, *Nilssoniopteris*, *Pseudoctenis*, *Paracycas* (рис. 11), а в Каратау много *Otozamites* (5 видов) и *Nilssonia* (3 вида). Гинкговые представлены разными родами: *Eretmophyllum*, *Sphenobaiera*, *Pseudotorellia* в Грузии, *Ginkgo*, *Baiera*, *Phoenicopsis*, *Czekanowskia*, *Ginkgodium* в Каратау и Гиссарах. Состав хвойных тоже несколько иной, хотя, в общем, он во многом сходен (5 общих родов).

Мы не будем подробно останавливаться на сравнении флоры Грузии с флорами Индии и Японии, поскольку последние очень сильно от нее отличаются. Достаточно взглянуть на табл. 9, чтобы увидеть, что во флорах Японии и Индии встречаются роды, не отмеченные нами ранее в позднеюрских флорах Европы и Азии. Только в Японии встречены роды *Adiantites*,

Aphlebia, *Asterotheca*, *Naktongia*, *Onychiopsis*, *Todites*, *Zamiophyllum*, *Frenelopsis*, *Phyllocladoxylon*, *Nageiopsis*; только в Индии отмечены роды: *Dichopteris*, *Dicroidium*, *Cupressinoxylon*, *Conites*, только в Японии и Индии известен *Dictyophyllum*. Кроме того, существует огромное количество видов, характерных только для позднеюрской флоры Японии и позднеюрской флоры Индии. Но, несмотря на большие отличия, для флоры Грузии, Индии и Японии характерны такие общие черты, как богатство и разнообразие цикадофитов и хвойных.

Подводя итоги сравнения келловейской флоры Грузии с одновозрастными флорами Шотландии, Франции, Средней Азии и Казахстана, а также Индии и Китая, можно сказать, что общими чертами, сближающими эти флоры, являются (табл. 9) богатство и разнообразие цикадофитов, среди которых к числу общих родов относятся *Nilssonia*, *Pseudoctenis*, *Cycadolepis*, *Otozamites*, *Pseudocycas*, *Ptilophyllum*, *Pterophyllum*, *Zamites*; богатство и разнообразие хвойных с общими родами *Araucarites*, *Brachyphyllum*, *Elatocladus*, *Pagiophyllum*, *Podozamites*; бедность хвощевыми, гинкговыми. Отличительные черты грузинской келловейской флоры — крайняя бедность папоротниками (2 вида), большое разнообразие цикадофитов (33 вида) и относительное богатство кейтониевыми (3 вида).

Если сравнить грузинскую флору из келловейских отложений с флорами Европейской провинции (Шотландия, Франция) и с флорами Среднеазиатской провинции, то окажется, что большее сходство она имеет с флорами последней. Как уже указывалось при сравнении цесинской флоры с флорами Каратау и Гиссарского хребта, у этих флор имеется большое количество общих родов: у папоротников — два рода (*Cladophlebis* и *Sphenopteris*), у птеридоспермов — *Pachypteris*, у цикадофитов семь родов (*Nilssonia*, *Pseudoctenis*, *Otozamites*, *Pseudocycas*, *Ptilophyllum*, *Pterophyllum*, *Zamites*); у хвойных пять родов (*Brachyphyllum*, *Pagiophyllum*, *Elatocladus*, *Podozamites*, *Widdringtonites*). По-видимому, келловейскую флору Грузии можно относить к Среднеазиатской провинции Индо-Европейской палеофлористической области.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проделанной работы установлено, что келловейская флора Грузии (окрестности сел. Цеси) насчитывает в настоящее время 52 вида растений. Основную массу растений составляют голосеменные — 96%, из них беннеттитовые 46%, цикадовые 18%, хвойные 15%, кейтониевые, птеридоспермы и гинкговые по 5,5%. Папоротники составляют всего лишь 4%. Хвощевые полностью отсутствуют. Следует отметить, что хотя хвойные сравнительно немногочисленны по числу видов, количество отпечатков их очень велико.

Из 52 описанных видов ископаемых растений 26 являются новыми, почти у всех листьев описано строение их эпидермиса. Рассмотрена история изучения и дан критический обзор родов *Pachypteris*, *Paracycas*, *Pseudocstenis*, *Nilssoniopteris*, *Pterophyllum*. Предлагается дополненный диагноз рода *Pterophyllum* с одновременным упразднением родов *Leptopterophyllum* и *Tyrmia*. Впервые для юрских отложений Грузии указывается присутствие родов *Nilssoniopteris*, *Eretmophyllum*, *Araucariodendron*, *Tomharisia*.

Келловейская флора Грузии сильно отличается от батской флоры Грузии. На границе бата и келловей происходит резкое уменьшение папоротников с 23—24 до 4%, исчезают хвощевые, зато пышно расцветают беннеттиты и цикадовые (64% вместо 40—42), появляется огромное количество хвойных *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*. Резко изменяется видовой состав. Батская и келловейская флоры Грузии содержат только 10 общих видов.

Данные спорово-пыльцевого анализа также свидетельствуют о резком изменении флоры на границе бата и келловей. Процентное содержание папоротников уменьшается с 80 до 4—15, зато содержание пыльцы хвойных резко возрастает с 4 до 70—86, из них пыльца *Classopollis* увеличивается с 2 до 40—60.

Палеоботанические данные, таким образом, подтверждают целесообразность проведения границы между средней и верхней юрой под келловеем.

Келловейская флора Грузии является типичной позднеюрской флорой Индо-Европейской палеофлористической области, но в то же время она довольно своеобразна и несколько отличается от известных к настоящему времени позднеюрских флор Шотландии, Франции, Казахстана, Средней Азии, Индии и Японии, что, видимо, связано с различными физико-географическими условиями их мест обитания. Наибольшее сходство келловейская флора Грузии обнаруживает с флорами Средней Азии и Казахстана, вместе с которыми она входит в Средне-Азиатскую провинцию Индо-Европейской палеофлористической области.

ЛИТЕРАТУРА

- Бархатная И. Н. 1964. Спорово-пыльцевые комплексы юрских и нижнемеловых отложений Центральной Туркмении, Западного Узбекистана и их стратиграфическое значение. (Автореф. канд. дисс.), М.
- Бендукидзе Н. С. 1964. Верхняя юра. В кн. «Геология СССР, т. 10. Грузинская ССР, ч. 1». М., изд-во «Недра».
- Брик М. И. 1935. Мезозойская флора Южной Ферганы. 1. Папоротники. Ташкент, Изд-во Ком. наук Узб. ССР.
- Василевская Н. Д. 1959. Голосеменные растения из угленосных отложений Сангарского района (Ленский угленосный бассейн). В сборнике статей по палеонтологии и биостратиграфии, вып. 15. Л., Изд-во НИИГА.
- Васина Р. А., Долуденко М. П. 1968. Позднеааленская флора Дагестана. — Палеонтол. журн., № 3.
- Вахрамеев В. А. 1964. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени. — Труды Геол. ин-та АН СССР, вып. 102.
- Вахрамеев В. А., Васина Р. А. 1959. Нижнеюрская и ааленская флоры Северного Кавказа. — Палеонтол. журн., № 3.
- Вахрамеев В. А., Долуденко М. П. 1961. Верхнеюрская и нижнемеловая флора Бурейского бассейна и ее значение для стратиграфии. — Труды Геол. ин-та АН СССР, вып. 54.
- Вахрамеев В. А., Самылина В. А. 1958. Первая находка в СССР представителя рода *Pachypteris*. — Бот. журн., 43, № 11.
- Вахрамеев В. А., Ярошенко О. П. 1958. О верхнеюрской флоре южных районов СССР. — Докл. АН СССР, 123, № 5.
- Генкина Р. З. 1963. Ископаемая флора среднеюрских угленосных отложений Восточно-Уральского месторождения Орского бурогоугольного бассейна. М., Изд-во АН СССР.
- Геология СССР, т. X. 1964. Грузинская ССР, ч. I. М., изд-во «Недра».
- Голубятников В. Д. 1925. О некоторых каменноугольных отложениях Южного Дагестана. — Вестн. Геол. Ком., № 5.
- Гомолицкий Н. А., Курбатов В. В., Сикстель Т. А. 1962. Новые материалы к характеристике рода *Pachypteris*. — Палеонтол. журн., № 2.
- Делле Г. В. 1959. Новый род *Ptiloctenia* из юрских отложений Закавказья. — Бот. журн., 44, № 6.
- Делле Г. В. 1960. Новые данные о юрской флоре Ткварчели. — ДАН СССР, 133, № 5.
- Делле Г. В. 1962. Материалы к юрской флоре Азербайджана. — Бот. журн., 47, № 5.
- Делле Г. В. 1964. Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна (Закавказье). (Автореф. канд. дисс.).
- Делле Г. В. 1967. Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна (Закавказье). — Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 8, вып. 6.
- Джанелидзе А. И. 1940. Геологические наблюдения в Окрибе и в смежных частях Рачи и Лечхума. Тбилиси, Изд-во Груз. фил. АН СССР.
- Джанелидзе А. И. 1957. Направление тектонических исследований в Грузии. — Труды Геол. ин-та АН Груз. ССР, серия геол., 10(15).
- Долуденко М. П. 1963. Новые виды *Ptilophyllum* из юры Западной Украины. — Бот. журн., 48, № 6.
- Долуденко М. П. 1966. Новые виды рода *Pagiophyllum* из юры юга СССР. — Бот. журн., 51, № 2.
- Долуденко М. П. 1967. О соотношении родов *Pachypteris* и *Thinnfeldia*. — Тезисы докл. к XIII сессии Всес. Палеонтол. об-ва, Л.
- Долуденко М. П., Делле Г. В., Сванидзе Ц. И. 1968. Первые находки в СССР представителей рода *Paracycas* Harris. — Бот. журн., 53, № 7.
- Долуденко М. П., Сванидзе Ц. И. 1964. Некоторые юрские *Ptilophyllum* Украины и Грузии и связь их с индийскими видами этого рода. В кн. «Гондвана». М., изд-во «Наука». (Междунар. геол. конгресс. 22-я сессия. Докл. сов. геол. Проблема 9).
- Долуденко М. П., Сванидзе Ц. И. 1968. Келловейская флора Грузии и граница средней и поздней юры. — Изв. АН СССР, серия геол., № 6.

- Д р о б ы ш е в Д. В. 1927. Об ископаемых углях Северного Дагестана. — Изв. Геол. Ком., 46, № 6.
- И л ь и н с к а я И. А. 1958. Ископаемые моноотпные и полиотпные флоры и комплексы. — Докл. АН СССР, 119, № 4.
- К а х а д з е И. Р. 1947. Грузия в юрское время. — Труды Геол. ин-та АН Груз. ССР, серия геол., 3(8).
- К р а с и л о в В. А. 1967. Раннемеловая флора южного Приморья и ее значение для стратиграфии. М., изд-во «Наука».
- К р и ш т о ф о в и ч А. Н., П р и н а д а В. Д. 1934. Определитель мезозойской флоры СССР. Л.—М.—Новосибирск, Гос. науч.-техн. горн. геол. нефт. изд-во.
- К у з н е ц о в И. Г. 1937. Геологическое строение части Западной Грузии в пределах Рачи, Лечхума и Имеретии. В кн. «Экскурсия по Кавказу. Грузинская ССР. Западная часть». Л.—М., ОНТИ.
- Л е б е д е в Е. Л. 1965. Позднемеловая флора реки Зеи и граница юры и мела. — Труды Геол. ин-та АН СССР, вып. 125.
- Материалы по палеонтологии. 1965. Новые семейства и роды. — Труды Всес. научно-исслед. геол.-развед. ин-та, серия палеонтол., вып. 12.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый восьмым Международным ботаническим конгрессом. Париж, июль, 1954. 1959. Пер. с англ. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- М о к р и н с к и й В. В., В а л ь ц И. Э., В л а с о в В. М. и др. 1965. Закономерности развития и размещения раннемезозойского угленакпления на территории Крыма, Кавказа и Прикаспия. М.—Л., изд-во «Наука».
- Н о в о п о к р о в с к и й И. В. 1912. Материалы к познанию юрской флоры долины реки Тырмы (Амурской области). — Геол. исслед. Сиб. жел. дороги, вып. 32.
- О р л о в с к а я Э. Р. 1962. Находки *Pseudotorellia* и *Eretmophyllum* в юрских отложениях Казахстана. — Бот. журн., 47, № 10.
- Основы палеонтологии, 1963. Голосеменные и покрытосеменные. М., Госгеолтехиздат.
- П р и н а д а В. Д. 1933. Юрские растения Ткварчельского угленосного бассейна в Закавказье. — Труды Всес. геол.-развед. объедин., вып. 261.
- П р и н а д а В. Д. 1956а. Род *Heilungia* Prunada gen. nov. — Труды Всес. научно-исслед. геол. ин-та, новая серия, вып. 12. Палеонтология.
- П р и н а д а В. Д. 1956б. Род *Tyrmia* Prunada gen. nov. — Труды Всес. научно-исслед. геол. ин-та, новая серия, вып. 12. Палеонтология.
- С а м ы л и н а В. А. 1956. Новые цикадофиты из мезозойских отложений р. Алдана. — Бот. журн., 41, № 9.
- С а м ы л и н а В. А. 1961. Новые данные о нижнемеловой флоре южного Приморья. — Бот. журн., 46, № 5.
- С а м ы л и н а В. А. 1963. Мезозойская флора нижнего течения Алдана. — Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 8, вып. 4.
- С в а н и д з е Ц. И. 1960. О возрасте ископаемой флоры листоватых сланцев угленосной свиты Окрибы. — Сообщ. АН Груз. ССР, 25, № 5.
- С в а н и д з е Ц. И. 1961а. Ископаемая флора батских отложений Окрибы. (Автореф. канд. дисс.). Тбилиси.
- С в а н и д з е Ц. И. 1961б. К вопросу о взаимоотношении флор угленосной свиты Ткибули и Гелати. — Сообщ. АН Груз. ССР, 26, № 1.
- С т р а х о в Н. М. 1960. Основы теории литогенеза, т. 1. М., Изд-во АН СССР.
- С ь ю о р д А. Ч. 1907. Юрские растения Кавказа и Туркестана. — Труды Геол. ком., вып. 38.
- Т у р у т а н о в а - К е т о в а А. И. 1930. Юрская флора хребта Каратау. — Труды Геол. музея АН СССР, 6.
- Т у р у т а н о в а - К е т о в а А. И. 1936. *Otozamites turkestanica* Tur. и *Pseudocycas dubius* n. sp. из юрских отложений хребта Каратау (Казахстан). — Труды Геол. ин-та АН СССР, 5.
- Х и м ш и а ш в и л и Н. Г. 1957. Верхнеюрская фауна Грузии. Изд-во АН Груз. ССР.
- Х и м ш и а ш в и л и Н. Г. 1962. Зональное расчленение верхнеюрских отложений Грузии. В кн. «Стратиграфия юрской системы». Тбилиси, Изд-во АН Груз. ССР.
- Я р о ш е н к о О. П. 1965. Спорово-пыльцевые комплексы юрских и нижнемеловых отложений Северного Кавказа и их стратиграфическое значение. — Труды Геол. ин-та АН СССР, вып. 117.
- A n d r e w s H. N. 1955. Index of generic names of fossil plants, 1820—1950. Washin.
- B r o n g n i a r t A. 1825. Observations sur les végétaux fossiles renfermés dans les Grès de Hoer en Scanie. — Ann. sci. natur., sér. 1, 4.
- B r o n g n i a r t A. 1828. Prodrome d'une histoire des végétaux fossiles. — Dictionnaire sci. natur., 57.
- B r o n g n i a r t A. 1828—1836. Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe 1. Paris.
- B r o n g n i a r t A. 1849. Tableau des genres de végétaux fossiles. — Dictionnaire univ. hist. natur., 13.
- D a b e r R. 1960. Beitrag zur Wealden-Flora in Nordostdeutschland. — Geologie, Jg. 9, N6.

- D a b e r R. 1962. Blattreste im Lias von Nordostdeutschland.— Paläontol. Abh., 1, H. 2.
- F l o r i n R. 1933a. Studien über die Cycadales des Mesozoikums nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettitales.— Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., ser. 3, 12, N 5.
- F l o r i n R. 1933b. Über *Nilssoniopteris grandulosa* n. sp. eine Bennettitaceae aus der Juraformation Bornholms.— Arkiv bot. Kgl. svenska vetenskapsakad., 25A, N 20.
- F l o r i n R. 1936. Die fossilen Ginkgophyten von Franz-Joseph-Land, nebst Erörterungen über vermeintliche Cordaitales mesozoischen Alters. 1. Spezieller Teil.— Palaeontographica, Abt. B, 82, Lief. 1—4.
- F o n t a i n e W. M. 1889. The Potomac or younger Mesozoic flora.— U.S. Geol. Surv. Monthly, 15.
- Fossilium Catalogus. 2. 1963.— Plantae, 56.
- H a l l e T. G. 1911. *Cloughtonia*, a problematic fossil plant from Yorkshire Oolite.— Arkiv bot., 10, N 14.
- H a l l e T. G. 1913. The Mesozoic flora of Graham Land. In: «Schwedisch Sudpolar Expedition. Nordenskjöld wissenschaftliche Ergebnisse 1901—1903», Bd. 3, Lief. 14. Stockholm.
- H a l l e T. G. 1915. Some xerophytic leaf structures in Mesozoic plants. — Geol. fören. i Stockholm, förhandl., 37, N 5.
- H a r r i s T. M. 1926. The Rhaetic flora of Scoresby Sound.— Medd. Grønland, 68.
- H a r r i s T. M. 1932a. The fossil flora of Scoresby Sound. East Greenland. Pt 2. Description of seed plants incertae sedis, together with a discussion of certain cycadophyte cuticles.— Medd. Grønland, 85, N 3.
- H a r r i s T. M. 1932b. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt 3. Caytoniales and Bennettitales.— Medd. Grønland, 85, N 5.
- H a r r i s T. M. 1937. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Pt 5. Stratigraphic relations of the plant beds.— Medd. Grønland, 112, N 2.
- H a r r i s T. M. 1940. On some Jurassic specimens of *Sagenopteris*.— Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 11, 6, N 33.
- H a r r i s T. M. 1941. On *Ptilophyllum gracile* sp. n.— Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 11, 8, N 49.
- H a r r i s T. M. 1942. Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 1—3. 1. *Ptilophyllum caytonense* sp. n.; 2. *Deltolepis crepidota* gen. et. sp. nov.; 3. On *Nilssonia compta* and its reference to *Beania gracilis*.— Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 11, 9, N 56.
- H a r r i s T. M. 1943. Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 4—6. 4. *Anomozamites nilssonii* (Phillips) Seward; 5. *Cycadolepis stenopus* sp. nov.; 6. *Ctenopteris leckenbyi* (Leckenby). Zeiller.— Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 11, 10, N 68.
- H a r r i s T. M. 1944. Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 10—12. 10. *Otozamites beani* (L. et H.) Brongn.; 11. *Allicospermum retemirum* sp. n.; 12. *Cycadolepis nitens* sp. n.— Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 11, 11, N 79.
- H a r r i s T. M. 1946a. Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 28—30. 28. *Czekanowskia microphylla* (Phillips) Seward.; 29. *Nilssoniopteris vittata* (Brongn.) Florin and N. major (L. et H.) Florin; 30. *Ginkgoites longifolius* (Phillips) n. comb.— Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 11, 13, N 98.
- H a r r i s T. M. 1946b. Notes on the Jurassic flora of Yorkshire. 31—33. 31. *Ptilophyllum pectinoides* (Phillips) Morris; 32. *Coniopteris arguta* (Lindley et Hutton) Seward; 33. *Stenopteris nana* sp. n.— Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 11, 13, N 99.
- H a r r i s T. M. 1949a. Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 40—42. 40. *Otozamites anglica* (Seward) n. comb.; 41. The narrowleaved *Otozamites* species; 42. *Ptilophyllum hirsutum* Thomas and Bancroft, and its differentiation from *P. pecten* (Phillips).— Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 12, 2, N 16.
- H a r r i s T. M. 1949b. Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 43—45. 43. *Otozamites graphicus* (Leckenby); 44. *Otozamites venosus* sp. n.; 45. Two new species of *Pseudoctenis*.— Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 12, 3, N 20.
- H a r r i s T. M. 1950. Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 46—48. 46. *Ctenis kaneharai* Yokoyama; 47. *Pseudoctenis lanei* Thomas; the genera *Pseudoctenis* and *Pseudopterophyllum*; 48. *Clathropteris whitbiensis* sp. n., and its differentiation from *Dictyophyllum rugosum* L. et H.— Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 12, 3, N 36.
- H a r r i s T. M. 1951. The relationships of the Caytoniales.— Phytomorphology, N 1.
- H a r r i s T. M. 1952. Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 55—57. 55. *Cycadites cteis* sp. n.; 56. *Pterophyllum thomasi* nom. nov.; 57. *Pterophyllum fossum* sp. n.— Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 12, 5, N 54.
- H a r r i s T. M. 1953. Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 58—60. 58. Bennettitalean scale-leaves; 59. *Williamsonia himas* sp. nov.; 60. *Williamsonia setosa* Nathorst.— Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 12, 6, N 61.
- H a r r i s T. M. 1964. The Yorkshire Jurassic flora. 2. Caytoniales, Cycadales and Pteridisperms. London.
- H e e r O. 1876. Beiträge zur fossilen Flora Spitzbergens.— Flora Fossilis Arctica, 4, H. 1.
- H o l d e n R. 1914. On the relation between *Cycadites* and *Pseudocycas*.— New Phytologist, 13, N 10.

- Jacob K., Jacob Ch. 1954. Cuticular study of Indian *Ptilophyllum* fronds from Cutch and Jabulpore.— India Geol. Surv. Mem., Palaeontol. Indica, 33, N 1.
- Jacob K., Shukla B. N. 1955. Jurassic plants from the Saighan series of Northern Afghanistan and their palaeo-climatological and palaeo-geographical significance.— India Geol. Surv. Mem., Palaeontol. Indica, 33, N 2.
- Johansson N. 1922. Die rätische Flora der Kohlengruben bei Stabbarp und Skromberga in Schonen.— Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., 63, N 5.
- Kilpper K. 1965. Nomenklatur und Geschichte mesozoischer Pflanzen, 1. Die Gattung *Ptilophyllum* Morris (in Grant).— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., H. 4.
- Kräusel R. 1921. Über einige Pflanzen aus dem Keuper von Lunz.— Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst., 41, N 192.
- Leckenby J. 1864. On the sandstones and shales of the Oolites of Scarborough, with description of some new species of fossil plants.— Quart. J. Geol. Sci. London, 20, pt 1—2.
- Luthardt R. 1903. Die Keuper Flora von Neuwelt bei Basel.— Abhandb. Schweiz. paläontol. Ges., 30.
- Lindley J., Hutton W. 1837. The fossil flora of Great Britain, v. 3. London.
- Lundblad B. 1950. Studies in the Rhaeto-Liassic floras of Sweden. 1.— Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., Ser. 4, 1, N 8.
- Nathorst A. G. 1890. Beiträge zur mesozoischen Flora Japans.— K. Akad. Wiss. Denkschr., 57.
- Nathorst A. G. 1897. Zur Mesozoischen Flora Spitzbergens.— Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., 30, N 1.
- Nathorst A. G. 1907. Paläobotanische Mitteilungen, 1. *Pseudocycas*, eine neue Cycadophytengattung aus den cenomanen Kreideablagerungen Grönlands.— Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., 42, N 5.
- Nathorst A. G. 1909. Über die Gattung *Nilssonia* Brongn.— Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., 43, N 12.
- Oishi S. 1935. A new species of *Zamites* from the Nisi-Nakayama Bed, Yamaguti Prefecture.— J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. 4, 3, N 1.
- Oishi S. 1940. The Mesozoic floras of Japan.— J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. 4, 5, N 2—4.
- Pant D. D., Mehra B. 1963. On a Cycadophyte leaf, *Pteronilssonia gopali* gen. et sp. nov., from the Lower Gondwanas of India.— Palaeontogr., Abt. B, 113, N5—6.
- Phillips J. 1875. Illustrations of the geology of Yorkshire, pt I. Yorkshire coast. London.
- Reymannowa M. 1963. The Jurassic flora from Grojec near Cracow in Poland, pt 1.— Acta palaeobotanica, Polska Akad. Nauk, 4, N2.
- Saporta G. 1873. Paléontologie française ou description des fossiles de la France, plantes jurassiques, t. 1. Algues, equise tacées, characées, fougerés. Paris.
- Saporta G. 1875. Paléontologie française ou description des fossiles de la France, plantes jurassiques, t. 2. Cycadées, Paris.
- Saporta G. 1884. Paléontologie française ou description de fossiles de la France, plantes jurassiques, t. 3. Conifères ou acicularices. Paris.
- Saporta G. 1891. Paléontologie française ou description des fossiles de la France, plantes jurassiques, t. 4. Types proangiospermiques et supplement final. Paris.
- Schenk A. 1874. Beiträge zur Flora der Vorwelt; die fossile Flora der nordwestdeutschen Weldenformation.— Palaeontographica, 19, N 6.
- Schlotheim E. F. 1822. Nachträge zur Petrefactenkunde, t. 1. Gotha.
- Seward A. C. 1900. Catalogue of the Mesozoic plants in the Department of Geology British Museum. The Jurassic flora. 1. The Yorkshire coast. London.
- Seward A. C. 1911. The Jurassic flora of Sutherland.— Trans. Roy. Soc. Edinb., 47, pt. 2.
- Seward A. C. 1917. Fossil plants, v. 3. Cambridge.
- Sternberg G. K. 1825. Versuch einer geognostischen botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt, Bd. 1, Teil 4. Leipzig-Prague.
- Thomas H. H. 1913. The fossil flora of the Cleveland district of Yorkshire. 1. The flora of the Marske Quarry.— Quart. J. Geol. Soc. London, 69, N 273.
- Thomas H. H. 1914. On some new and rare Jurassic plants from Yorkshire.— *Eretmophyllum*, a new type of Ginkgoalean leaf.— Proc. Cambridge Philos. Soc., 17, N 3.
- Thomas H. H. 1930. Further observations on the cuticle structure of Mesozoic Cycadean fronds.— J. Linnean Soc. London, 43.
- Thomas H. H. 1954. The plant on which the genus *Pachypteris* was founded.— Svensk. bot. tidskr., 48, N 2.
- Thomas H. H., Bancroft N. 1913. On the cuticles of some recent and fossil Cycadean fronds.— Trans. Linnean Soc. London, ser. 8, 5.
- Thomas H. H., Bose M. N. 1955. *Pachydermophyllum papillosum* gen. et sp. nov. from the Yorkshire Jurassic.— Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 12, 8.
- Thomas H. H., Harris T. M. 1960. Cycadean Cones of the Yorkshire Jurassic.— Senckenbergiana, 41.
- Zeiller R. 1903. Flore fossile des gîtes des Carbon du Tonkin. Paris.
- Zeiller R. 1906. Etudes des gîtes minéraux de la France, bassin houiller et permien de Blanzay et du Creusot. Paris.

О Б Ъ Я С Н Е Н И Я К Т А Б Л И Ц А М

Изображения отпечатков листьев даны в натуральную величину, кроме особо отмеченных в объяснениях к таблицам. Эпидермис листьев изображен в увеличенном виде, размер увеличения указан в объяснениях к таблицам.

Все растения, кроме отмеченных, собраны в келловейских отложениях окрестностей сел. Цеси.

Соответствие препаратов кутикулы и отпечатков, с которых они получены, устанавливается по номерам образцов.

Т а б л и ц а I

Cladophlebis denticulata (Brongn.) Font.

1. Перо с типичными для этого вида перышками, р. Барула. Обр. 415
2. То же. $\times 3$
3. Перо, р. Барула. Обр. 413
4. Река Барула. Обр. 414
5. Часть пера. $\times 3$, р. Барула. Обр. 413

Sphenopteris sp.

- 6,7,8. Участки перьев, р. Цинцила-Геле. Обр. 331, р. Барула. Обр. 9/1, 9/2
- 9,10. Увеличенные участки перьев. $\times 2$, р. Барула. Обр. 9/1, 9/2

Т а б л и ц а II

Sagenopteris phillipsii (Brongn.) Presl

1. Изолированный листочек, р. Барула. Обр. 216
2. Участок верхнего эпидермиса. $\times 100$, р. Барула. Обр. 367
3. Изолированный листочек, р. Барула. Обр. 367
4. Участок верхнего эпидермиса. $\times 100$. Обр. 216
5. Участок листочка. $\times 3$. Обр. 216
6. Клетки верхнего эпидермиса. $\times 400$. Обр. 367
7. Устьица. $\times 400$. Обр. 367
8. Жилкование. $\times 3$. Обр. 367

Т а б л и ц а III

Sagenopteris phillipsii (Brongn.) Presl

1. Изолированный листочек, р. Цинцила-Геле. Обр. 335
2. Участок верхнего эпидермиса. $\times 100$. Обр. 335
- 3,4. Участки нижнего эпидермиса. $\times 100$. Обр. 335
- 5,6. Устьица. $\times 400$. Обр. 335

Т а б л и ц а IV

Sagenopteris colpodes Harris

1. Верхняя часть изолированного листочка. $\times 3$, р. Цинцила-Геле. Обр. 394
2. То же. $\times 1$
3. Листочек с поврежденной верхушкой, р. Барула. Обр. 318
4. Участок верхнего эпидермиса. $\times 100$. Обр. 318
5. Изолированный листочек. $\times 3$. Обр. 318
6. Устьица. $\times 400$. Обр. 318
7. Участок верхнего и нижнего эпидермиса. $\times 100$. Обр. 318

Т а б л и ц а V
Sagenopteris colpodes Harris

- 1, 2. Участки верхнего эпидермиса. $\times 100$. Обр. 318
- 3, 4. Участки нижнего эпидермиса с устьицами. $\times 400$. Обр. 318

Т а б л и ц а VI
Sagenopteris sp.

1. Лист, состоящий из трех листочков, р. Барула. Обр. 251

Sagenopteris heterophylla Dolud. et Svan., sp. nov.

2. Голотип, р. Барула. Обр. 255
3. Противопечаток голотипа. Обр. 255a
4. Голотип. $\times 3$
5. Устьица. $\times 400$. Обр. 255
6. Изолированный листочек, р. Барула. Обр. 370

Т а б л и ц а VII
Sagenopteris heterophylla Dolud. et Svan., sp. nov. Голотип

1. Участок верхнего эпидермиса. $\times 100$. Обр. 255
2. Участок нижнего эпидермиса. $\times 100$. Обр. 255
- 3, 4. Клетки верхнего эпидермиса с характерными выростами в местах сочленения клеток. $\times 400$. Обр. 255
- 5, 6. Устьица. $\times 400$. Обр. 255

Т а б л и ц а VIII
Sagenopteris heterophylla Dolud. et Svan., sp. nov.

1. Верхняя часть листочка, р. Барула. Обр. 280
2. Листочек с четко выраженной средней жилкой, р. Барула. Обр. 288
3. То же. $\times 3$
4. Река Барула. Обр. 375
5. Река Барула. Обр. 281
6. Река Барула. Обр. 188
7. Жилкование. $\times 3$. Обр. 375

Т а б л и ц а IX
Pachypteris lanceolata Brongn.

1. Отпечаток дваждыперистого листа, взятый из работы В. А. Вахрамеева и В. А. Самылиной (1958): Северный Кавказ к югу от г. Краснодара. Баракаевская разведочная площадь, скв. Н-24, интервал 1213—1218 м. Бат — келловей
2. Участок верхнего эпидермиса того же экземпляра. $\times 100$
3. Увеличенное изображение того же экземпляра. $\times 3$
4. Участок нижнего эпидермиса того же экземпляра. $\times 100$
5. Устьица того же экземпляра. $\times 400$
6. Участок дваждыперистого листа с промежуточными перышками. $\times 2$, р. Барула. Обр. 9/5
7. То же. Нат. вел.

Т а б л и ц а X
Pachypteris lanceolata Brongn.

1. Отпечаток дваждыперистого листа, р. Цинцикла-Геле. Обр. 7/1
- 2, 3. Устьица. $\times 400$. Обр. 7/1
4. Дваждыперистый лист. $\times 2$. Обр. 7/1

Т а б л и ц а XI
Pachypteris lanceolata Brongn.

1. Участок нижнего эпидермиса. $\times 20$. Обр. 7/1
2. Участок верхнего эпидермиса. $\times 20$. Обр. 7/1
3. Дваждыперистый лист, р. Барула. Обр. 9/12
- 4, 5. Участки верхнего эпидермиса. $\times 100$. Обр. 7/1

Т а б л и ц а XII

Pachypteris lanceolata Brongn.

1. Перо. ×3, р. Барула. Обр. 220
2. Дваждыперистый лист. Обр. 220
3. Дваждыперистый лист, р. Барула. Обр. 201.
4. Участок нижнего эпидермиса. ×100, р. Цинцкила-Геле. Обр. 7/1
5. Простоперистый лист, р. Барула. Обр. 206

Т а б л и ц а XIII

Pachypteris lanceolata Brongn.

1. Участок нижнего эпидермиса. ×20, р. Барула. Обр. 10
2. Участок верхнего эпидермиса. ×100. Обр. 10
3. Участок нижнего эпидермиса. ×100. Обр. 10
4. Простоперистый лист. Обр. 10
5. Устьица. ×400. Обр. 10

Т а б л и ц а XIV

Pachypteris lanceolata Brongn.

- 1, 2. Обрывки дваждыперистых листьев, р. Барула. Обр. 221 и 221а
- 3, 4. Жилкование простого перышка. ×10, р. Барула. Обр. 203
5. Жилкование лопастного перышка. ×10, р. Барула. Обр. 223

Т а б л и ц а XV

Pachypteris bendukidzei Dolud. et Svan, sp. nov.

1. Небольшой участок листа. ×2, р. Цинцкила-Геле. Обр. 5/4
2. Голотип, р. Барула. Обр. 202
3. То же. ×3
4. Фрагмент листа. ×2, р. Риони. Обр. 15/1
5. То же. ×1
6. Фрагмент листа. ×2, р. Цинцкила-Геле. Обр. 5/5
7. Основание листа, р. Риони. Обр. 15/2
8. Участок верхнего эпидермиса. ×100. Обр. 202

Т а б л и ц а VI

Pachypteris bendukidzei Dolud. et Svan, sp. nov. Голотип

1. Участок верхнего эпидермиса. × 20. Обр. 202
2. Участок нижнего эпидермиса с хорошо выраженной каймой. ×20. Обр. 202
3. Устьица. ×400. Обр. 202
4. Участок нижнего эпидермиса у края пера. ×100. Обр. 202
5. Участок верхнего эпидермиса у края пера. ×100. Обр. 202
6. Устьица. × 400. Обр. 202
7. Участок нижнего эпидермиса в средней части пера. ×100. Обр. 202

Т а б л и ц а XVII

Pachypteris bendukidzei Dolud. et Svan., sp. nov.

1. Участок нижнего эпидермиса с четко выраженными папиллами на клетках. ×100, р. Цинцкила-Геле. Обр. 5/5
- 2, 3. Устьица. Папиллы на клетках нижнего эпидермиса видны в виде темных пятен. ×400. Обр. 5/5

Т а б л и ц а XVIII

Ctenozamites usnadzei Dolud. et Svan., sp. nov.

1. Голотип, р. Барула. Обр. 250
2. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 250а
3. Устьица. ×400, р. Барула. Обр. 250
4. Участок нижнего эпидермиса. ×100. Обр. 250
5. Фрагмент листа. Обр. 250
6. Жилкование голотипа. ×3. Обр. 250

Т а б л и ц а XIX

Nilssonia sp.

1. Отпечаток листа, р. Барула. Обр. 293
2. Противотпечаток этого же листа. Обр. 293а
4. Тот же экземпляр. ×3
Ctenozamites usnadzei Dolud. et Svan., sp. nov.
3. Участок нижнего эпидермиса. ×100, р. Барула. Обр. 250
5. Устьица. ×400. Обр. 250
6. Участок верхнего эпидермиса. ×100. Обр. 250

Т а б л и ц а XX

Paracycas brevipinnata Delle

1. Лист с узким стержнем, р. Барула. Обр. 178
2. Лист с широким стержнем, хорошо видна его продольная штриховка, р. Барула. Обр. 408
3. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 40
4. Лист с очень широким стержнем, р. Барула. Обр. 184
5. Увеличенный участок нижней стороны листа. ×3, р. Барула. Обр. 252
6. Фрагмент листа. Хорошо видна продольная штриховка на стержне и одна жилка в сегментах. ×3. Обр. 408
7. Участок листа, где хорошо виден характер прикрепления сегментов к стержню. ×3. Обр. 40

Т а б л и ц а XXI

Paracycas brevipinnata Delle

1. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 39
2. Участок нижнего эпидермиса с устьицами. ×100. Обр. 39
3. Участок нижнего эпидермиса. Видны две устьичные полосы, расположенные по обе стороны от средней жилки. ×20. Обр. 39
4. Участок верхнего (сверху) и нижнего (снизу) эпидермиса. ×20. Обр. 39
5. Участок верхнего эпидермиса. ×100, р. Барула. Обр. 184
6. Устьица. ×400. Обр. 39
7. Верхушка листа, р. Барула. Обр. 10/15

Т а б л и ц а XXII

Paracycas brevipinnata Delle

1. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 190
2. Устьица. ×400. Обр. 190
3. Устьица. ×400, р. Барула. Обр. 174
4. Основание листа, р. Барула. Обр. 9/32

Cycas revoluta L.

(материал взят из оранжереи Ботанического института АН СССР)

5. Устьица. ×400
6. Нижний эпидермис. Сверху виден край листа, затем устьичная полоса, безустьичная срединная зона, которая расположена под жилкой, и вторая устьичная полоса. ×100
7. Участок верхнего эпидермиса. ×100

Т а б л и ц а XXIII

Paracycas intermedia Dolud., sp. nov.

1. Голотип, р. Барула. Обр. 9/97
2. То же. ×2
3. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 9/106
4. Основание волоска, расположенного на клетках верхнего эпидермиса. ×400. Обр. 9/97
5. Устьица. ×400. Обр. 9/106
6. Участок верхнего эпидермиса. Стрелками показаны основания волосков. ×100. Обр. 9/97
7. Сегменты с хорошо выраженной центральной жилкой. ×2. Обр. 9/106
8. Основания волосков на клетках верхнего эпидермиса. ×400. Обр. 9/97

Т а б л и ц а XXIV

Paracycas raripinnata Dolud., sp. nov.

1. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 9/24
2. Фрагмент листа. $\times 3$, р. Барула. Обр. 9/25
3. Участок нижнего эпидермиса. Сверху виден край сегмента, далее идет устьичная полоса, затем средняя безустьичная зона. $\times 100$, р. Барула. Обр. 65
4. Участок нижнего эпидермиса. $\times 100$, р. Барула. Обр. 217
5. Основание волоска на клетках нижнего эпидермиса. $\times 400$. Обр. 217
6. Голотип. $\times 3$

Т а б л и ц а XXV

Paracycas raripinnata Dolud., sp. nov.

1. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 217
2. Устьица. $\times 400$, р. Барула. Обр. 65
3. Участок нижнего эпидермиса. $\times 100$. Обр. 65
4. Фрагмент листа. $\times 3$. Обр. 217
5. Голотип. Хорошо видна средняя жилка каждого сегмента, р. Барула. Обр. 65
6. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 9/25
7. Сегмент с выпуклой средней жилкой. $\times 3$. Обр. 65

Т а б л и ц а XXVI

Pseudoctenis barulensis Dolud., sp. nov.

1. Голотип, р. Барула. Обр. 10/10
2. Увеличенный участок листа. Видны жилки и продольные ребрышки на стержне. $\times 3$, р. Барула. Обр. 10/1
3. Верхушка листа, р. Барула. Обр. 10/11
4. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 10/30
5. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 10/7
6. Участок верхнего (сверху) и нижнего (ниже темной полосы) эпидермиса. $\times 20$. Обр. 10/10

Т а б л и ц а XXVII

Pseudoctenis barulensis Dolud., sp. nov. Голотип

1. Участок верхнего эпидермиса. $\times 100$. Обр. 10/10
- 2, 3. Устьица. $\times 400$. Обр. 10/10
4. Выпуклые папиллы на клетках нижнего эпидермиса. $\times 400$. Обр. 10/10
5. Участок нижнего эпидермиса. $\times 100$. Обр. 10/10
6. Клетки верхнего эпидермиса. $\times 400$. Обр. 10/10

Т а б л и ц а XXVIII

Pseudoctenis aff. *eathiensis* (Richard) Sew.

1. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 227
2. Участок верхнего эпидермиса. $\times 100$. Обр. 258
3. Противопечаток листа, изображенного на фиг. 1. $\times 3$. Обр. 258

Т а б л и ц а XXIX

Pseudoctenis latus Dolud., sp. nov.

1. Голотип, р. Барула. Обр. 9/20
2. Изолированный почти полный сегмент, р. Барула. Обр. 369
3. Фрагмент сегмента. Видно сильно суженное основание, р. Барула. Обр. 9/33
4. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 235

Т а б л и ц а XXX

Pseudoctenis latus Dolud., sp. nov. Голотип

1. Участок верхнего эпидермиса. $\times 100$, р. Барула. Обр. 9/20
2. Участок нижнего эпидермиса. Устьица выражены очень нечетко (обозначены стрелкой). Темные пятна соответствуют папиллам. $\times 400$. Обр. 9/20
3. Участок верхнего эпидермиса. $\times 100$. Обр. 9/20
4. Участок нижнего эпидермиса. Хорошо видны папиллы на клетках (круглые темные пятна). Устьица не видны $\times 100$. Обр. 9/20
5. Участок нижнего эпидермиса с устьищем посередине (отмечено стрелкой). $\times 400$. Обр. 9/20

Т а б л и ц а XXXI

Pseudoctenis magnifolius Dolud., sp. nov.

1. Участок большого сегмента, р. Барула. Обр. 9/15
2. Участок широкого сегмента, р. Барула. Обр. 196
3. Участок нижнего эпидермиса. Устьичные полосы в виде темных полос, × 20. Обр. 196

Pseudoctenis aff. *lanei* Thomas

4. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 272

Т а б л и ц а XXXII

Pseudoctenis magnifolius Dolud., sp. nov.

1. Голотип, р. Барула. Обр. 9/18
2. Участок нижнего эпидермиса с четкими устьичными полосами. × 20. Обр. 9/18
3. Устьица. × 400, р. Барула. Обр. 196
4. Участок верхнего эпидермиса. × 20. Обр. 9/18
5. Верхушка сегмента, р. Барула. Обр. 9/22
6. Участок нижнего эпидермиса. × 100. Обр. 9/18
7. Устьица. × 400. Обр. 9/18

Т а б л и ц а XXXIII

Pseudoctenis oleosa Harris

1. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 233
2. 3. Участок нижнего эпидермиса. × 100. Обр. 233
4. Устьица. × 400. Обр. 233

Т а б л и ц а XXXIV

Pseudoctenis oleosa Harris

1. Фрагмент крупного листа, р. Барула. Обр. 9/30
- 2, 3. Устьица. × 400. Обр. 9/30
4. Участок листа. Видно суженное основание сегментов и редкие продольные ребрышки на стержне. × 2. Обр. 9/30

Т а б л и ц а XXXV

Pseudoctenis sp. A

1. Верхняя часть листа, р. Барула. Обр. 9/6
2. То же. Хорошо видны нижний избегающий край сегмента и жилкование. × 2. Обр. 9/6
3. Противопечаток предыдущего листа. Обр. 9/69
4. Участок верхнего эпидермиса. × 100, р. Барула. Обр. 9/7
5. Устьица. × 400. Обр. 9/6
6. Участок нижнего эпидермиса. × 100. Обр. 9/7
7. Устьица. × 400. Обр. 9/6

Т а б л и ц а XXXVI

Pseudoctenis sp. B

1. Фрагмент листа. × 3, р. Барула. Обр. 322
2. Участок нижнего эпидермиса. × 100. Обр. 322
3. Устьица. × 400. Обр. 322

Pseudoctenis sp. C

4. Участок нижнего эпидермиса с устьицем. Видны продольные кутикулярные утолщения (или складки) на клетках. × 400, р. Цинцила-Геле. Обр. 382
5. Фрагмент листа. × 3. Обр. 382

Т а б л и ц а XXXVII

Nilssoniopteris angustifolia Dolud., sp. nov.

1. Верхняя часть листа (голотип), р. Барула. Обр. 319
2. Основание листа, р. Барула. Обр. 338
3. Мелкий лист, р. Цинцила-Геле. Обр. 331

4. Лист, р. Барула. Обр. 254
5. Основание листа, р. Цинцила-Геле. Обр. 397
6. Фрагмент средней части листа, р. Барула. Обр. 337
7. То же. Хорошо видно, что пластинка прикрепляется к верхней поверхности стержня, оставляя свободной узкую полоску посередине. Внизу видна истинная ширина стержня. Жилки глубоко врезаны в ткань листа, что создает впечатление о зубчатом крае листа. ×3
8. Фрагмент основания листа. Видно, что жилки правой и левой частей листа отходят от стержня под разными углами. ×3. Обр. 397
9. Участок нижнего эпидермиса. ×100. Обр. 337
10. Фрагмент листа. ×3. Обр. 254
11. Устьица. ×400. Обр. 337

Т а б л и ц а XXXVIII

Nilssoniopteris angustifolia Dolud., sp. nov.

1. Участок верхнего эпидермиса. ×100. Обр. 397
2. Участок эпидермиса стержня. ×100. Обр. 319
- 3, 4. Участки нижнего эпидермиса. Хорошо видны устьичные и безустьичные полосы и многоклеточные основания волосков. ×100. Обр. 319 и 397
5. Основания волосков. ×400. Обр. 397
6. Устьица. ×400. Обр. 319
7. Участок эпидермиса стержня. Видны волоски с оборванными верхушками. ×100. Обр. 397

Т а б л и ц а XXXIX

Nilssoniopteris longifolia Dolud., sp. nov.

1. Почти полный лист, р. Барула. Обр. 262
2. Верхняя часть листа (голотип), р. Цинцила-Геле. Обр. 336
3. Устьица. ×400. Обр. 336
4. Участок эпидермиса стержня. ×100. Обр. 336
5. То же. ×400
6. Участок нижнего эпидермиса с двумя устьичными полосами. ×100. Обр. 336

Т а б л и ц а XL

Nilssoniopteris muchlensis Dolud., sp. nov.

1. Выемчатая верхушка листа, р. Барула. Обр. 100
2. Участок верхнего эпидермиса. ×100, р. Барула. Обр. 213
3. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 195
4. Участок нижнего эпидермиса. ×20. Обр. 100
5. Устьица. ×400. Обр. 213
6. Нижняя часть листа (голотип), р. Барула. Обр. 213
7. Участок эпидермиса стержня. Клетки с толстыми извилистыми стенками. ×400. Обр. 100
8. Участок нижнего эпидермиса. ×100. Обр. 100

Т а б л и ц а XLI

Nilssoniopteris muchlensis Dolud., sp. nov.

1. Фрагмент широкого листа, р. Барула. Обр. 10/8
2. Участок нижнего эпидермиса. ×100. Обр. 10/8
3. Устьица. ×400, р. Барула. Обр. 100
4. Участок эпидермиса стержня. Стенки клеток толстые, извилистые. ×400. Обр. 10/8
5. Устьица. ×400. Обр. 10/8

Т а б л и ц а XLII

Nilssoniopteris stenophylla Dolud., sp. nov. Голотип

1. Общий вид листа, р. Барула. Обр. 402
2. Участок верхнего эпидермиса. ×400. Обр. 402
3. Участок нижнего эпидермиса. Видны очень узкие устьичные полосы и широкие безустьичные зоны между ними, на которых часто встречаются основания волосков. ×100. Обр. 402
4. Основания волосков. ×400. Обр. 402
- 5,6. Устьица. ×400. Обр. 402

Т а б л и ц а XLIII

Nilssoniopteris aff. vittata (Brongn.) Florin

1. Фрагмент листа, р. Цинцкила-Геле. Обр. 5/9
2. Клетки верхнего эпидермиса. × 400. Обр. 5/9
3. Основание волоска на клетках эпидермиса стержня. Стенки клеток очень слабо-извилистые. × 400. Обр. 5/9
4. Участок эпидермиса стержня. × 100. Обр. 5/9
5. Участок нижнего эпидермиса с двумя устьичными полосами. В безустыичных зонах четко видны основания волосков. × 400. Обр. 5/9
6. Устьица. × 400. Обр. 5/9
7. Основание волоска. × 400. Обр. 5/9

Т а б л и ц а XLIV

Nilssoniopteris vulgaris Dolud., sp. nov.

1. Голотип, р. Цинцкила-Геле. Обр. 5/8
2. Нижняя часть листа, р. Барула. Обр. 410
3. Основание листа, р. Барула. Обр. 366
4. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 216
5. Основание листа, р. Барула. Обр. 405
6. Фрагмент листа. × 3. Обр. 349
7. Фрагмент листа, р. Цинцкила-Геле. Обр. 363
8. Фрагмент листа, р. Цинцкила-Геле. Обр. 349
9. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 403
10. То же, × 3

Т а б л и ц а XLV

Nilssoniopteris vulgaris Dolud., sp. nov.

1. Участок верхнего (слева) и нижнего (справа) эпидермиса. × 20, р. Барула. Обр. 216
2. Участок эпидермиса стержня (слева) и нижнего эпидермиса сегмента (справа). × 20. Обр. 216
3. Участок верхнего эпидермиса. × 100. Обр. 216
4. Участок нижнего эпидермиса. × 100, р. Цинцкила-Геле. Обр. 349.
5. Устьица. × 400. Обр. 349

Т а б л и ц а XLVI

Nilssoniopteris vulgaris Dolud., sp. nov.

1. Участок верхнего (слева) и нижнего (справа) эпидермиса, × 20, р. Цинцкила-Геле. Обр. 363
2. Участок нижнего эпидермиса. × 100. Обр. 363
- 3, 4. Участки эпидермиса стержня. × 100. Обр. 5/8 и 216
- 5, 6. Клетки эпидермиса стержня. × 400. Обр. 5/8

Т а б л и ц а XLVII

Otozamites graphicus (Leckenby) Harris

- 1, 2. Участки верхнего и нижнего (с устьичными полосами) эпидермиса. × 20, р. Барула. Обр. 400
3. Устьица и папиллы на клетках нижнего эпидермиса. × 400. Обр. 400
4. Фрагмент листа. Обр. 400
5. Участок нижнего эпидермиса. × 20. Обр. 400
6. Фрагмент листа. × 3. Обр. 400
7. Участок верхнего эпидермиса. × 100. Обр. 400

Т а б л и ц а XLVIII

Otozamites graphicus (Leckenby) Harris

1. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 329
2. То же. × 3
3. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 329a

Otozamites sp.

4. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 274
5. То же. × 3

Т а б л и ц а XLIX

Pseudocycas cessiensis Dolud., sp. nov.

1. Участок верхнего (сверху) и нижнего (снизу) эпидермиса. На нижнем эпидермисе хорошо видны края желобка, в котором расположена устьичная полоса. Обр. 179
2. Голотип, р. Барула. Обр. 9/14
3. Участок нижнего эпидермиса. × 100. Обр. 9/14
4. Противопечаток голотипа. Обр. 9/21

Т а б л и ц а L

Pseudocycas cessiensis Dolud., sp. nov.

1. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 179
2. Участок нижнего эпидермиса. Видны темные края желобка, в котором расположена устьичная полоса. × 100. Обр. 179
3. Клетки верхнего эпидермиса. × 400, р. Барула. Обр. 9/14
4. Устьица. × 400. Обр. 9/14
5. Участок верхнего и нижнего эпидермиса. × 20. Обр. 9/14
6. Участок филоидеи сегмента в проходящем свете. Видны четыре темные полосы, которые тянутся вдоль сегмента. Две средние являются краями срединного желобка. Две другие, расположенные ближе к краю сегмента, являются жилками (отмечены стрелками). × 20. Обр. 9/14

Т а б л и ц а LI

Pterophyllum raripinnatum Dolud., sp. nov.

1. Голотип, р. Барула. Обр. 82
2. Краевой участок нижнего эпидермиса. × 100, р. Барула. Обр. 9/31
3. Устьица. × 400. Обр. 9/31
4. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 9/31
5. Клетки верхнего эпидермиса с извилистыми стенками. × 400. Обр. 82

Т а б л и ц а LII

Pterophyllum raripinnatum Dolud., sp. nov.

1. Участок верхнего и нижнего эпидермиса. × 20, р. Барула. Обр. 82
2. Устьица. × 400. Обр. 9/31
- 3,4,5,6. Участки нижнего эпидермиса. Видно, что стенки клеток тонкие, извилистые. × 400. Обр. 9/31, 82, 82 и 9/31

Т а б л и ц а LIII

Pterophyllum aff. *ptilum* Harris

1. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 241
- 2,3. Нижний эпидермис сегмента. Устьица рассеяны по всей поверхности. Стрелкой указан участок, где намечается безустьичная зона, соответствующая, видимо, жилке. × 20. Обр. 241
4. Фрагмент листа. Четко видно, что сегменты прикрепляются к верхней поверхности стержня, оставляя в середине узкую свободную полосу. × 3. Обр. 241
5. Участок верхнего эпидермиса. × 100. Обр. 241
6. Участок нижнего эпидермиса. Устьица разбросаны по всей поверхности, но ориентированы перпендикулярно краю сегмента. × 100. Обр. 241

Т а б л и ц а LIV

Характер прикрепления листовой пластинки к стержню у рода *Pterophyllum*.

Pterophyllum paradoxum Dolud., sp. nov.

1. Участок верхней стороны голотипа. Хорошо видно, что сегменты прикрепляются к верхней поверхности стержня, не полностью перекрывая его. × 3, р. Цинцила-Геле. Обр. 2/1

Pterophyllum georgiense Dolud., sp. nov.

2. Участок верхней стороны голотипа. Хорошо виден характер прикрепления сегментов к стержню. × 3, р. Барула. Обр. 237

Pterophyllum aff. *ptilum* Harris

3. Участок верхней стороны листа. × 3, р. Барула. Обр. 241

Pterophyllum rionense Dolud., sp. nov.

4. Участок верхней стороны листа (голотип). × 3, р. Цинцкила-Геле. Обр. 5/26

Pterophyllum georgiense Dolud., sp. nov.

5. Участок нижней стороны листа. × 3, р. Цинцкила-Геле. Обр. 5/6

Т а б л и ц а LV

Pterophyllum rionense Dolud., sp. nov.

1. Голотип, р. Цинцкила-Геле. Обр. 5/26
2. Участок нижнего эпидермиса. × 100. Обр. 5/26
3. Фрагмент листа, р. Цинцкила-Геле. Обр. 5/29
4. Устьица. × 400. Обр. 5/26
5. Фрагмент листа, р. Цинцкила-Геле. Обр. 5/31
6. Фрагмент листа. × 2. Обр. 5/26

Т а б л и ц а LVI

Pterophyllum rionense Dolud., sp. nov.

1. Участок верхнего (сверху и снизу) и нижнего (в середине) эпидермиса. Хорошо видны устьичные полосы и безустьичные зоны между ними. × 20, р. Цинцкила-Геле. Обр. 5/29
2. Участок нижнего эпидермиса. Видны три устьичные полосы, между ними две безустьичные зоны, на последних видны темные основания волосков. × 100. Там же. Обр. 5/26
3. Устьица. × 400. Обр. 5/26
4. Участок верхнего эпидермиса. × 100. Обр. 5/26

Т а б л и ц а LVII

Pterophyllum papillatum Dolud., sp. nov.

1. Голотип, р. Цинцкила-Геле. Обр. 7/79
2. Участок нижнего эпидермиса с двумя устьичными полосами. Хорошо видны папиллы на клетках эпидермиса. × 100, р. Барула. Обр. 240
3. Фрагмент листа. Обр. 240
4. Участок верхнего (сверху) и нижнего (снизу) эпидермиса. × 20. Обр. 7/79

Т а б л и ц а LVIII

Pterophyllum papillatum Dolud., sp. nov.

1. Основание листа, р. Цинцкила-Геле. Обр. 7/78
2. Участок нижнего эпидермиса. × 100. Там же. Обр. 7/79
3. Основание листа, р. Барула. Обр. × 240
4. Участок нижнего эпидермиса с устьицами (сверху) и основанием волоска (в центре). × 400. Обр. 240
5. Участок нижнего эпидермиса. × 20. Обр. 240
6. Устьица. × 400. Обр. 240

Т а б л и ц а LIX

Pterophyllum mirabile Dolud., sp. nov. Голотип

1. Общий вид листа, р. Цинцкила-Геле. Обр. 5/1
2. То же. × 2
3. Участок нижнего эпидермиса с устьичной полосой посередине. В безустьичных зонах хорошо видны основания волосков. × 100. Обр. 5/1
4. Устьица. × 400. Обр. 5/1
5. Участок верхнего (сверху) и нижнего (снизу) эпидермиса. × 20. Обр. 5/1
6. Основание волоска на нижнем эпидермисе. × 400. Обр. 5/1

Т а б л и ц а L X

Pterophyllum georgiense Dolud., sp. nov.

1. Два фрагмента листа. Стрелкой указан голотип, р. Барула (слева голотип *Cycadolepis ovalis* Dolud., sp. nov.). Обр. 237
2. Голотип. × 3. Обр. 237. Стрелки указывают истинную ширину стержня
3. Устьице. × 400, р. Цинцила-Геле. Обр. 8/5
4. Участок верхнего эпидермиса. × 100. Обр. 8/5

Т а б л и ц а L X I

Pterophyllum georgiense Dolud., sp. nov.

1. Фрагмент листа. Нижняя сторона. Создается ложное впечатление о боковом прикреплении сегментов к стержню, р. Цинцила-Геле. Обр. 5/6
2. То же. × 2
3. Основание листа. × 2, р. Цинцила-Геле. Обр. 7/77
4. То же. × 1
5. Участок верхнего (сверху) и нижнего (снизу) эпидермиса. × 20. Обр. 5/6
6. Участок нижнего эпидермиса. × 100. Обр. 5/6
7. Устьица. × 400. Обр. 5/6

Т а б л и ц а L X II

Pterophyllum aff. *georgiense* Dolud.

1. Участок верхнего эпидермиса, р. Барула. Обр. 285
2. Фрагмент листа. Обр. 285
3. Устьица. × 400. Обр. 285/1
4. Противопечаток листа, изображенного на фиг. 2. Обр. 285/1
5. Участок нижнего эпидермиса. × 100. Обр. 285/1
6. Увеличенная деталь листа. × 3. Обр. 285

Т а б л и ц а L X III

Pterophyllum aff. *subaequale* Hartz

1. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 9/108
- 2, 3. Участки нижнего эпидермиса. × 100. Обр. 9/108
4. Устьица × 400. Обр. 9/108
5. Участок верхнего эпидермиса. × 100. Обр. 9/108

Т а б л и ц а L X IV

Pterophyllum aff. *subaequale* Hartz

1. Изолированный сегмент. × 2, р. Барула. Обр. 9/108
2. Участок нижнего эпидермиса с устьицами (внизу) и основанием волоска (сверху в центре). Хорошо видны очень слабоизвилистые стенки клеток и папиллы на клетках эпидермиса. × 400. Обр. 9/108
3. Участок нижнего эпидермиса — клетки безустьичной зоны. Видны круглые выпуклые папиллы. × 400. Обр. 9/108

Pterophyllum magnum Dolud., sp. nov.

4. Клетки верхнего эпидермиса, р. Цинцила-Геле. Обр. 204
5. Устьица, ориентированные в разных направлениях. × 400. Обр. 204

Т а б л и ц а L X V

Pterophyllum magnum Dolud., sp. nov. Голотип

1. Общий вид листа, р. Цинцила-Геле. Обр. 204. Стрелка справа указывает истинную ширину стержня. Стрелка слева показывает видимую ширину стержня сверху
2. Участок верхнего эпидермиса. × 100. Обр. 204
3. Устьица. × 400. Обр. 204

Т а б л и ц а L X VI

Pterophyllum insigne Dolud., sp. nov.

1. Голотип, р. Барула. Обр. 236
2. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 9/126

3. Устьица и основание волоска (в правом верхнем углу). × 400. Обр. 236
4. Голотип. Хорошо видны структура стержня и жилки. × 3. Обр. 236
5. Участок верхнего (сверху и снизу) и нижнего (в середине) эпидермиса × 20. Обр. 236

Т а б л и ц а L X V I I

Pterophyllum insigne Dolud., sp. nov. Голотип

1. Краевой участок нижнего эпидермиса. Устьица рассеяны по всей нижней поверхности, не образуя полос, ориентированы беспорядочно. × 100. Обр. 236
2. Беспорядочно ориентированные устьица. × 400. Обр. 236
3. Клетки верхнего эпидермиса. × 400. Обр. 236

Т а б л и ц а L X V I I I

Pterophyllum paradoxum Dolud., sp. nov.

1. Голотип, р. Цинцикла-Геле. Обр. 2 (1)
2. То же. × 3. Стрелки показывают истинную ширину стержня
3. Участок нижнего эпидермиса. Устьица рассеяны по всей поверхности, не образуя полос. × 20. Обр. 2(1)
4. Устьица (ориентированы вдоль края листа!). × 400, р. Цинцикла-Геле. Обр. 7/61
5. Фрагмент листа. Обр. 7/61
6. Краевой участок нижнего эпидермиса. Стрелкой показано направление ориентировки устьичной щели. × 400. Обр. 2(1)

Т а б л и ц а L X I X

Pterophyllum sp.

1. Фрагмент листа, р. Цинцикла-Геле. Обр. 271
2. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 265.
3. Фрагмент листа. × 3. Обр. 271
4. Устьице. × 400. Обр. 265
5. Участок нижнего эпидермиса. Большинство устьиц ориентировано вдоль края листа, редкие наклонно. × 100. Обр. 271
6. Устьице. × 400. Обр. 271
7. Участок нижнего эпидермиса. Стрелками показано направление ориентировки устьичной щели. × 100. Обр. 265

Т а б л и ц а L X X

Ptilophyllum caucasicum Dolud. et Svan.

1. Фрагмент листа с расширенными основаниями сегментов, р. Барула. Обр. 256
2. Фрагмент листа с расширенными основаниями сегментов. × 3, р. Барула. Обр. 10/8
3. Верхушка листа, р. Барула. Обр. 9/91
4. Участок верхнего эпидермиса. × 100, р. Барула. Обр. 60
5. Устьица × 400, р. Цинцикла-Геле. Обр. 5/2
6. Участок нижнего эпидермиса с четырьмя устьичными полосами. × 100. Обр. 60
7. Папиллы на клетках нижнего эпидермиса. × 400, р. Барула. Обр. 9/1
8. Основание крупного листа, р. Барула. Обр. 9/16
9. Папиллы на клетках нижнего эпидермиса. × 400. Обр. 9/1
10. Участок нижнего эпидермиса. Хорошо видны устьичные и безустьичные полосы. × 20. Обр. 9/1

Т а б л и ц а L X X I

Ptilophyllum caucasicum Dolud. et Svan.

1. Основание листа, р. Барула. Обр. 9/39
2. Основание листа, р. Цинцикла-Геле. Обр. 5/25
3. Нижняя поверхность листа, р. Барула. Обр. 9/103
4. Фрагмент листа с узкими, длинными, редко расставленными сегментами, р. Барула. Обр. 184 X
5. Основание листа. × 2, р. Барула. Обр. 207
6. Фрагмент листа с длинными сегментами, р. Барула. Обр. 9/116
7. Основание листа. × 2, р. Барула. Обр. 9/96
8. Лист с длинными узкими сегментами, р. Барула. Обр. 38
9. Фрагмент листа, р. Барула. Обр. 10/25

Т а б л и ц а LXXII

Ptilophyllum hirsutum Thomas et Bancroft

Все рисунки взяты из работы Харриса (Harris, 1949, рис. 8, А, С, D)

1. Нижний эпидермис. × 200
2. Краевой участок со слабо развитыми папиллами. × 200
3. Нижний эпидермис с устьищем и папиллами. × 500

Ptilophyllum gracile Harris = *Ptilophyllum pecten* (Phillips)

Все рисунки взяты из работы Харриса (Harris, 1941, рис. 3, В, Е, F)

4. Нижний эпидермис с устьищами и папиллами. × 400
5. Верхний эпидермис. × 200
6. Нижний эпидермис листа; справа краевой участок с клетками, лишенными папилл. × 200

Т а б л и ц а LXXIII

Ptilophyllum okribense Dolud. et Svan. f. *ratchense*

1. Фрагмент листа, р. Цинцила-Геле. Обр. 5/10
2. То же. × 3
3. Фрагмент листа. Там же. Обр. 4/3
4. Участок нижнего эпидермиса. × 100. Там же. Обр. 5/7
- 5, 6, 7. Фрагменты листьев. Та же. Обр. 4/1, 4/2 и 5/7
8. Участок нижнего эпидермиса с устьищами и круглыми выпуклыми папиллами в центре каждой клетки. × 400. Обр. 4/3
9. Обр. 4/1. × 3
10. Клетки нижнего эпидермиса с четко выраженными папиллами. × 400. Обр. 4/3
11. Устьица. × 400. Обр. 5/7

Т а б л и ц а LXXIV

Zamites vachrameevii Dolud., sp. nov. Голотип

1. × 0,5; р. Барула. Обр. 9/19
- 2,3. То же. Нат. вел.

Т а б л и ц а LXXV

Zamites vachrameevii Dolud., sp. nov.

1. Основание листа, р. Барула. Обр. 9/118
2. Участок нижнего эпидермиса. × 100. Обр. 9/118
3. Участок верхнего эпидермиса. × 100. Там же. Обр. 9/19
4. Участок верхнего (сверху) и нижнего (внизу) эпидермиса. × 20. Обр. 9/19
5. Устьица. × 400. Обр. 9/19

Т а б л и ц а LXXVI

Zamites vachrameevii Dolud., sp. nov.

1. Фрагмент листа. Хорошо видно характерное для *Zamites* прикрепление сегментов к стержню, р. Барула. Обр. 245
2. То же. × 3
3. Устьица. Обр. 245
4. Фрагмент широкого листа с длинными узкими сегментами, р. Барула. Обр. 407

Т а б л и ц а LXXVII

Cycadolepis ovalsi Dolud., sp. nov. Голотип

1. Голотип, р. Барула. Обр. 237
2. То же при другом освещении
4. То же. × 3
- 3, 5—8. Участки эпидермиса чешуи.
- 3, 5, 7 — × 400. 6, 8 — × 100. Обр. 237.

Т а б л и ц а LXXVIII

Cycadolepis sp.

1. Неполная чешуя, р. Барула. Обр. 241
2. Устьице. × 400. Обр. 241

Cycadolepis rugosa (Halle) Harris

3. Не полностью сохранившаяся чешуя, р. Барула. Обр. 9/127
5. Характер поверхности чешуи. Тот же образец. × 3

Cycadolepis sp.

4. Участок эпидермиса. × 100. Обр. 241a
6. Участок поверхности чешуи, изображенной на фиг. 1. × 3
7. Участок эпидермиса. × 100. Обр. 241a

Т а б л и ц а LXXIX

Eretmophyllum thomasi Dolud. et Svan., sp. nov. Голотип

1. Общий вид листа, р. Цинцкила-Геле. Обр. 309
2. То же. × 3
3. Участок нижнего эпидермиса с двумя широкими устьичными полосами. × 20. Обр. 309
4. Участок верхнего (слева) и нижнего (справа) эпидермиса. × 20. Обр. 309
5. Участок нижнего эпидермиса с широкой устьичной полосой посередине и двумя безустьичными зонами по обеим сторонам. × 100. Обр. 309
6. Участок нижнего эпидермиса с безустьичной зоной посередине и двумя устьичными полосами по обеим сторонам. × 100. Обр. 309

Pseudotorellia sp.

1. Лист, р. Барула. Обр. 262

Т а б л и ц а LXXX

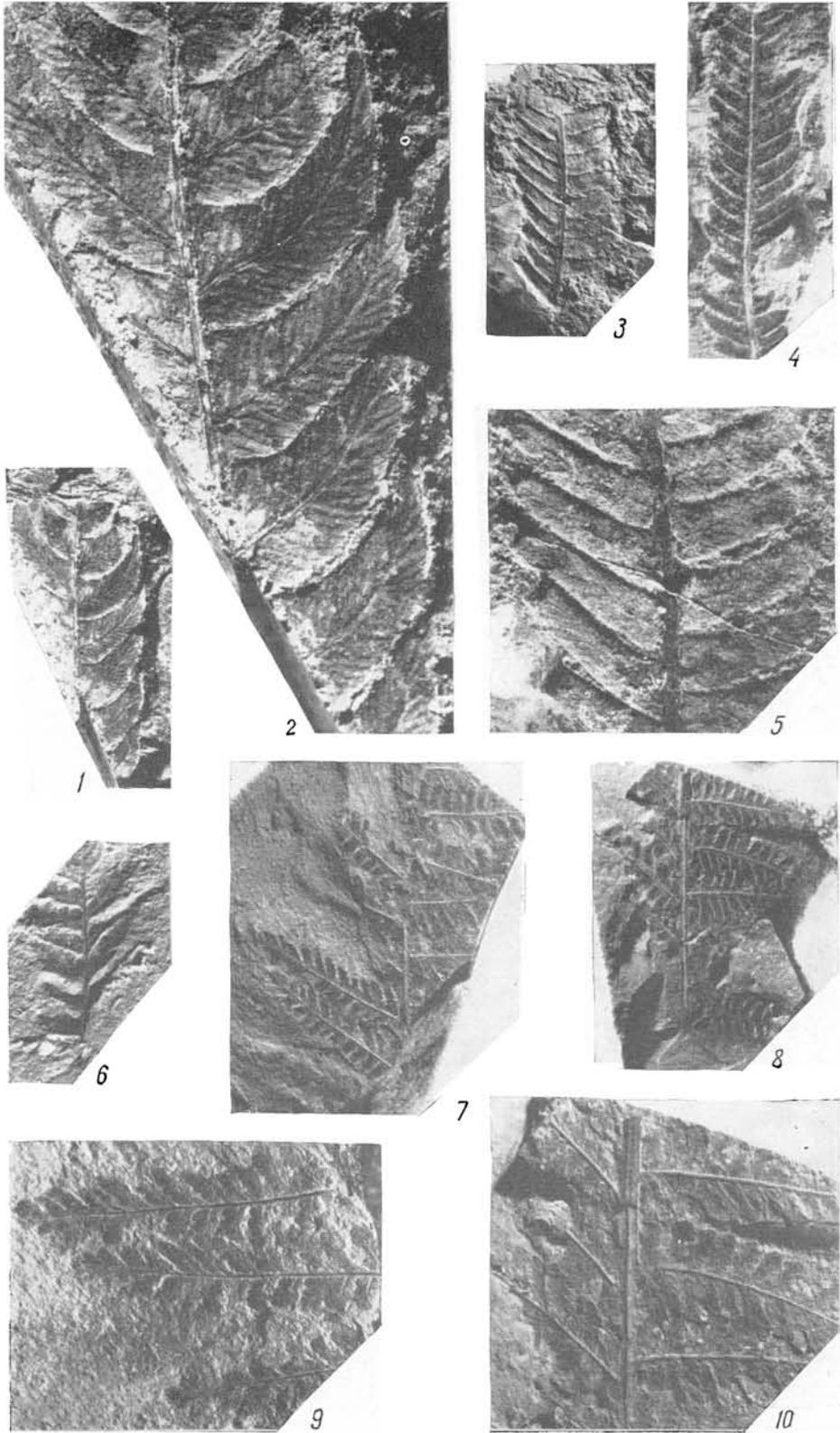
Eretmophyllum thomasi Dolud. et Svan., sp. nov. Голотип]

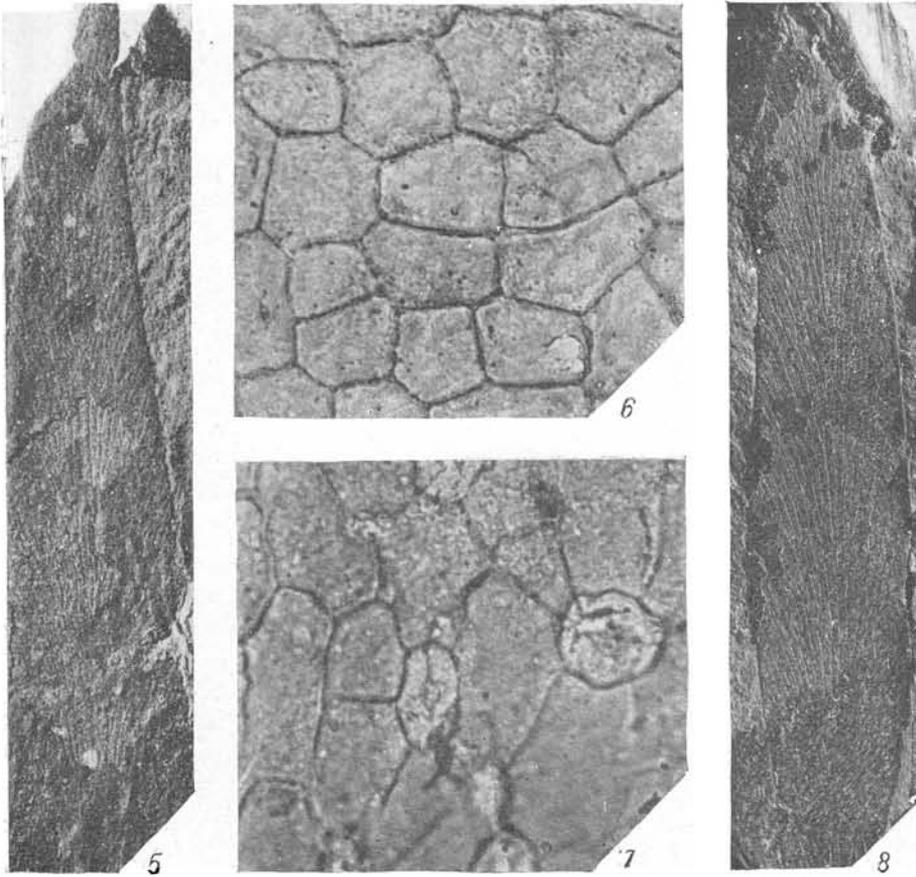
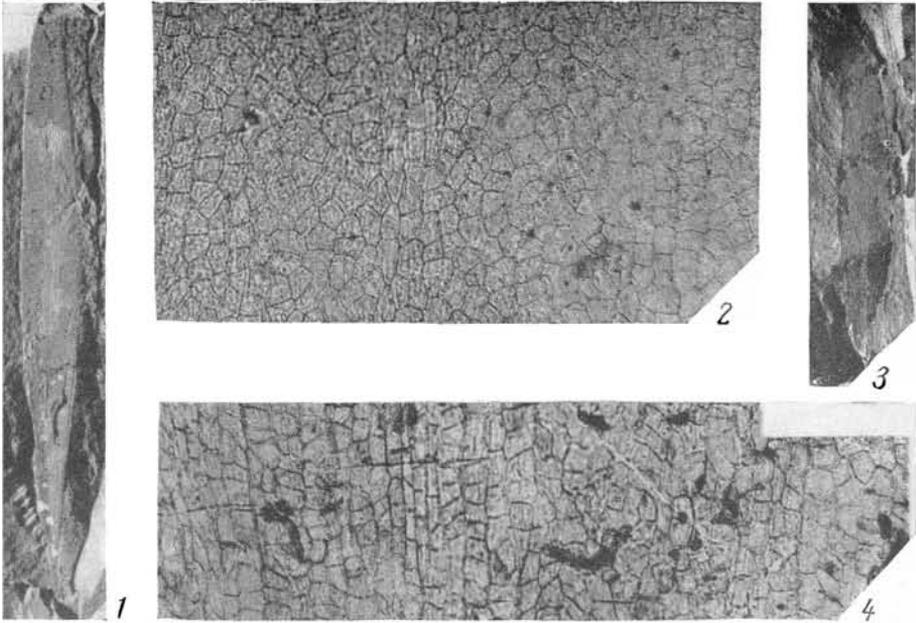
1. Участок верхнего (слева) и нижнего (справа) эпидермиса. × 20. Обр. 309
2. Участок нижнего эпидермиса. × 100. Обр. 309
- 3, 4. Устьица мелкие и крупные. × 400. Обр. 309
5. Участок верхнего эпидермиса. × 400. Обр. 309

Т а б л и ц а LXXXI

Sphenobaiera samylinae Dolud. et Svan., sp. nov. Голотип

1. Общий вид листа, р. Барула. Обр. 315
2. Противопечаток того же листа. Обр. 344
- 3, 4. Участки эпидермиса. × 100. Обр. 315
5. Участок эпидермиса. × 20. Обр. 315
6. Устьица. × 400. Обр. 315





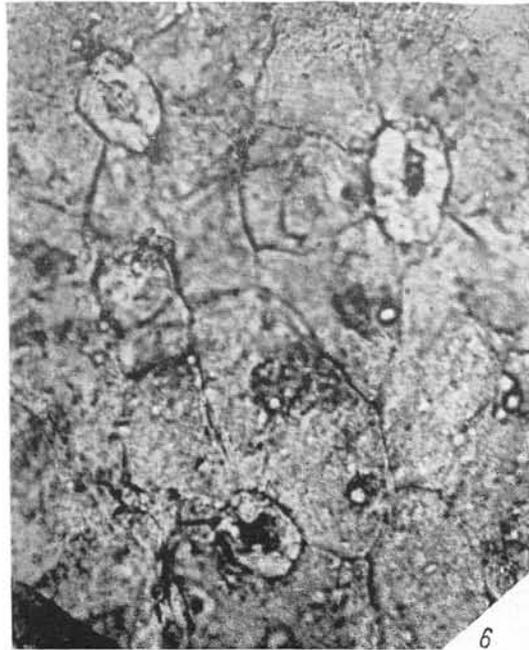
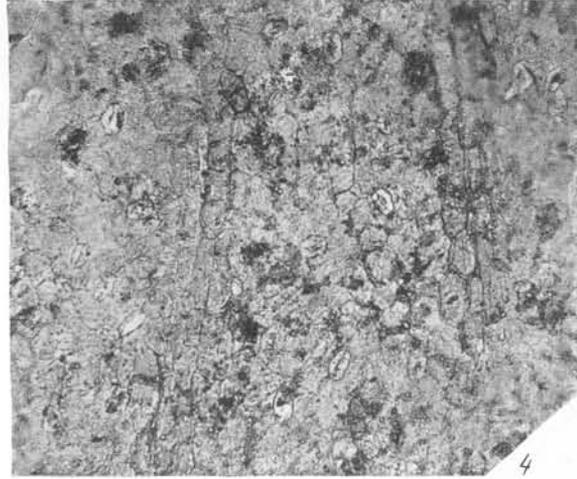
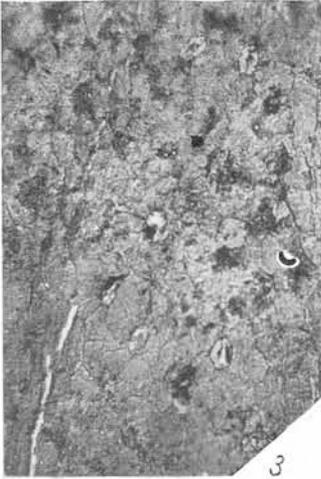
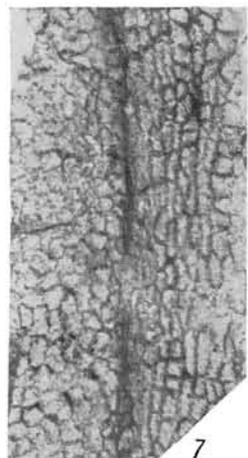
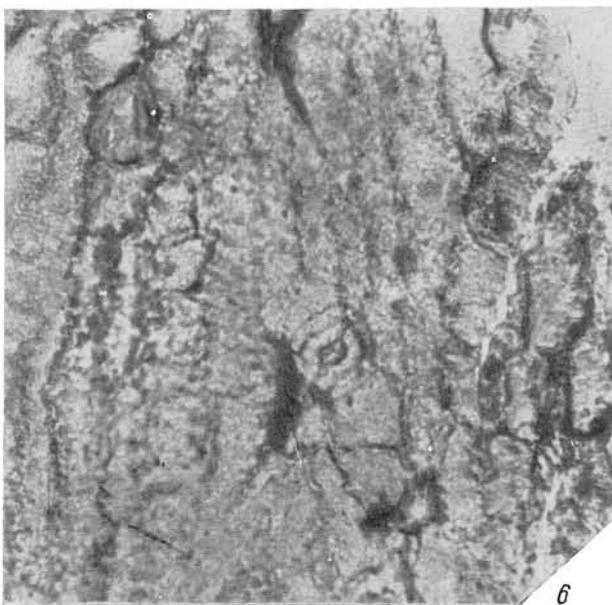
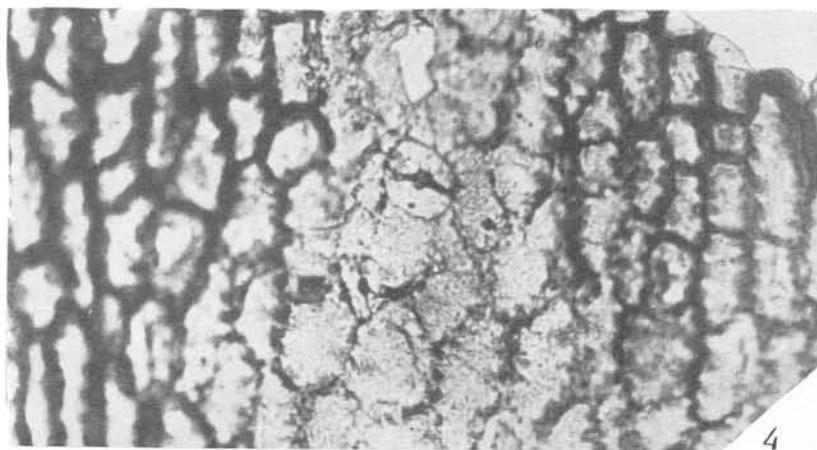
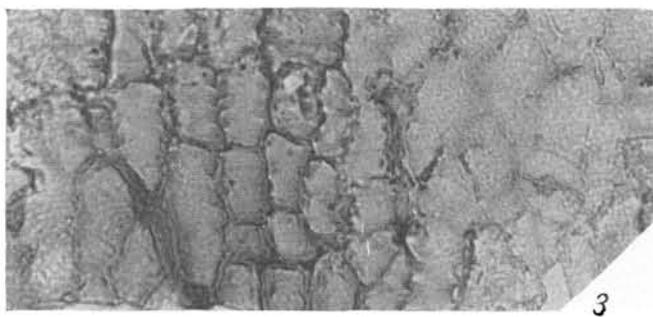
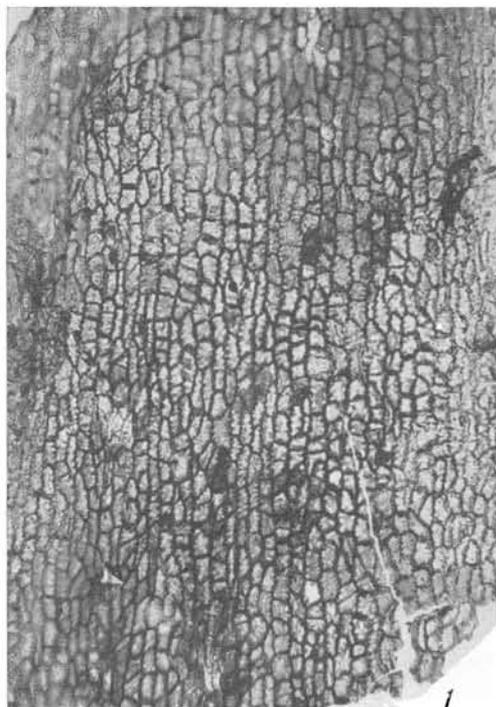
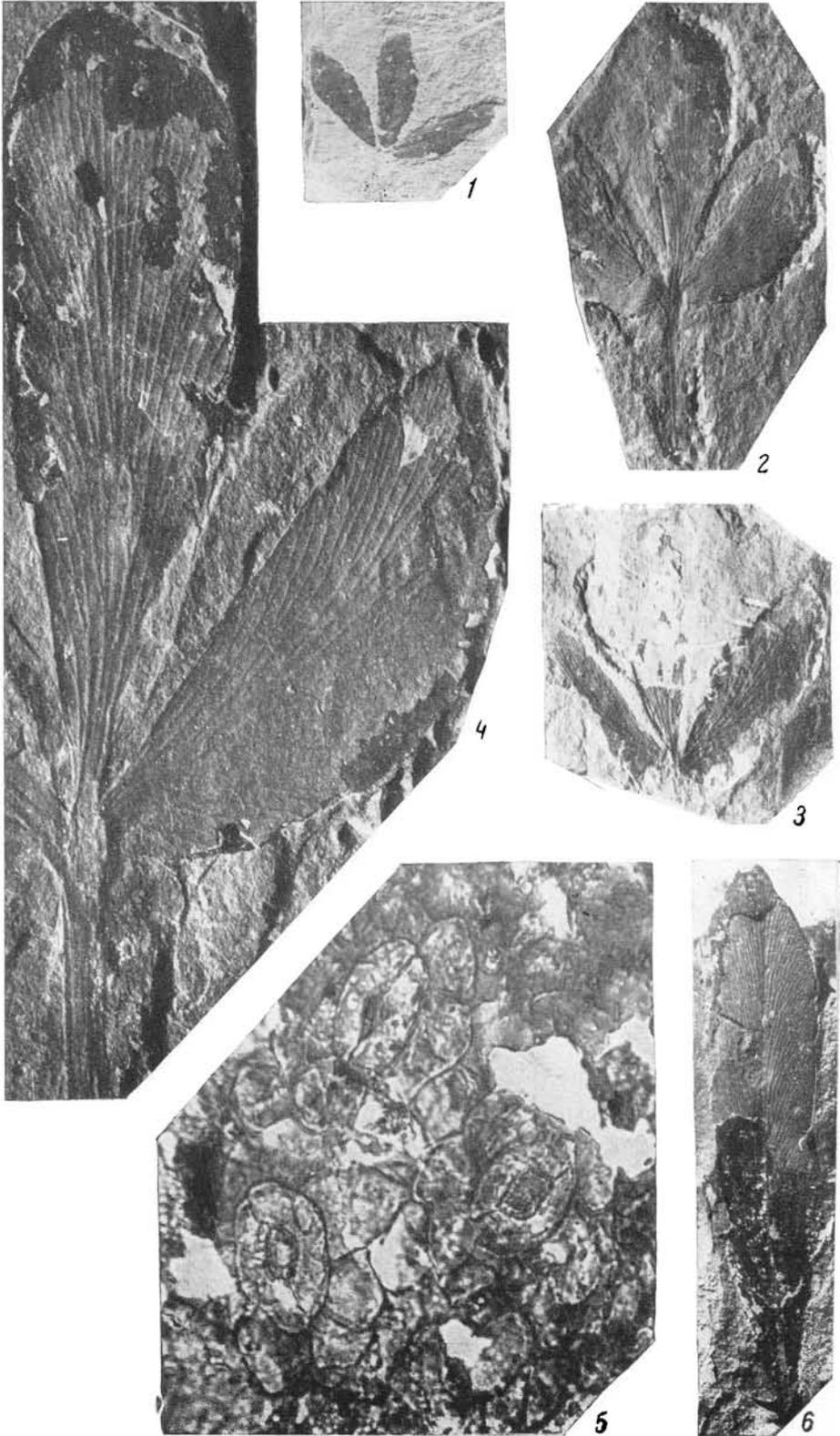
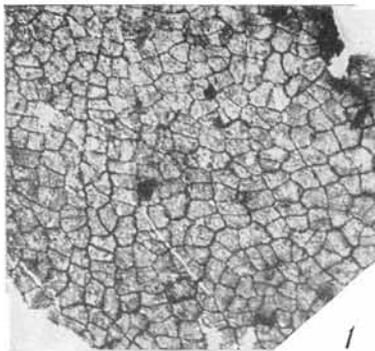


Таблица IV

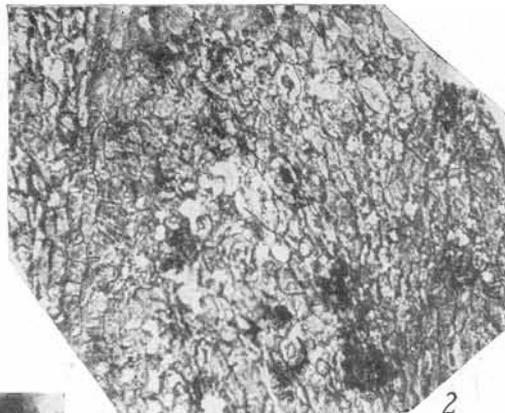




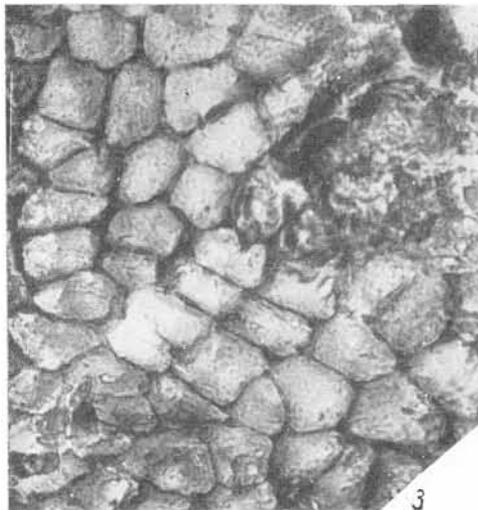




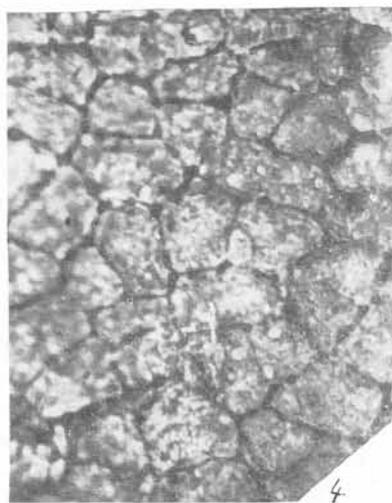
1



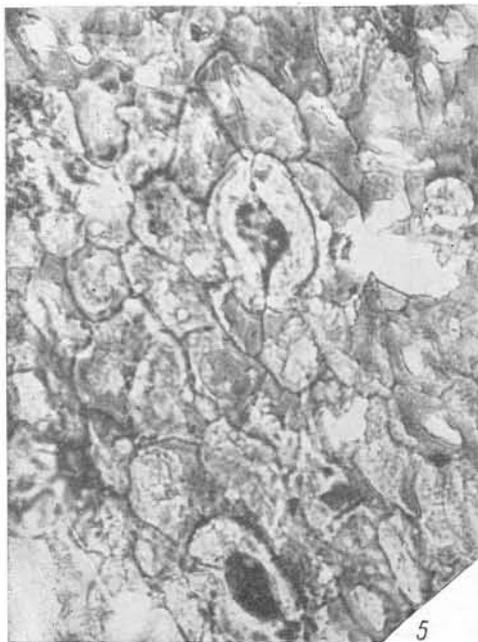
2



3



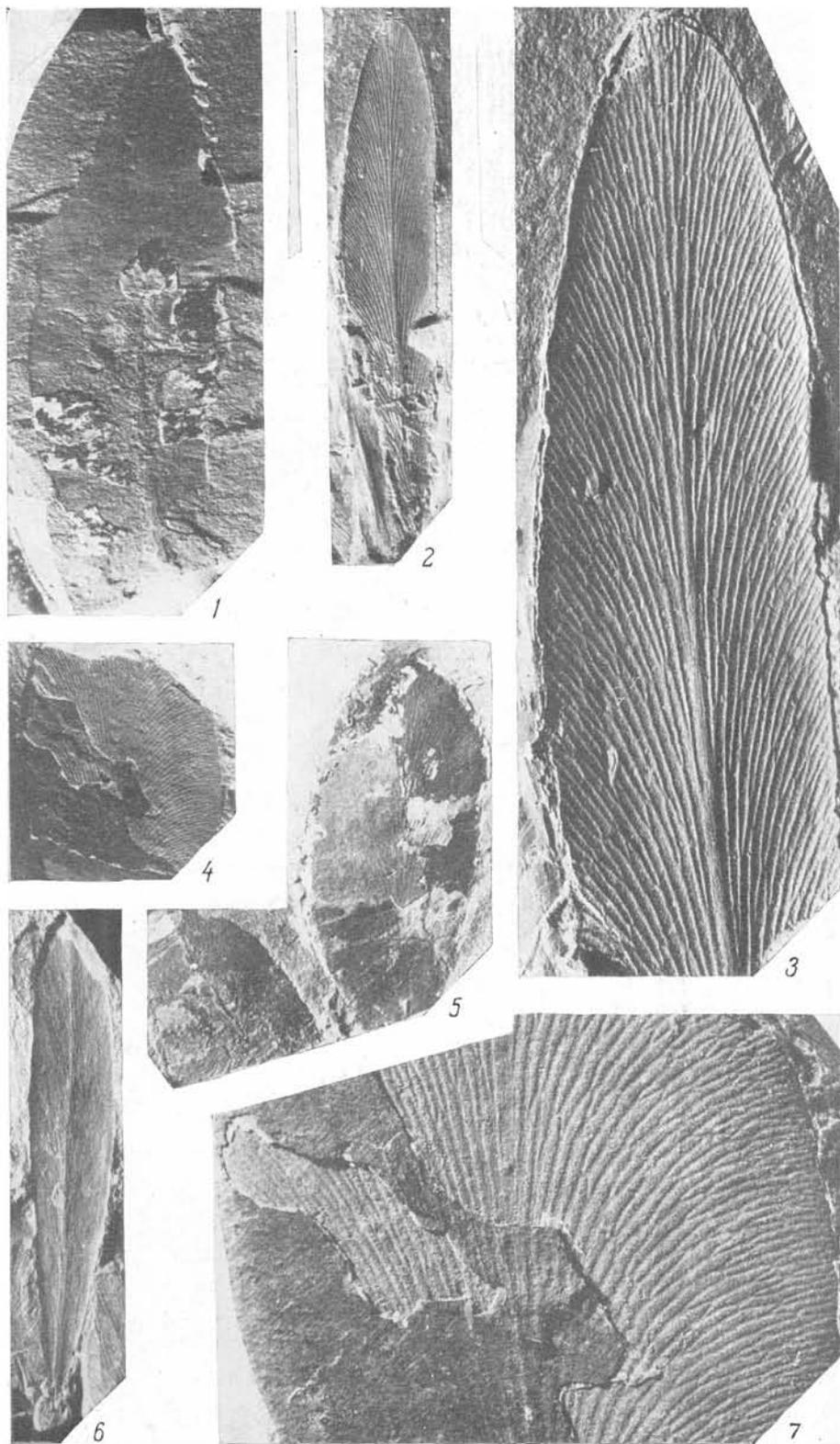
4

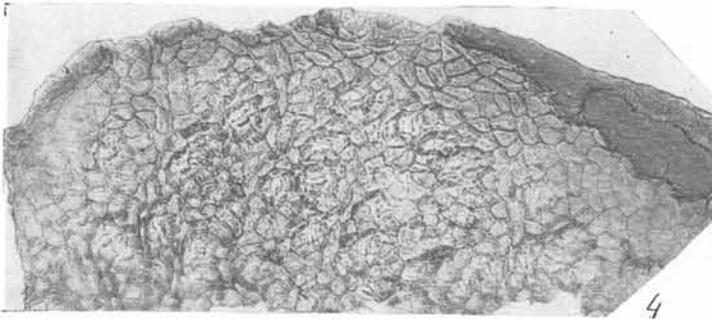


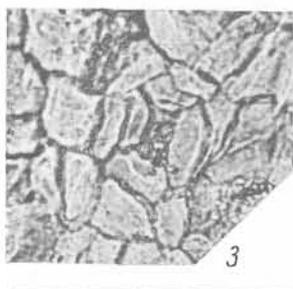
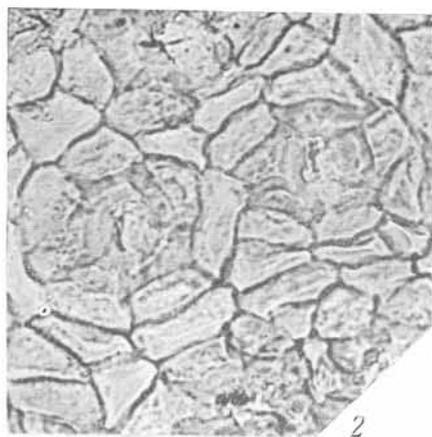
5

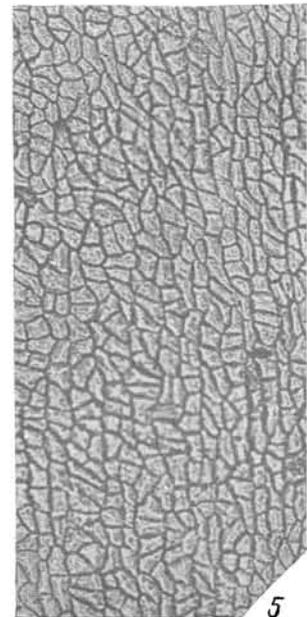
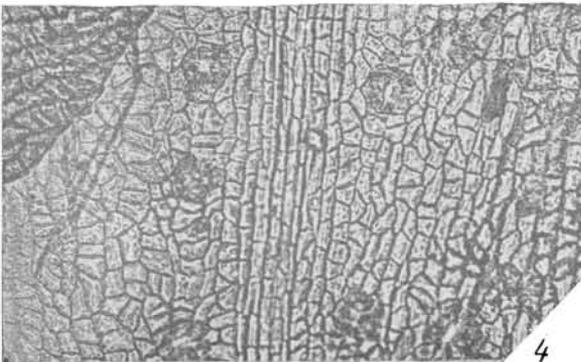
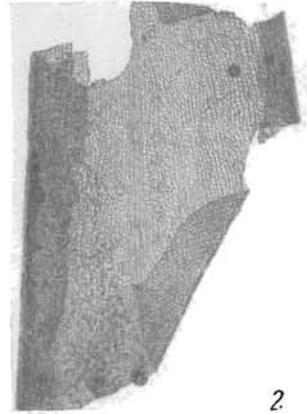
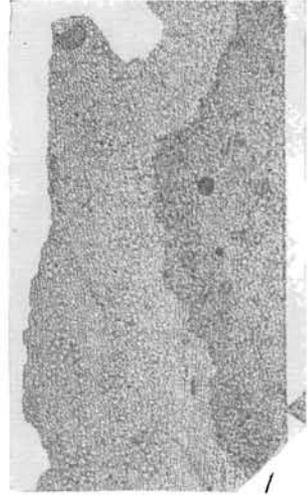


6



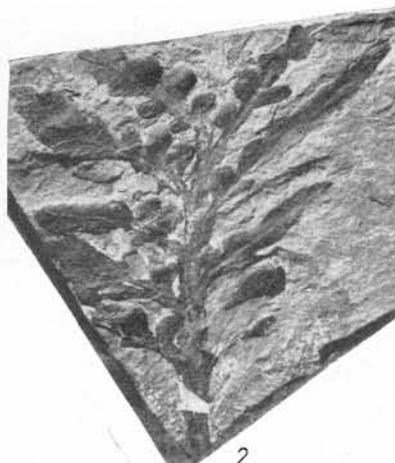








1



2



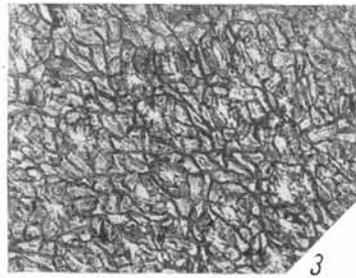
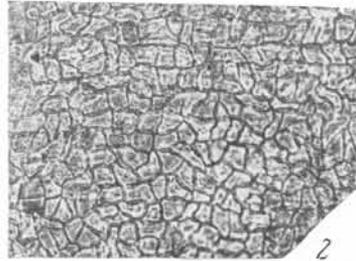
3



4

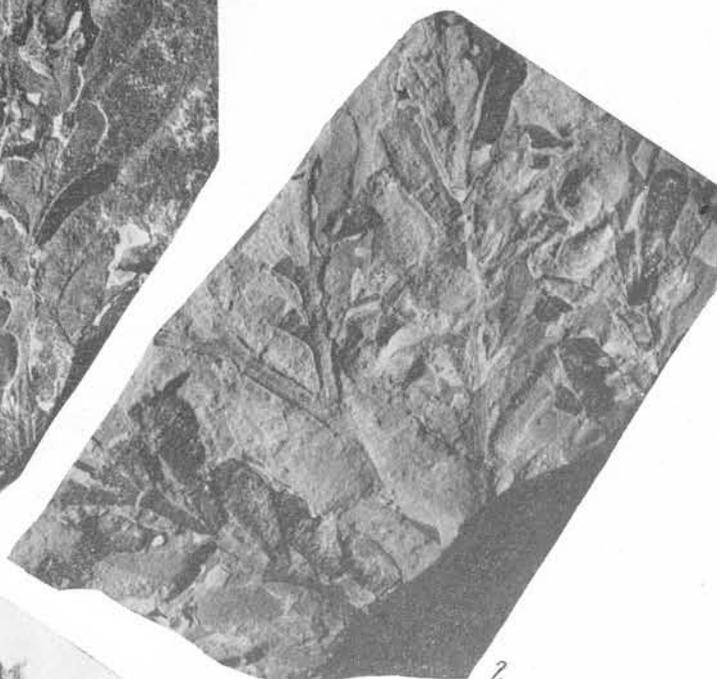


5





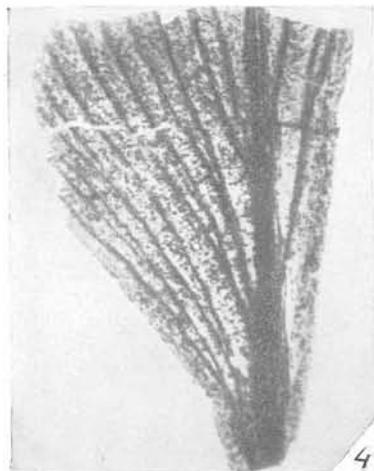
1



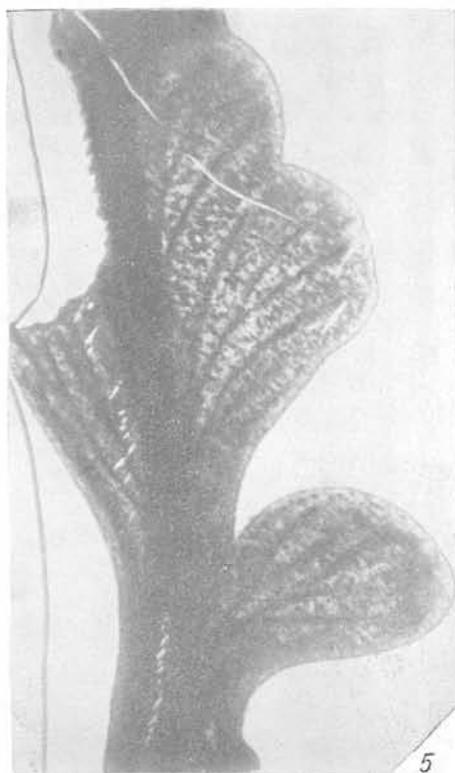
2



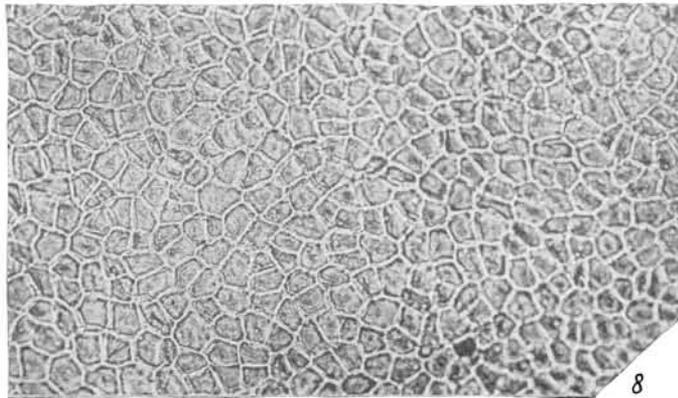
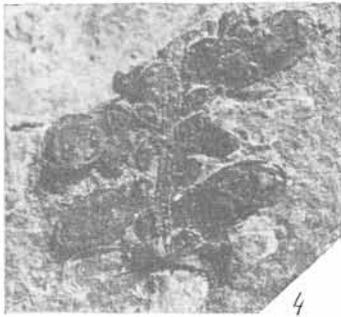
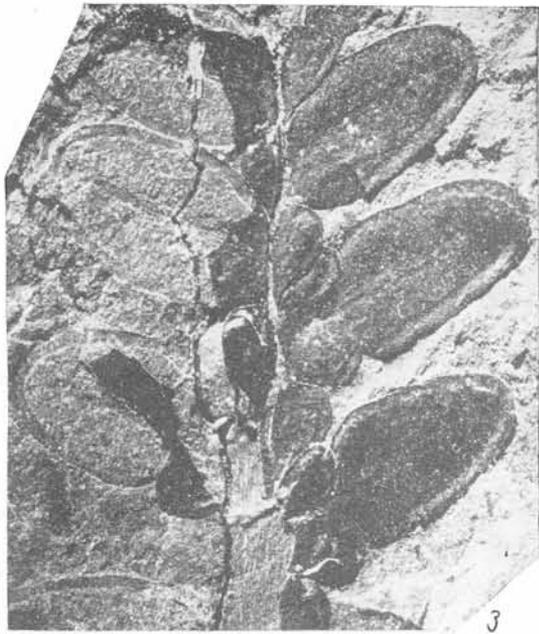
3

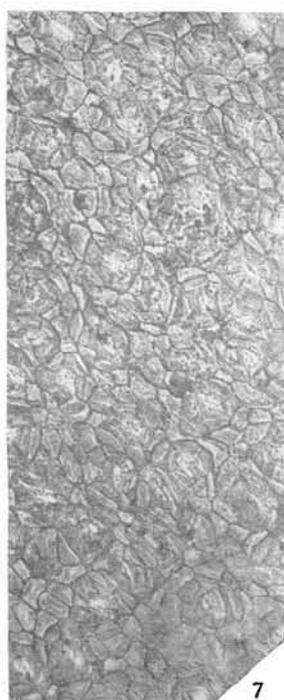
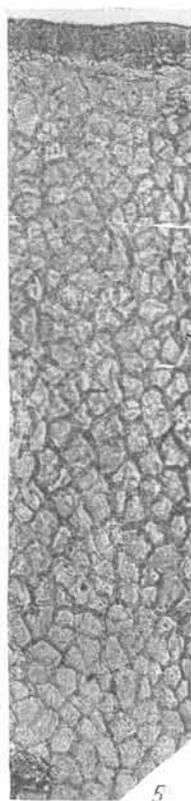
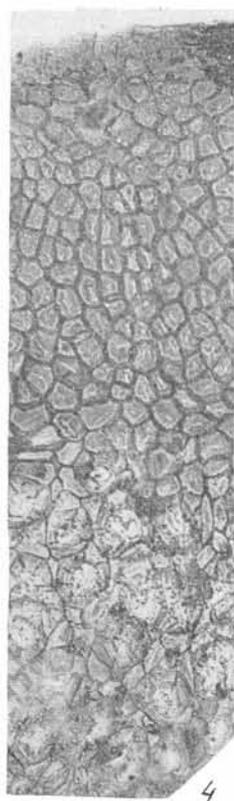
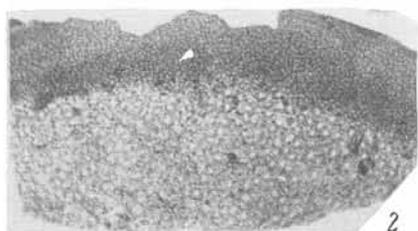
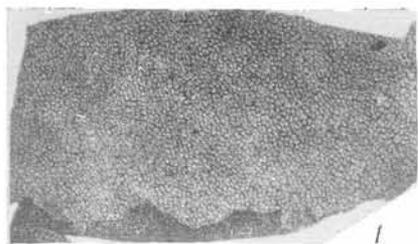


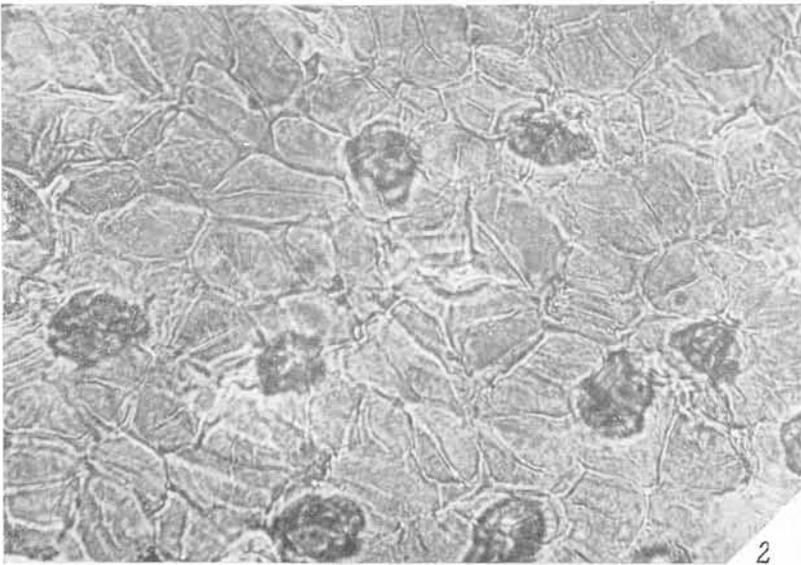
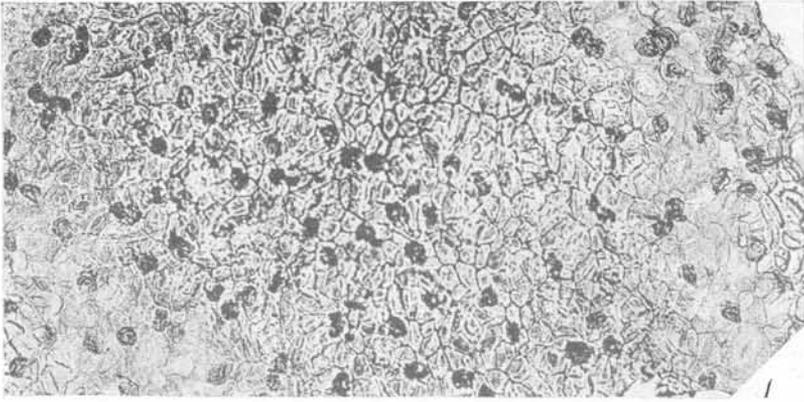
4

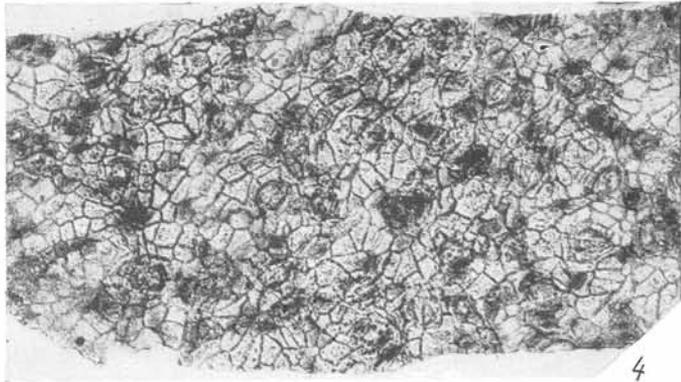


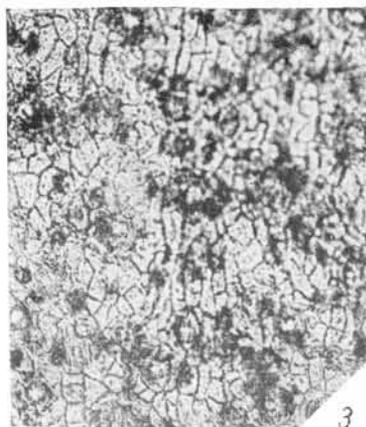
5

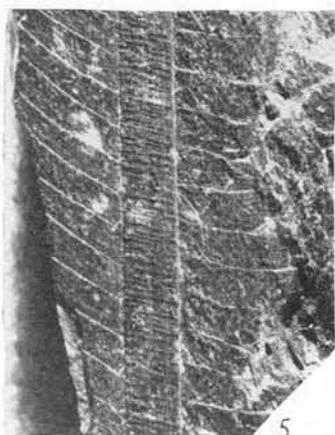
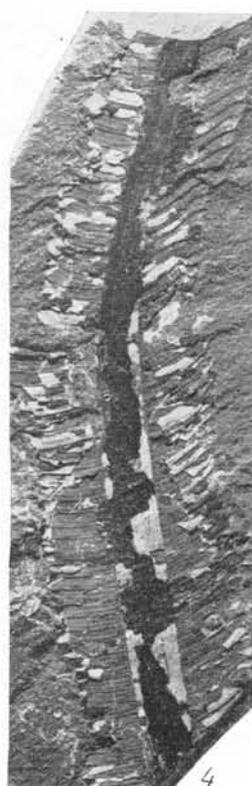
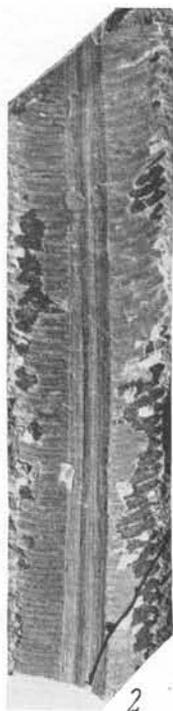


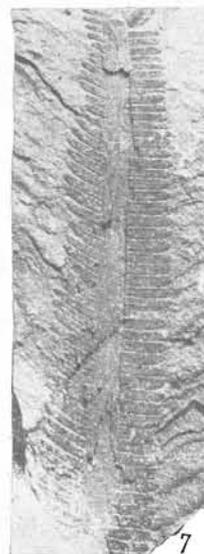
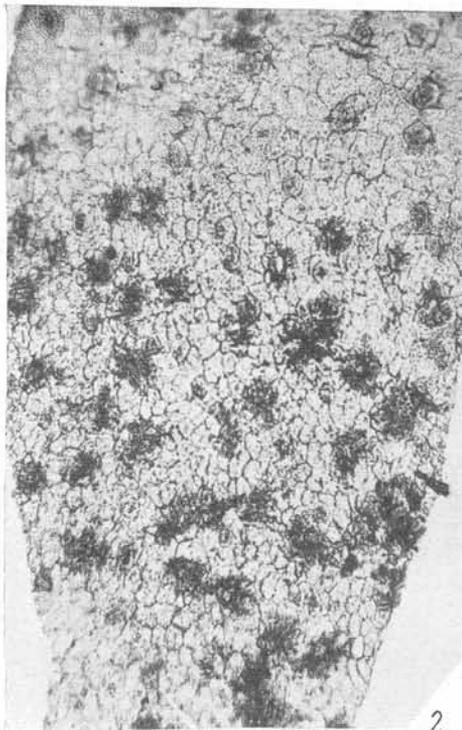


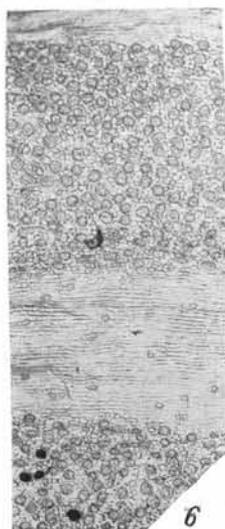
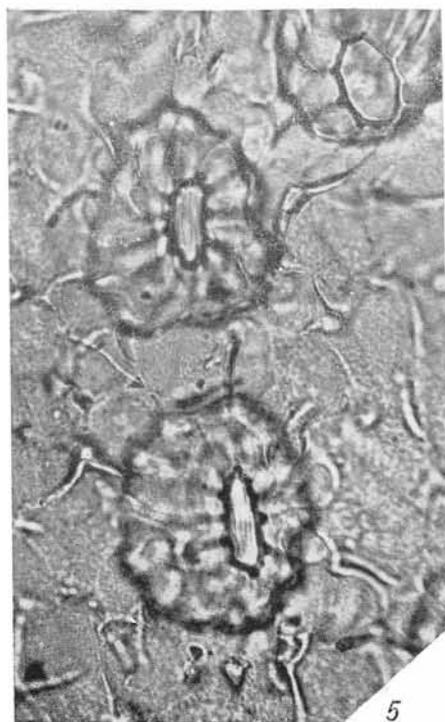
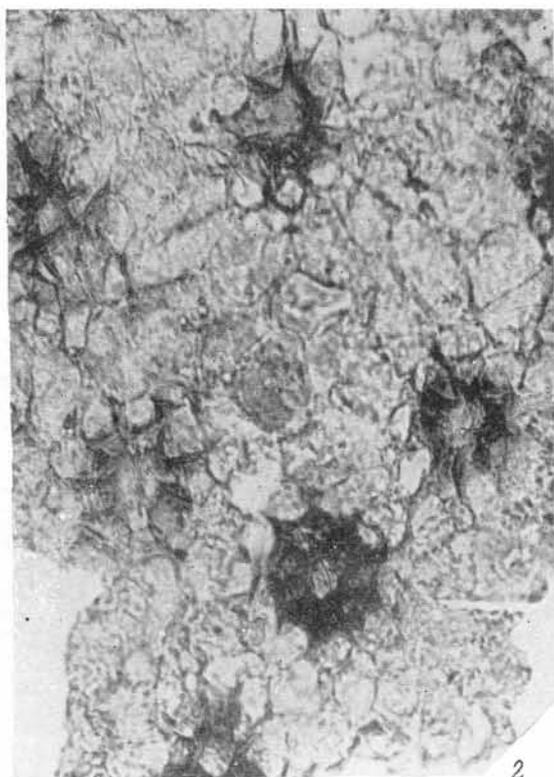


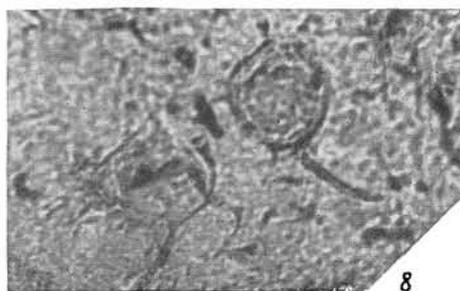
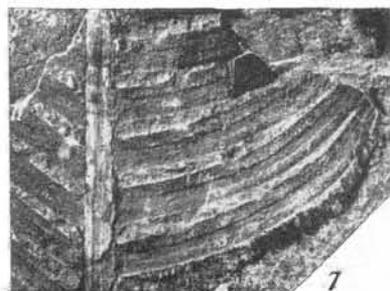
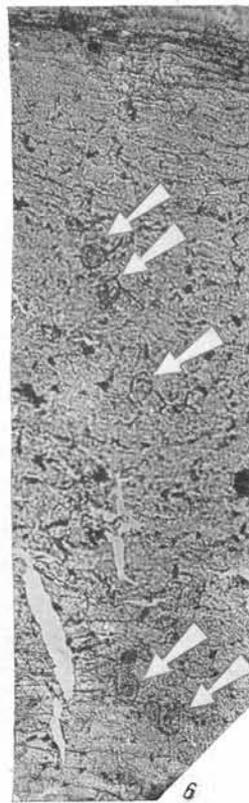
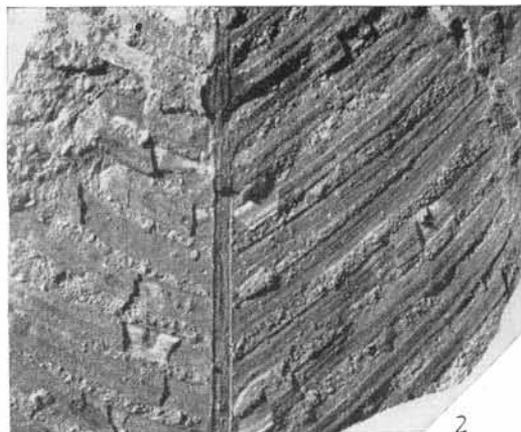


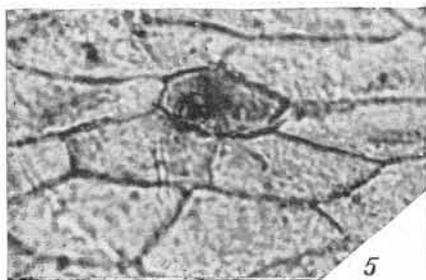


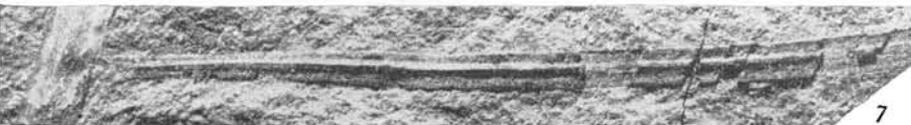
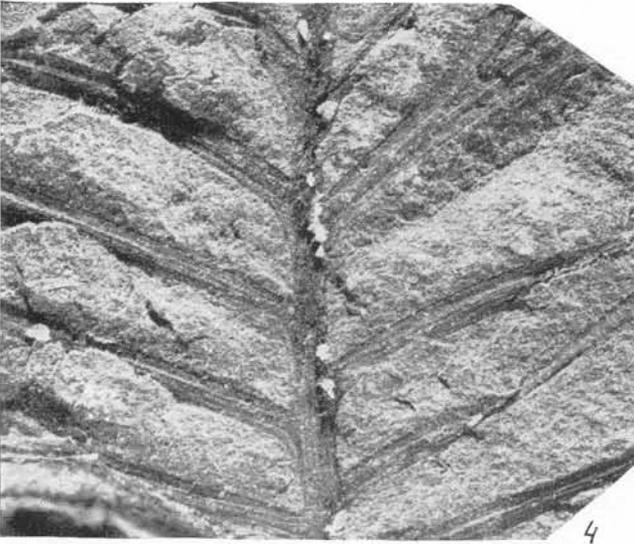
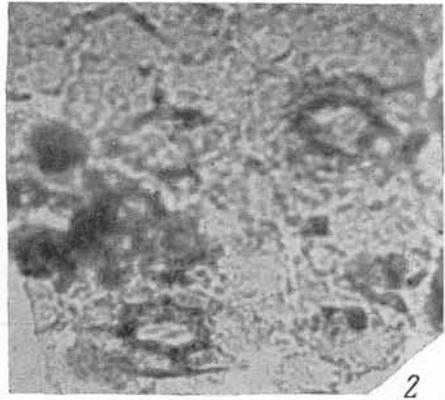




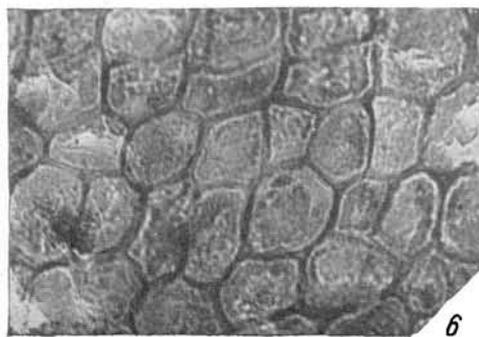
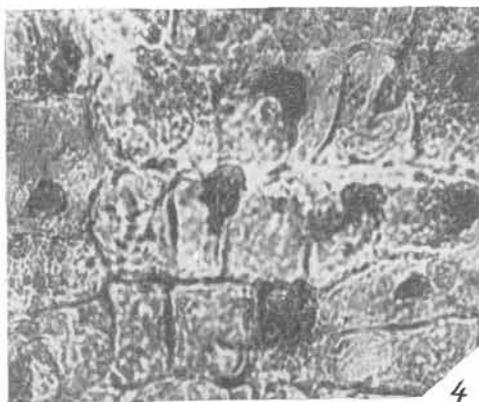
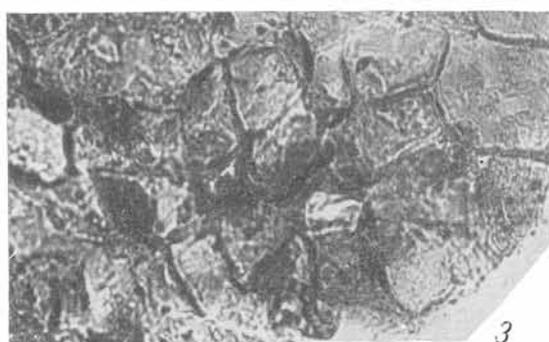
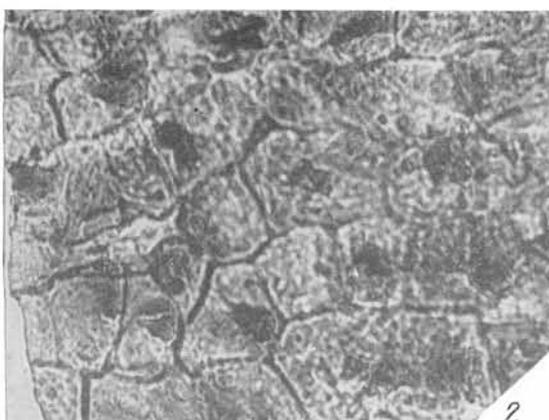
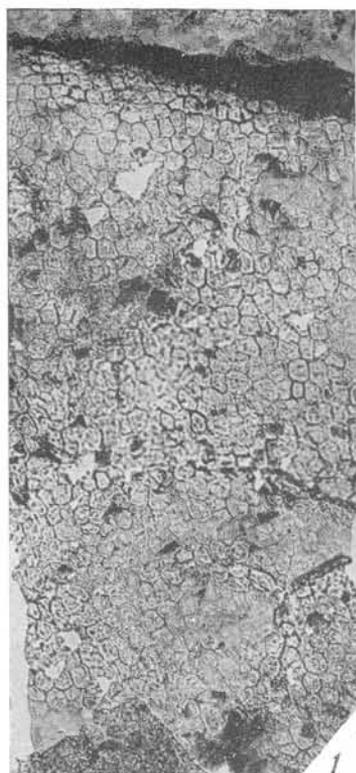


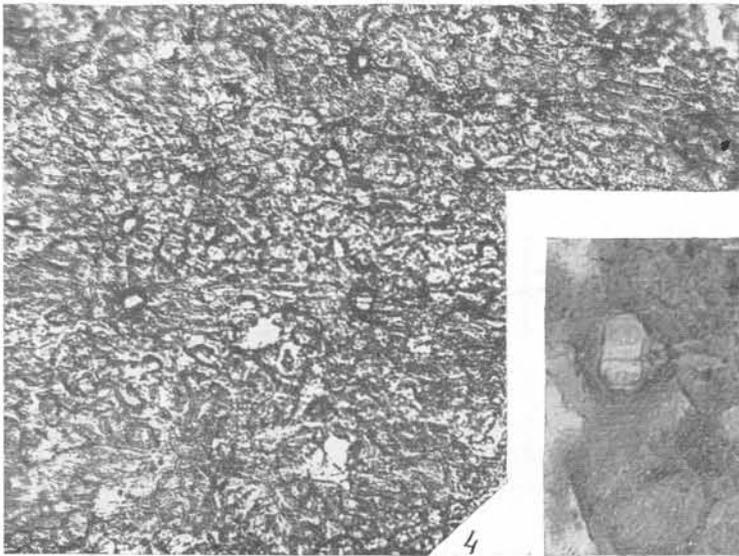
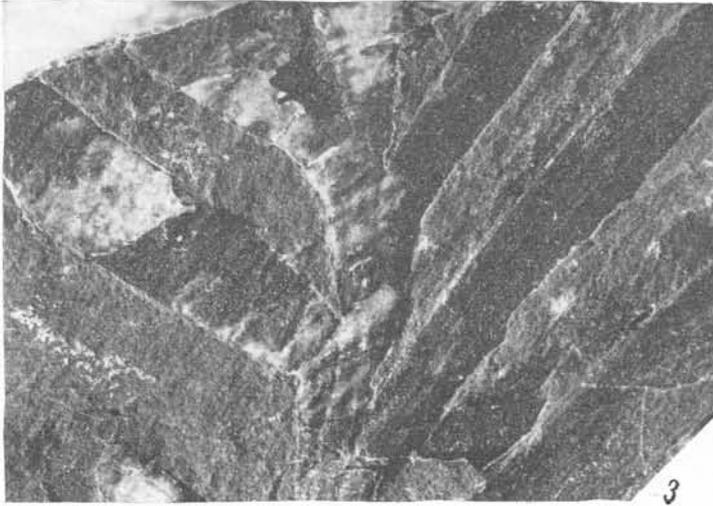
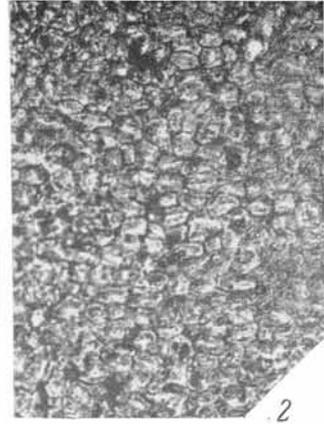
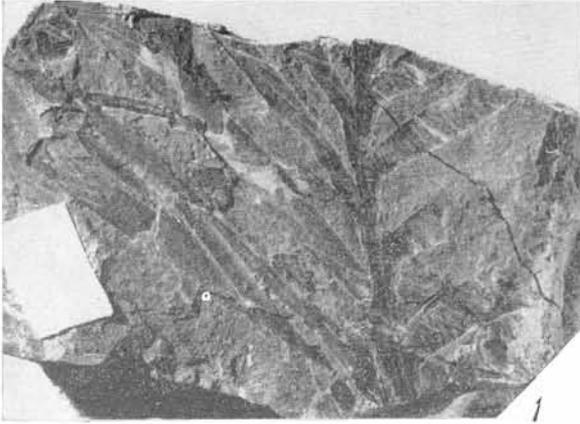




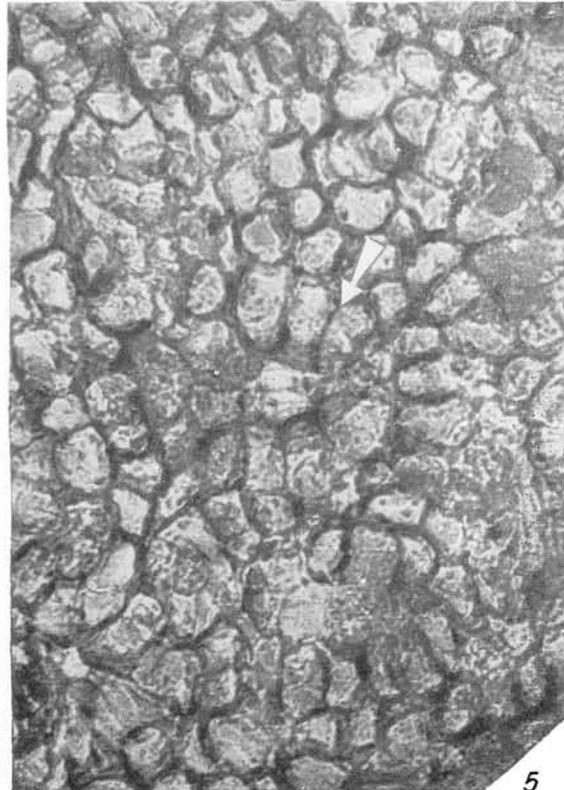
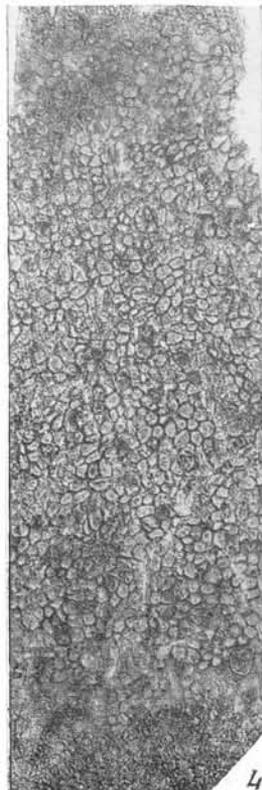
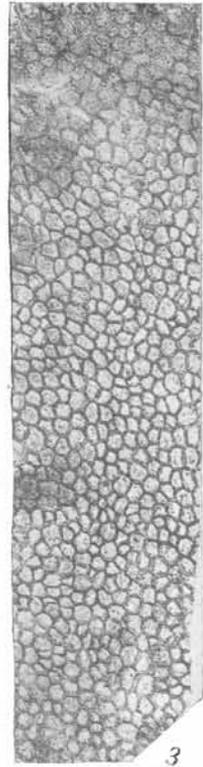
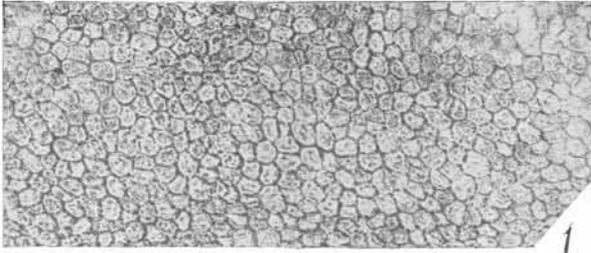


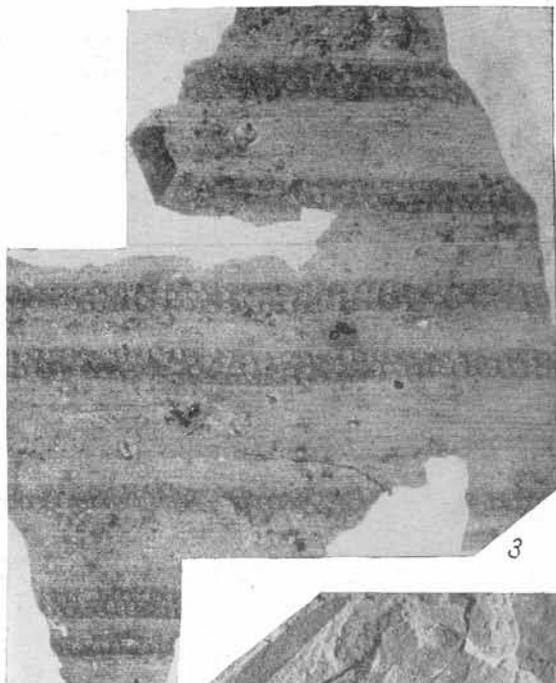
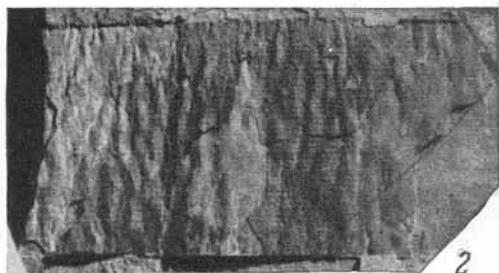


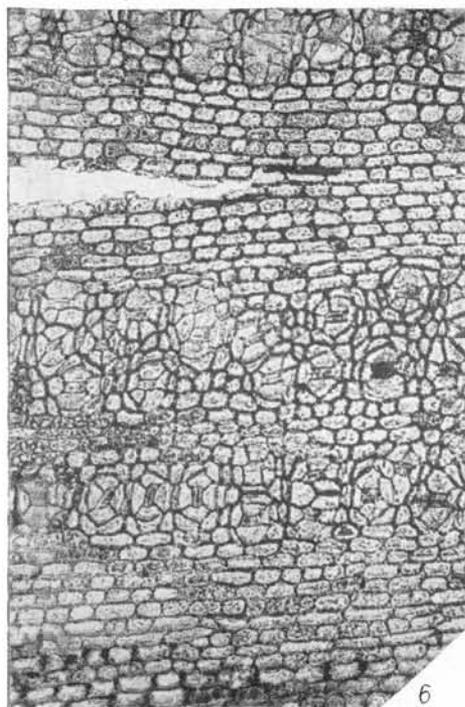
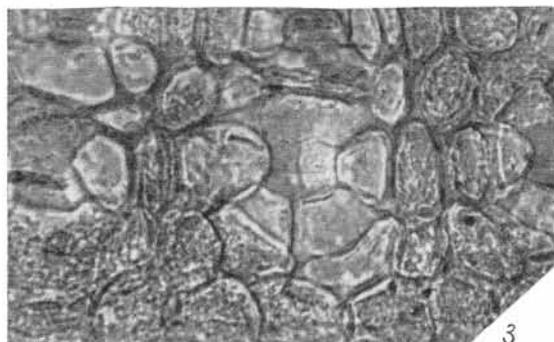
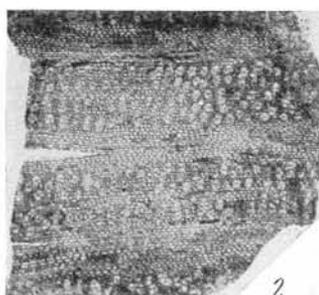


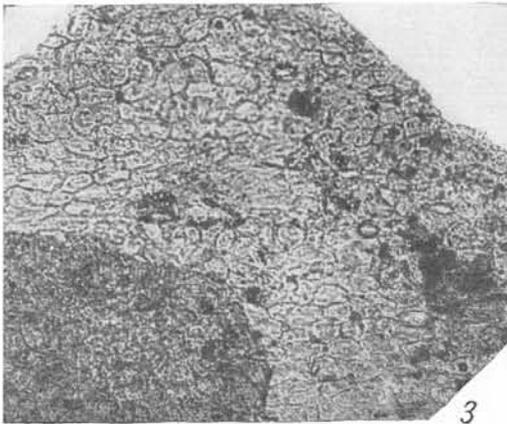
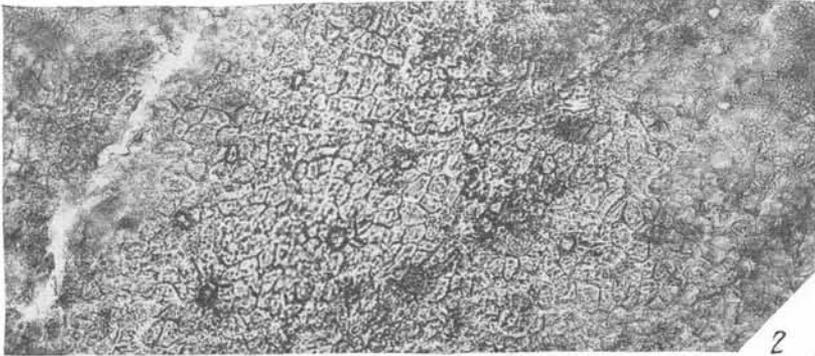
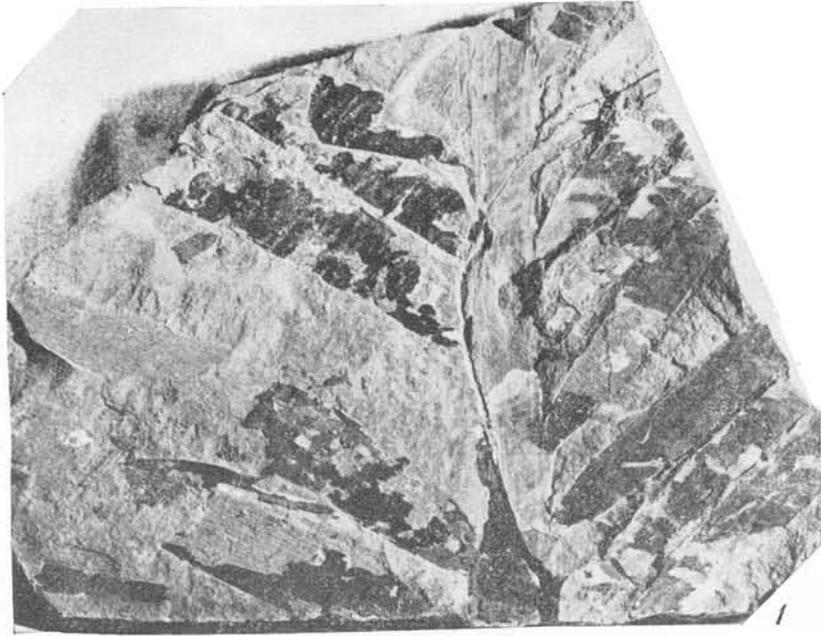


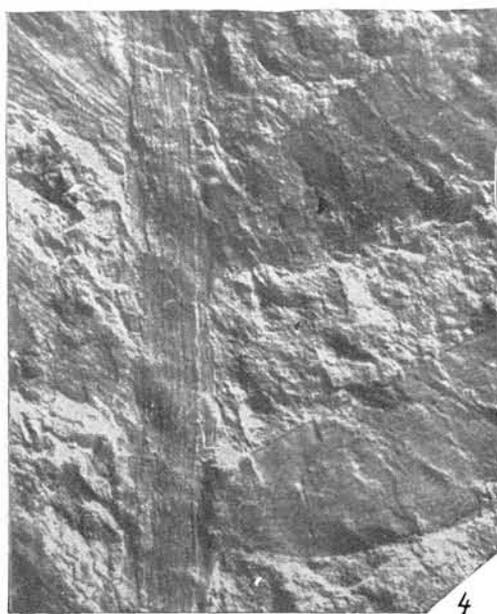
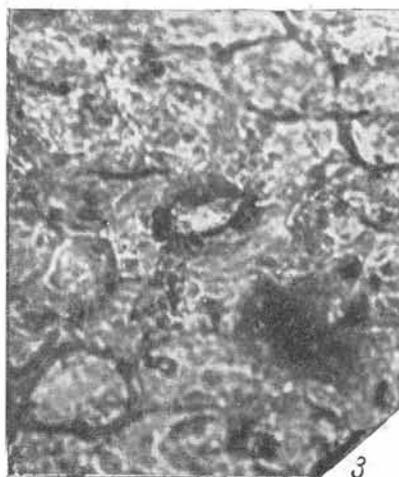
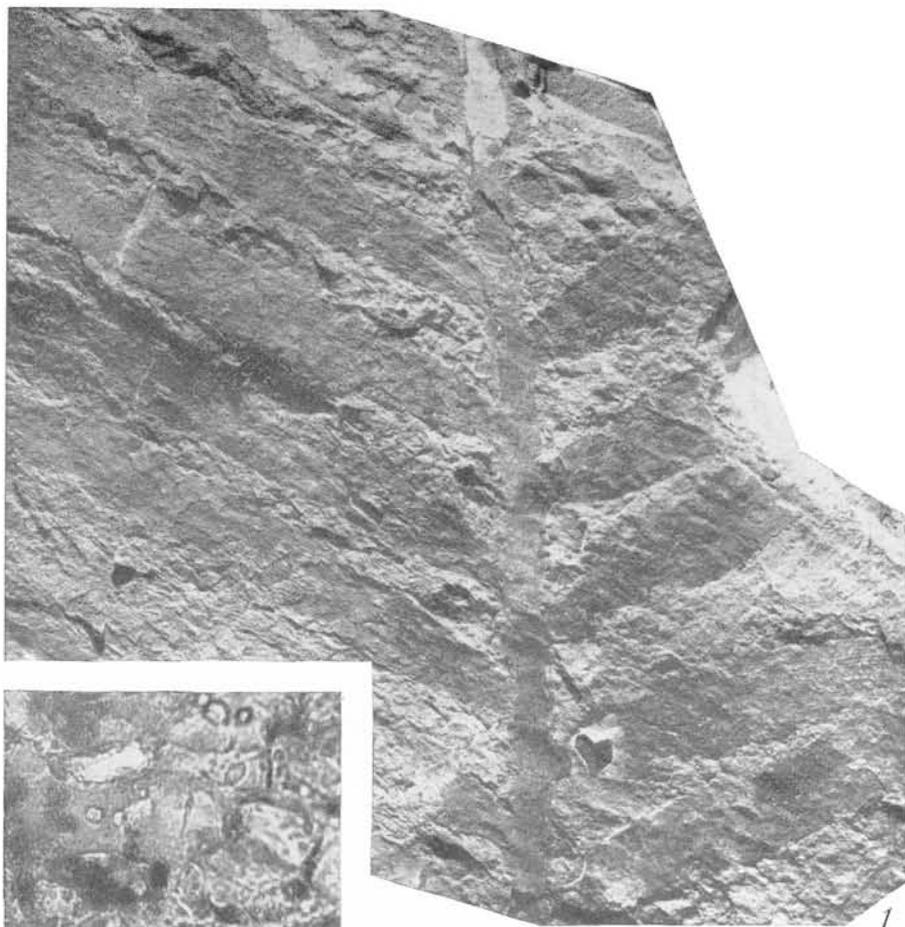


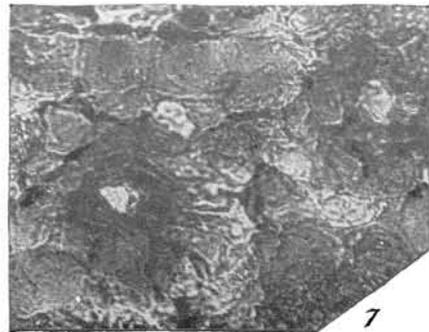
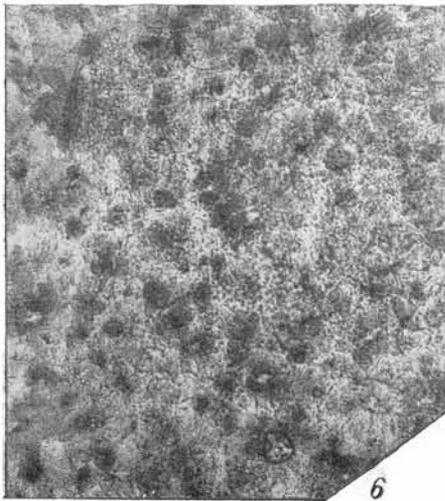
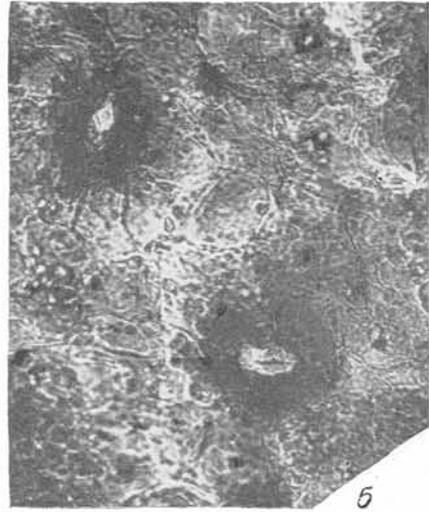
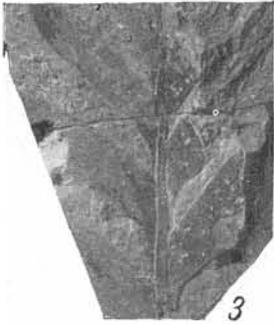
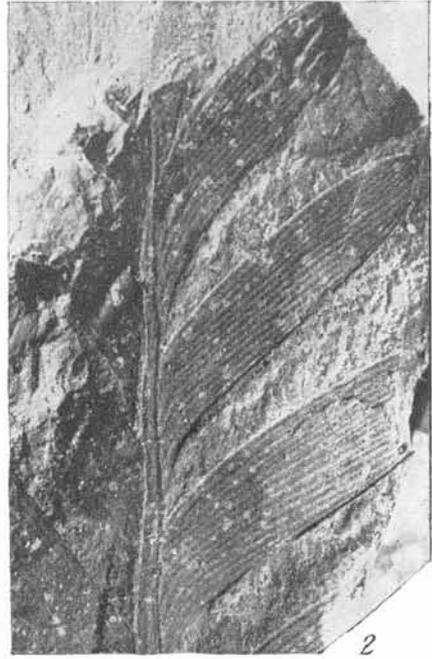
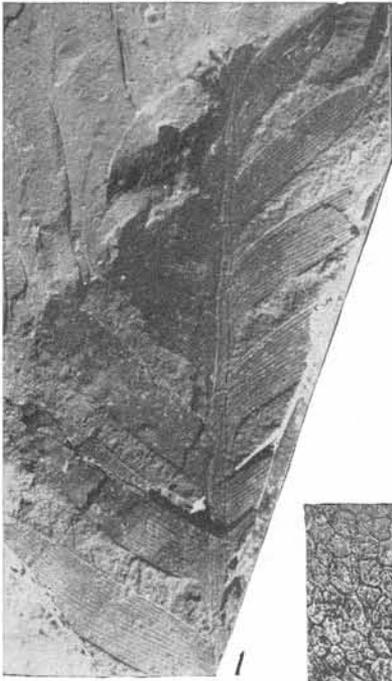


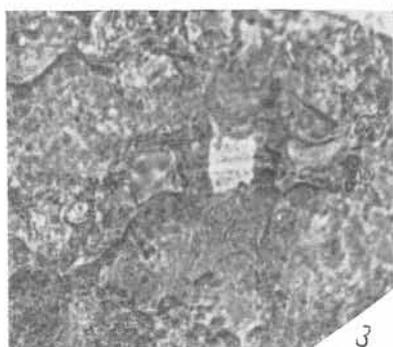
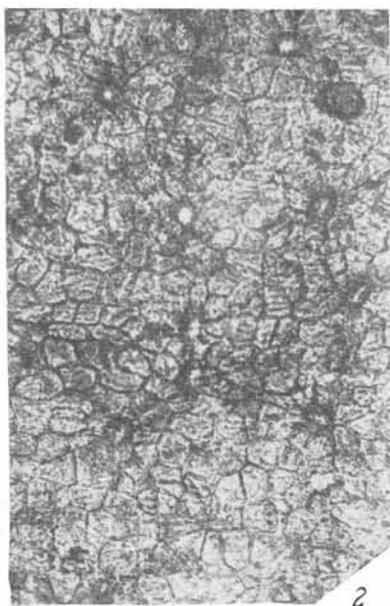
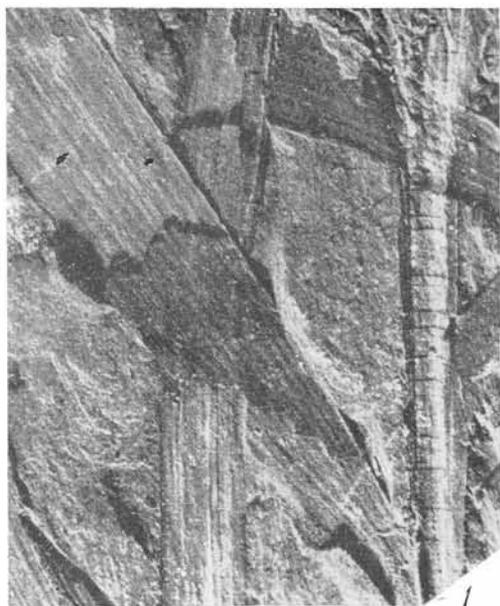


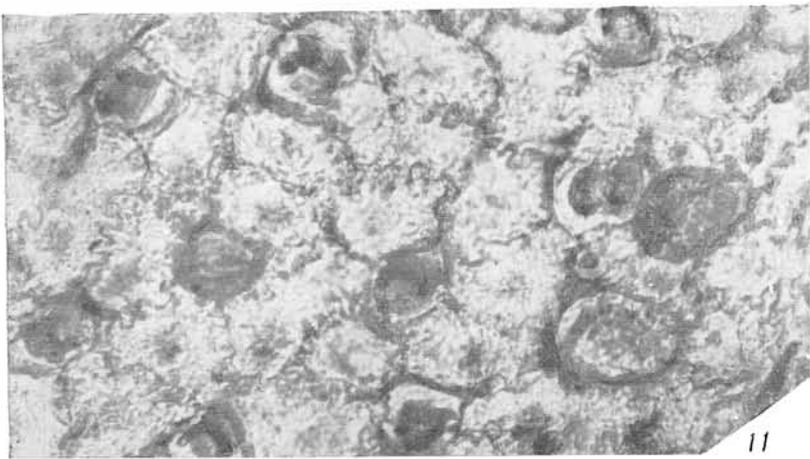
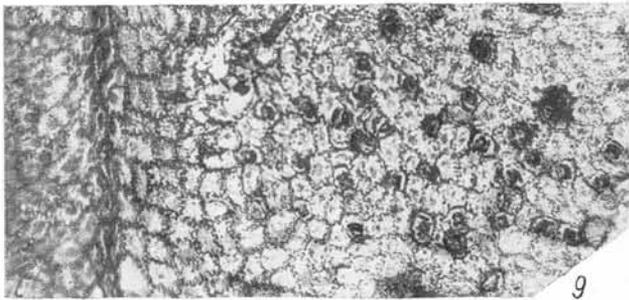
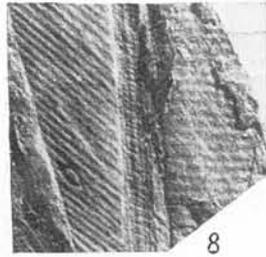
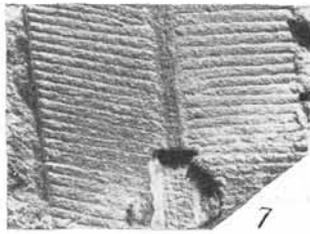


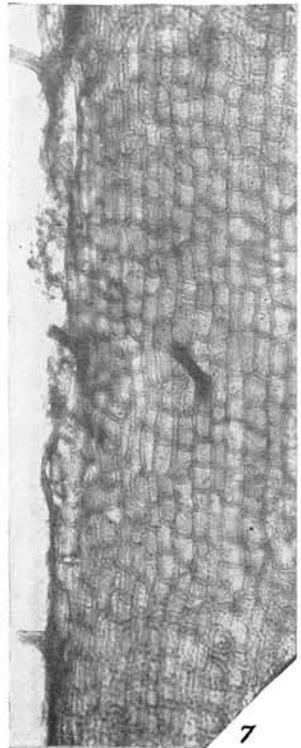
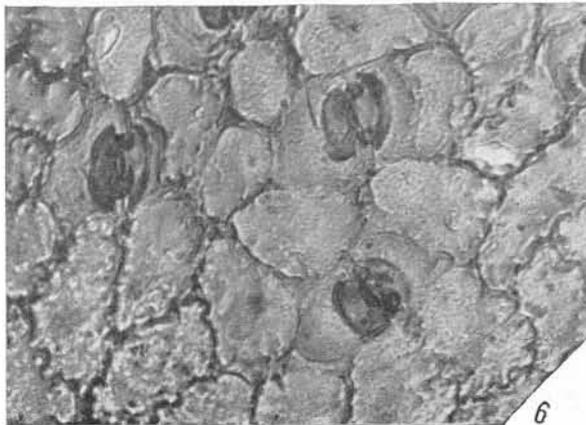
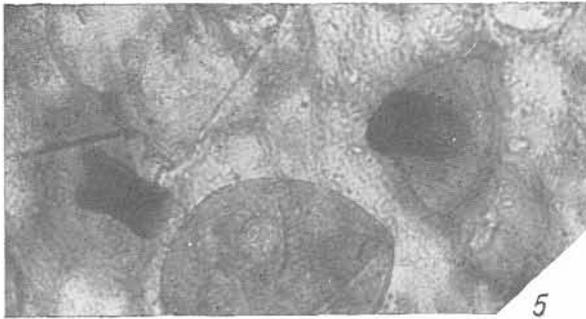
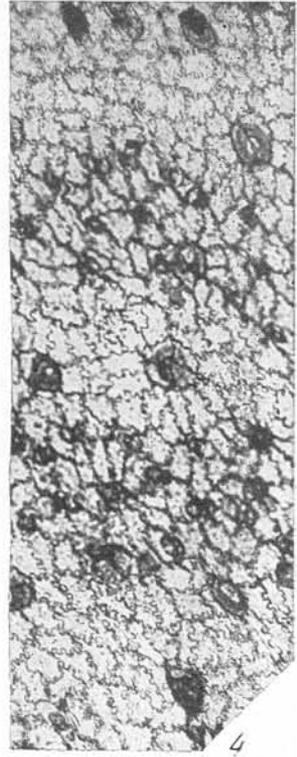
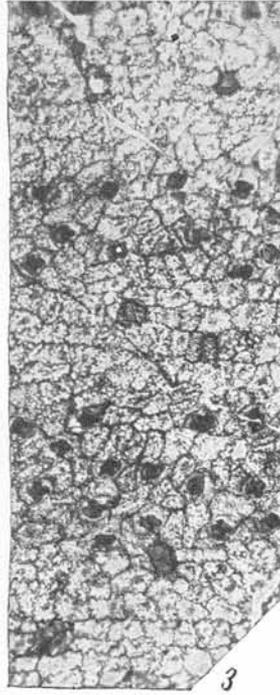
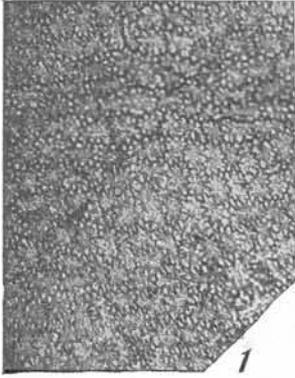


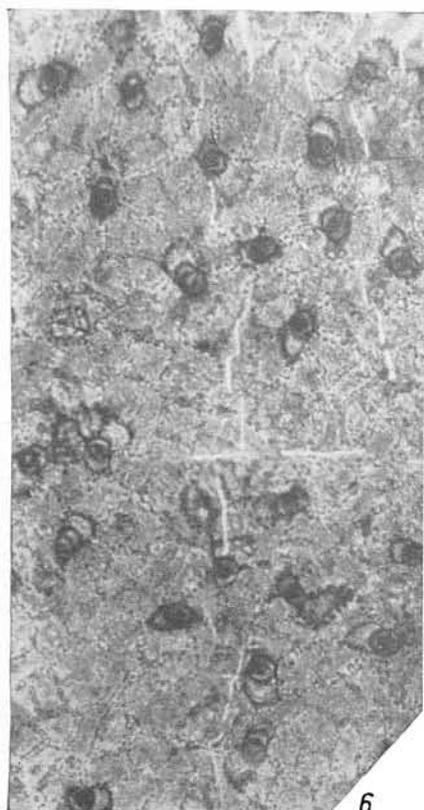
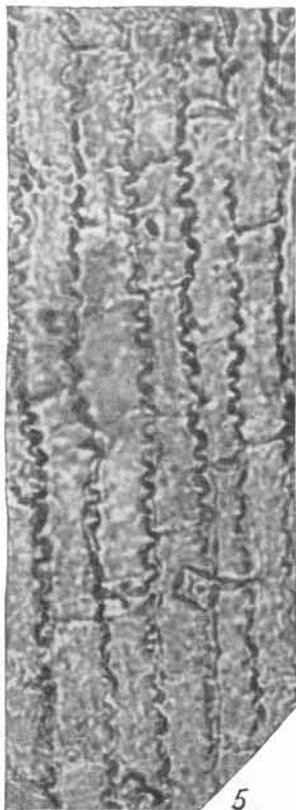
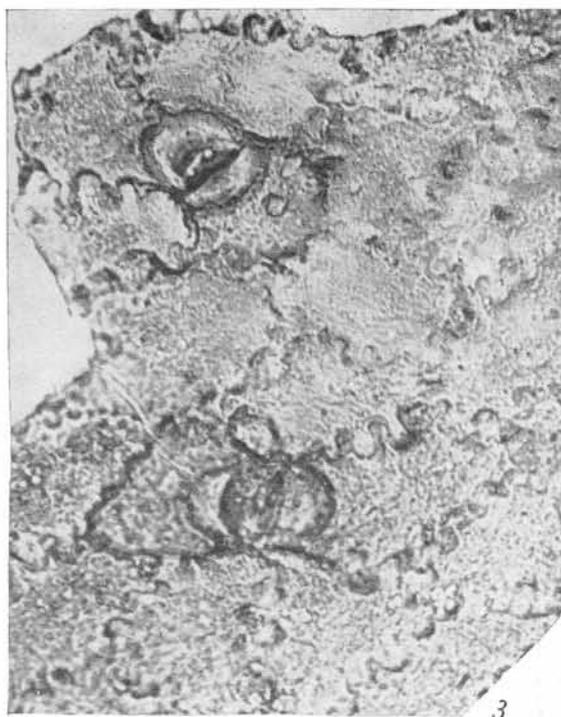


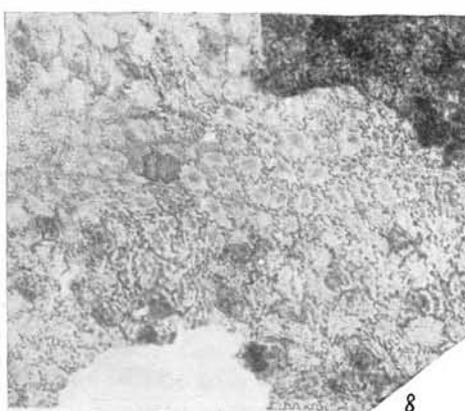
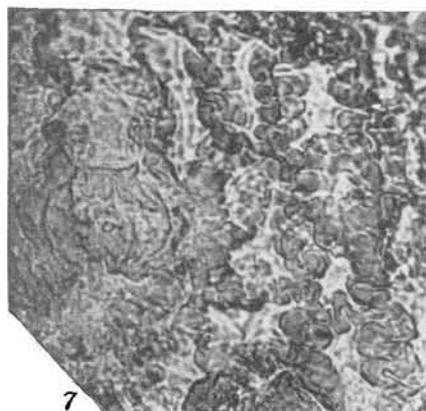
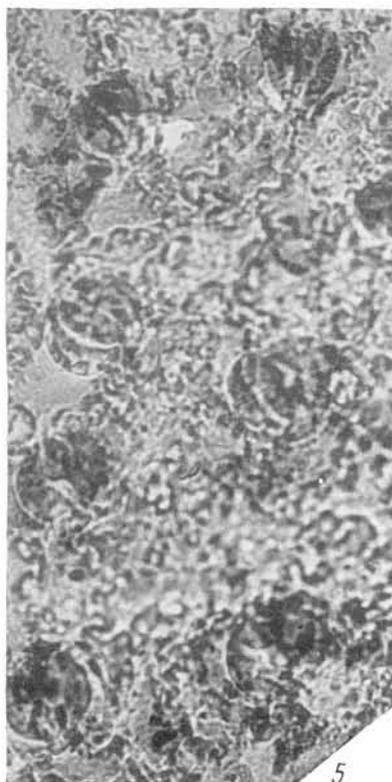
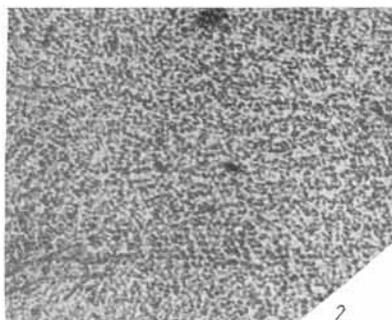


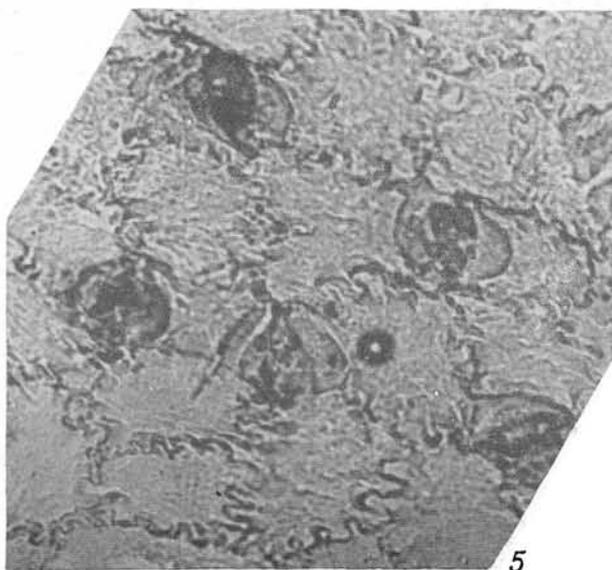
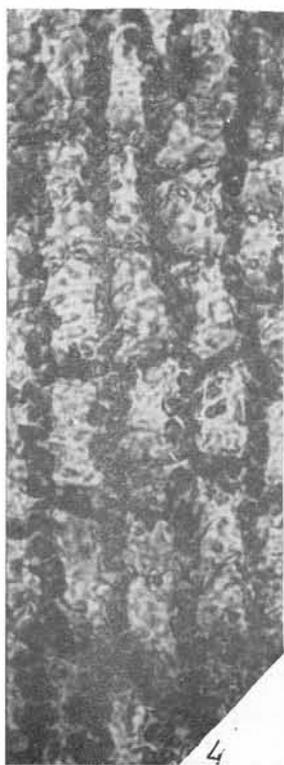
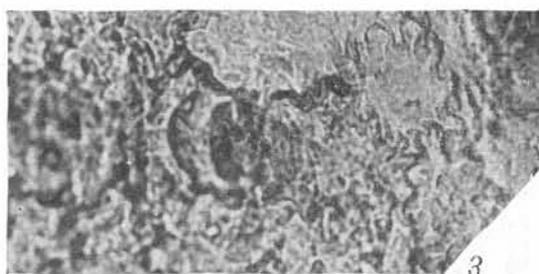
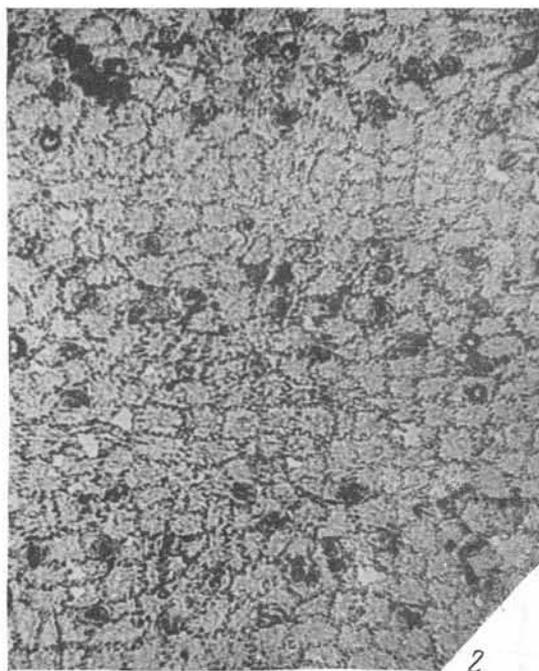
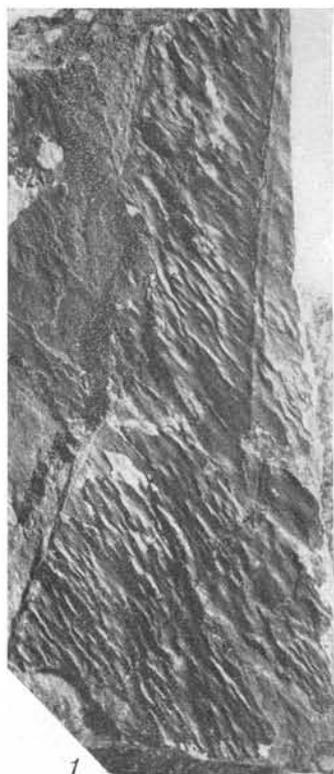


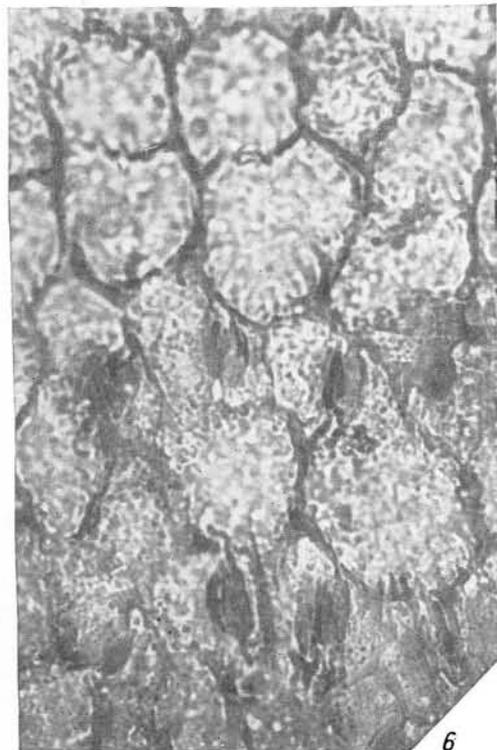
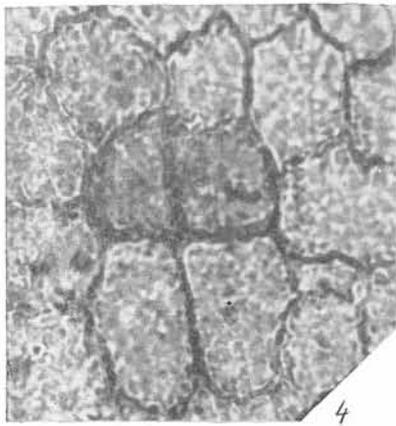
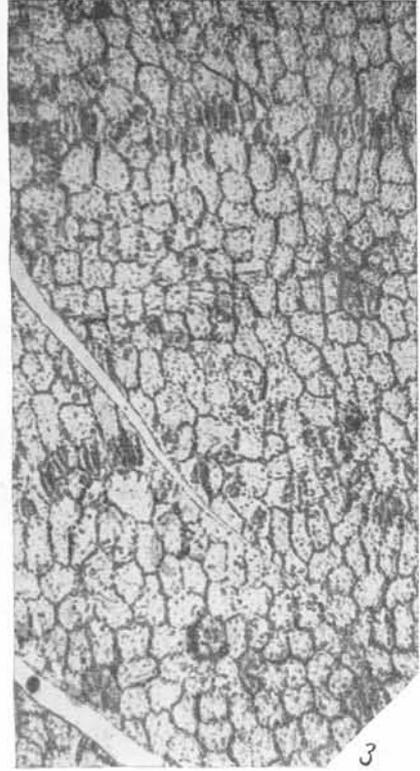
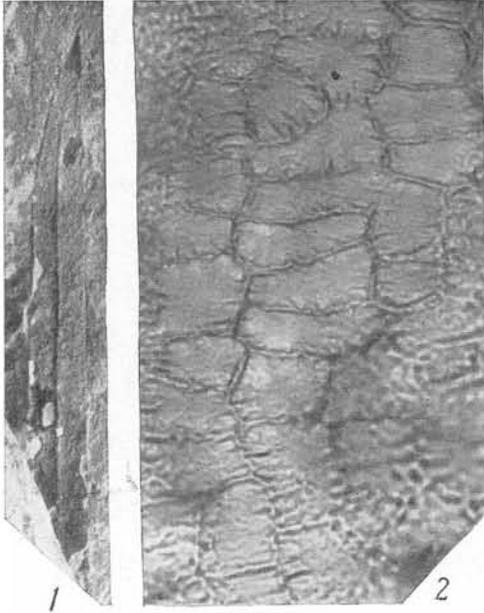


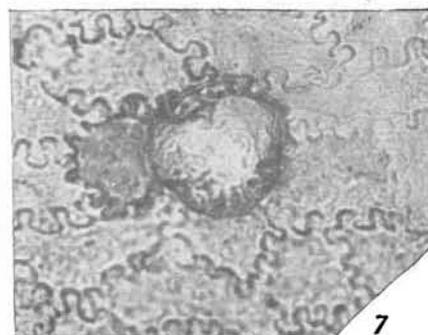
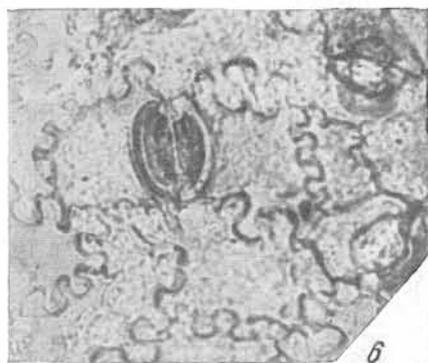
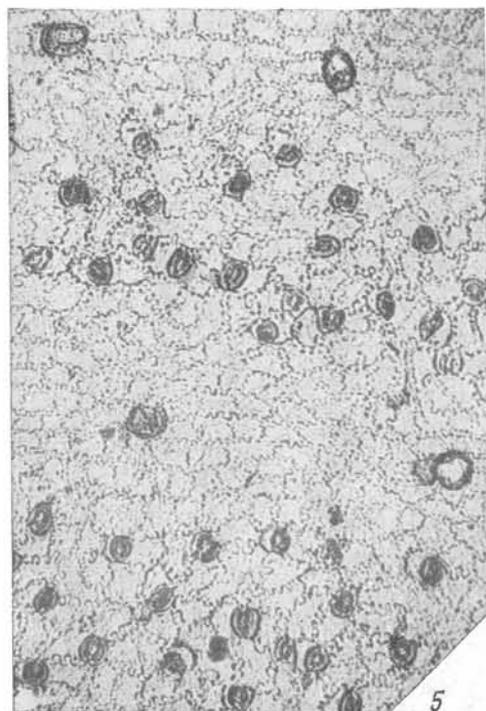
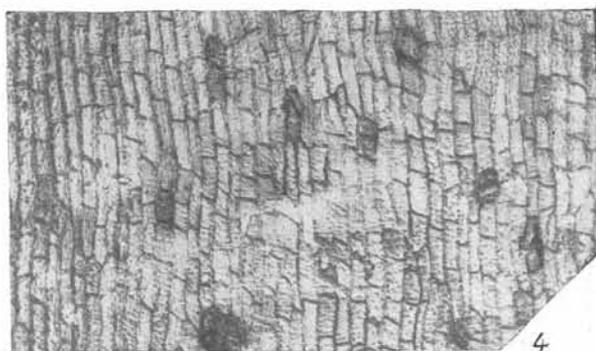


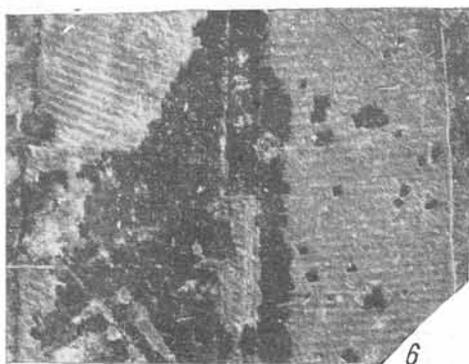


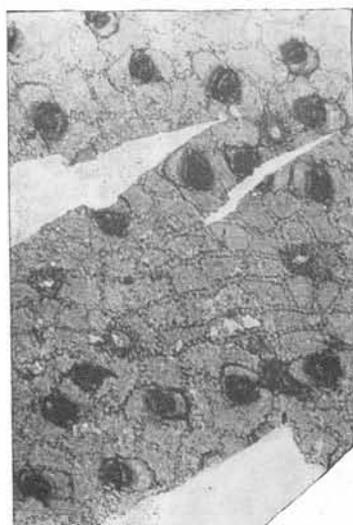
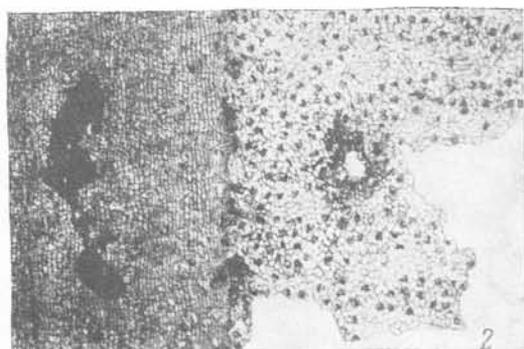
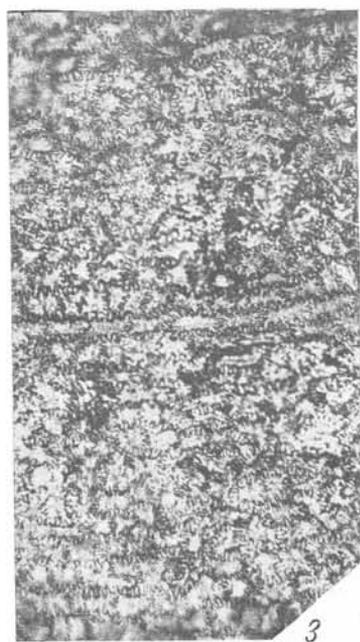
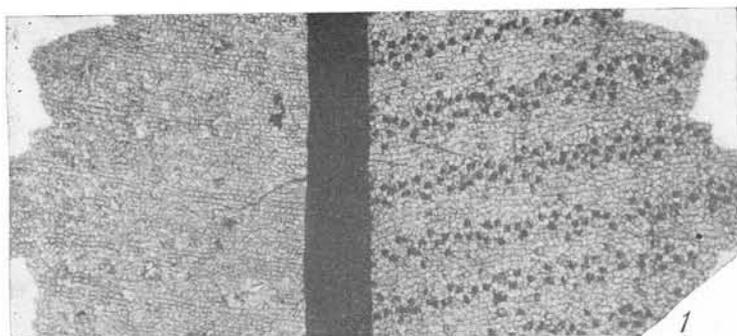


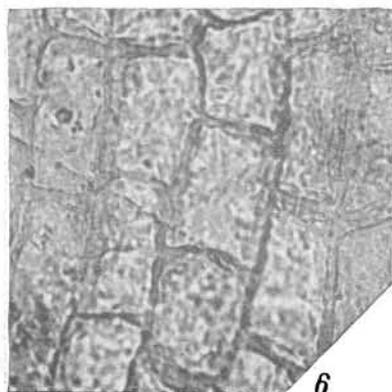
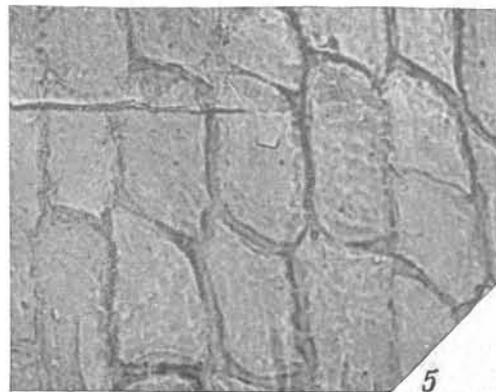
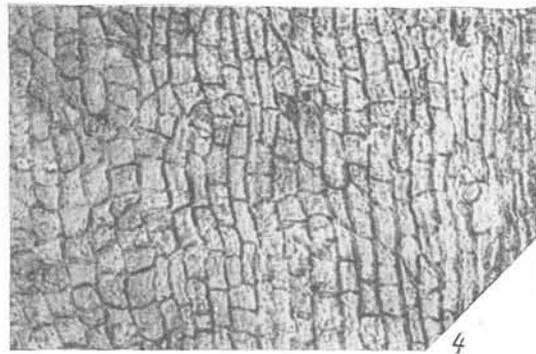
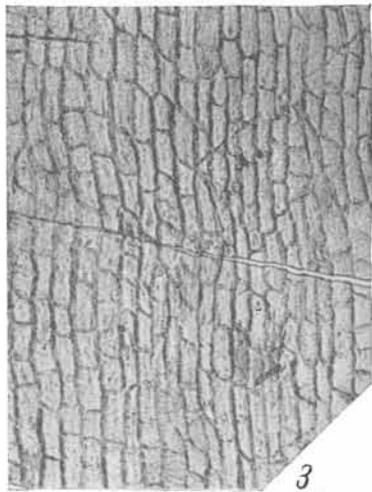
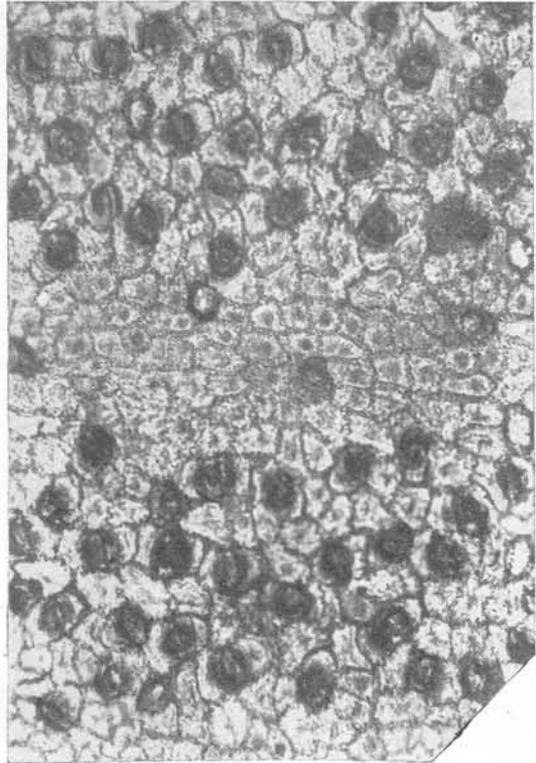
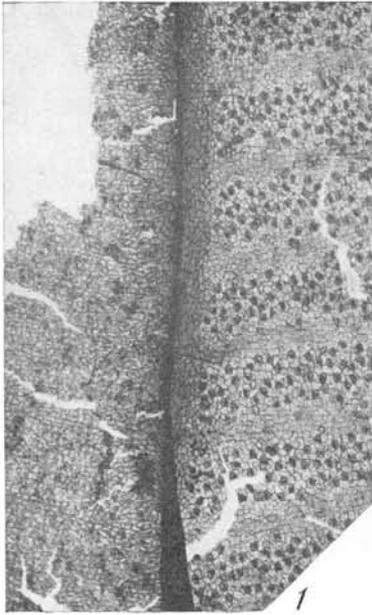


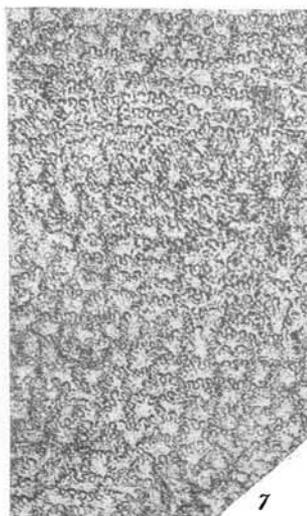
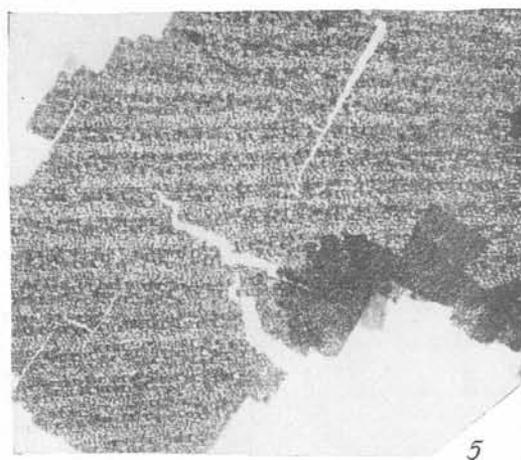


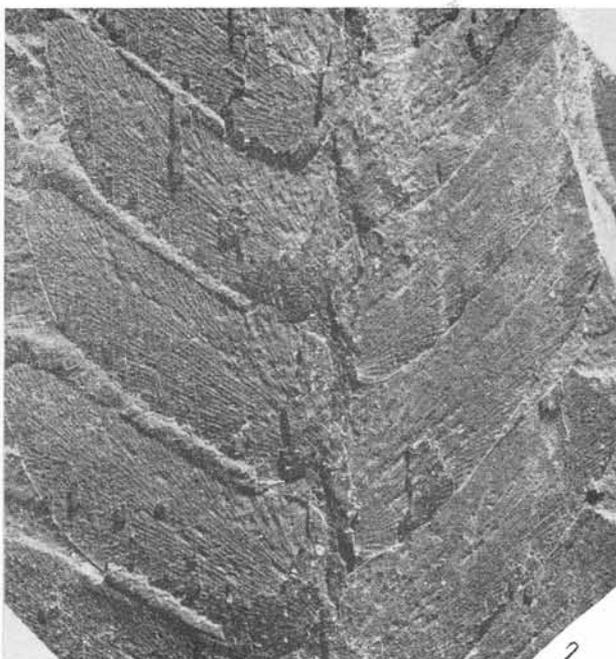




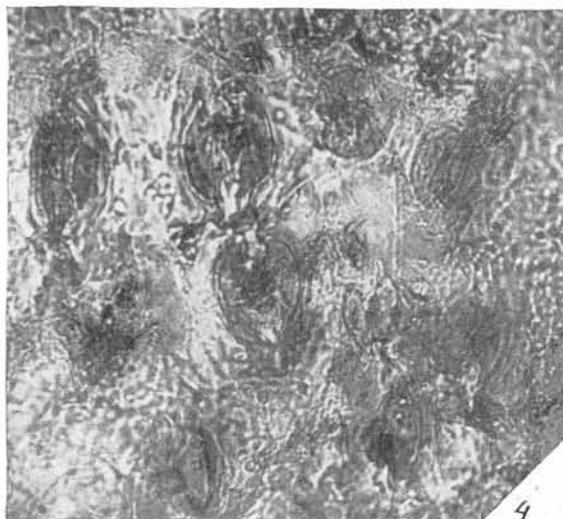
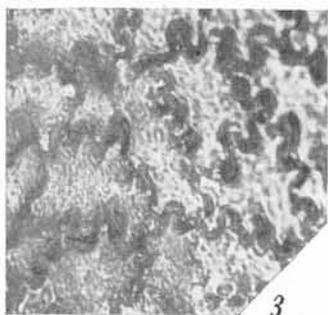
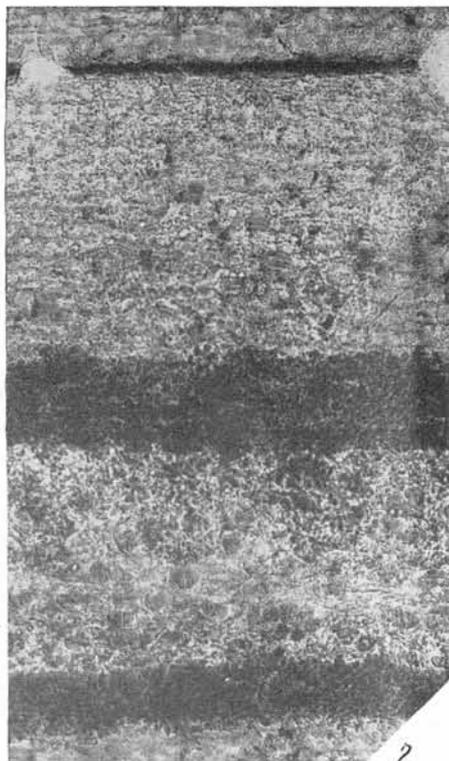
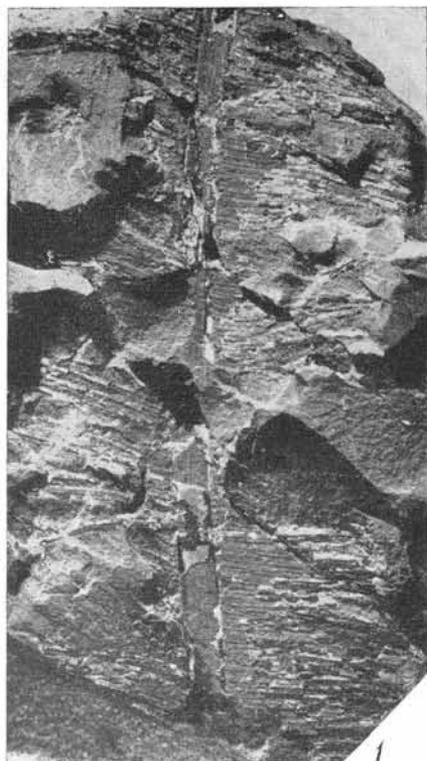


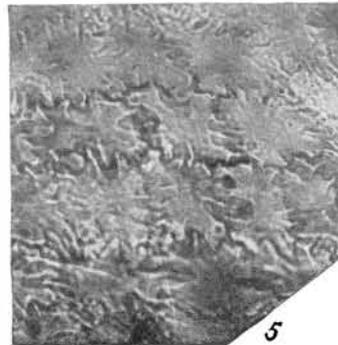
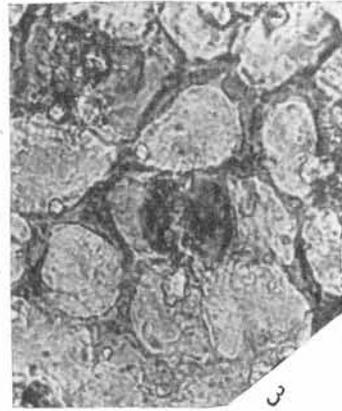
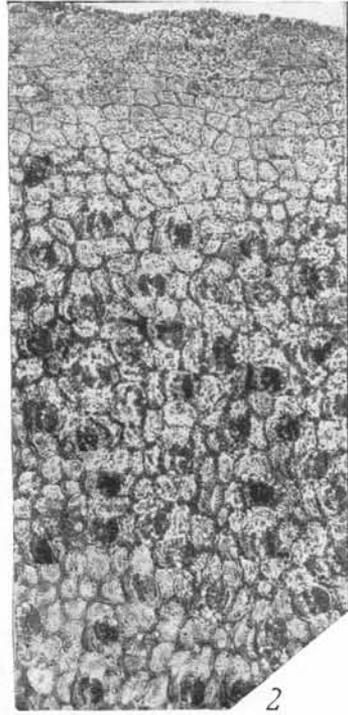


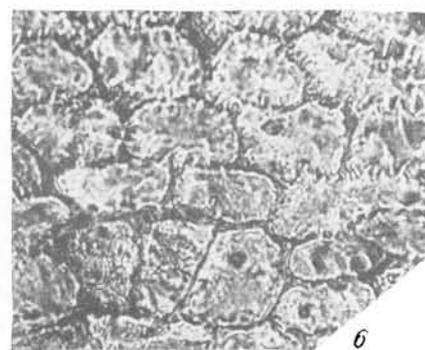
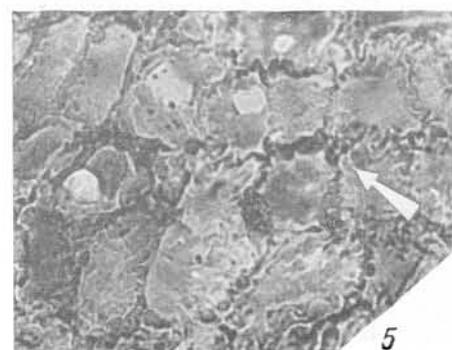
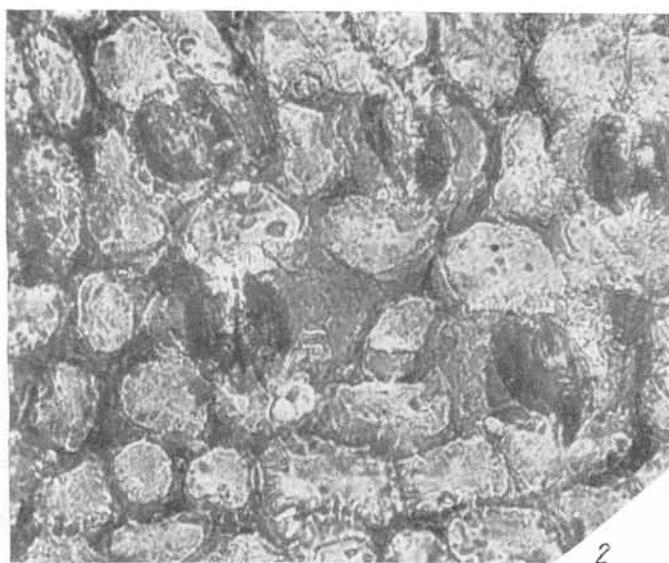


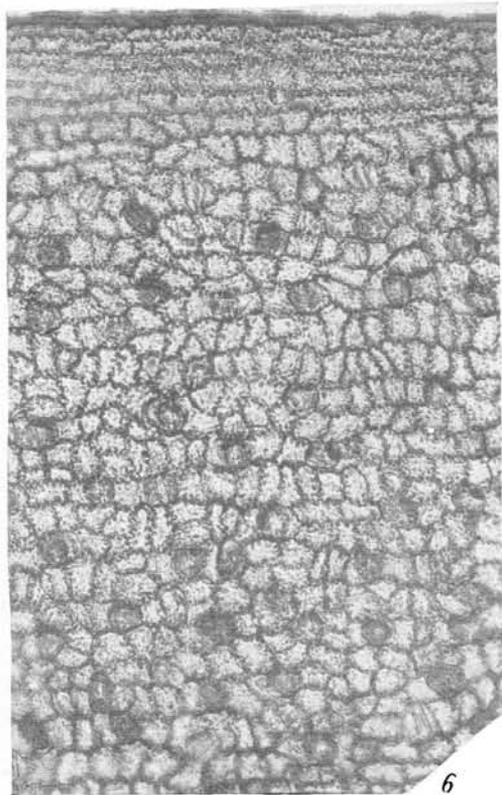
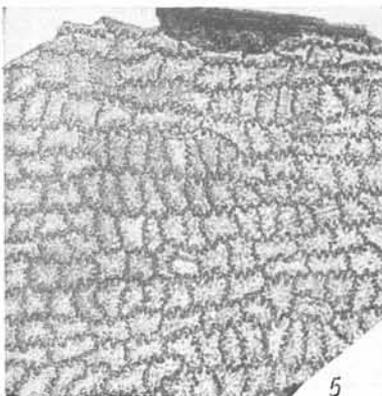
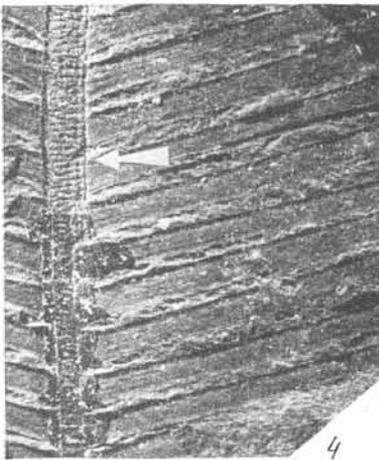
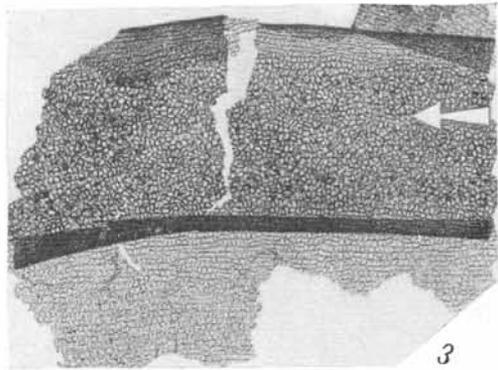
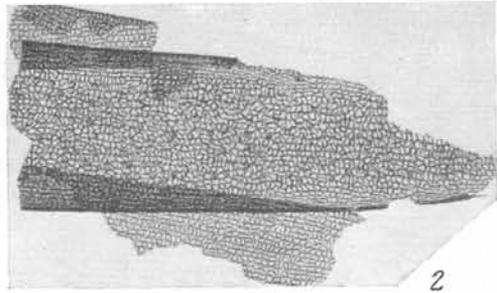


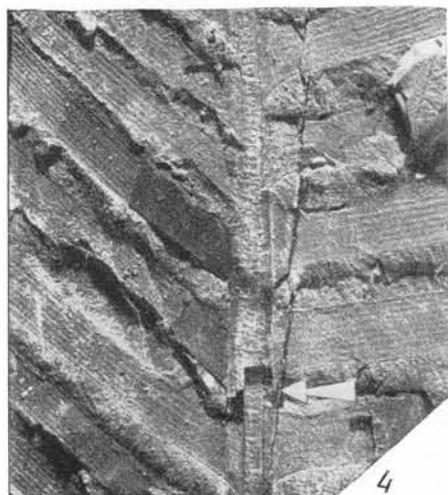
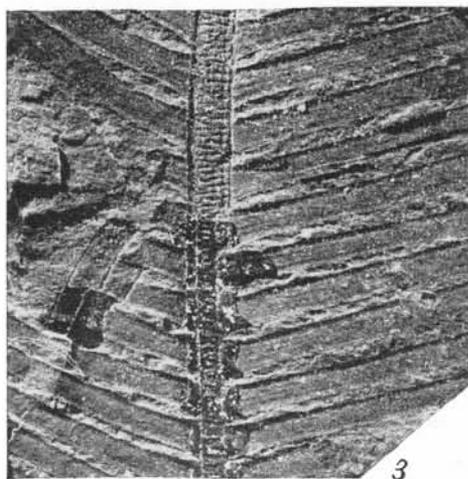
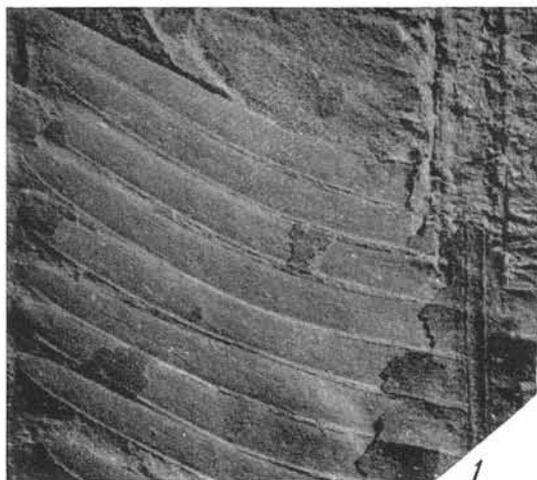


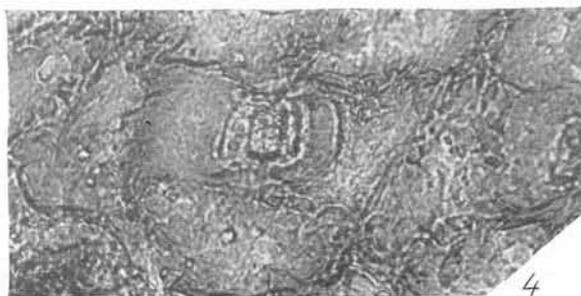
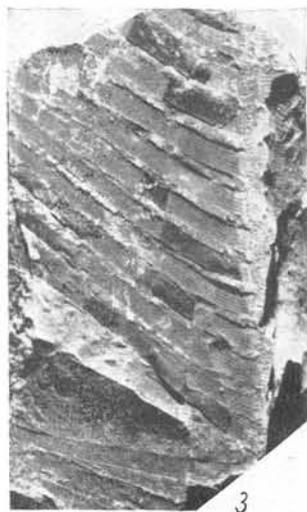
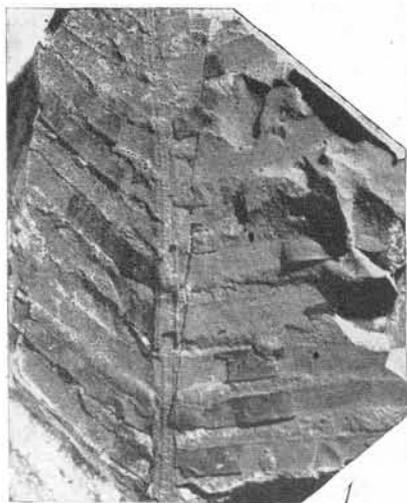


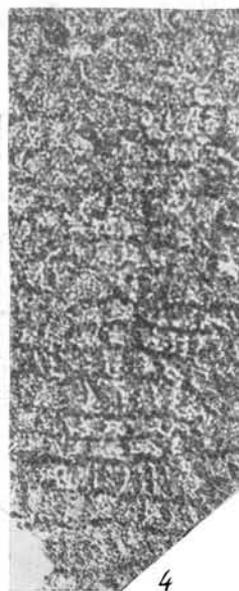
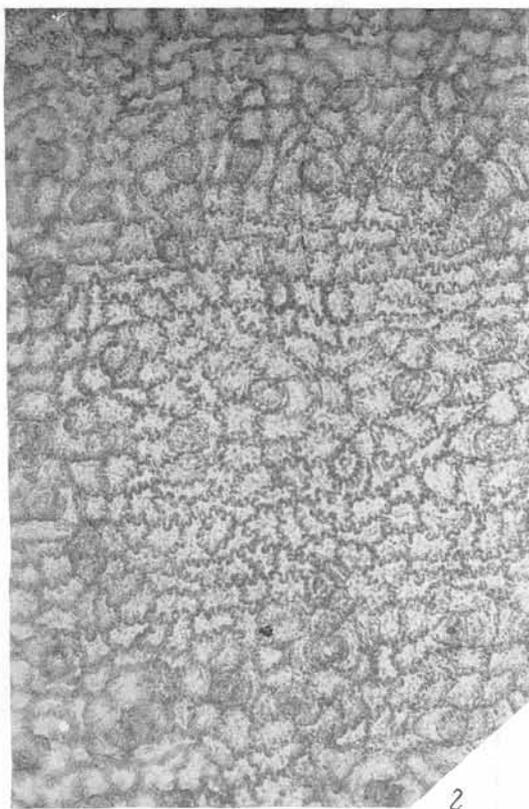
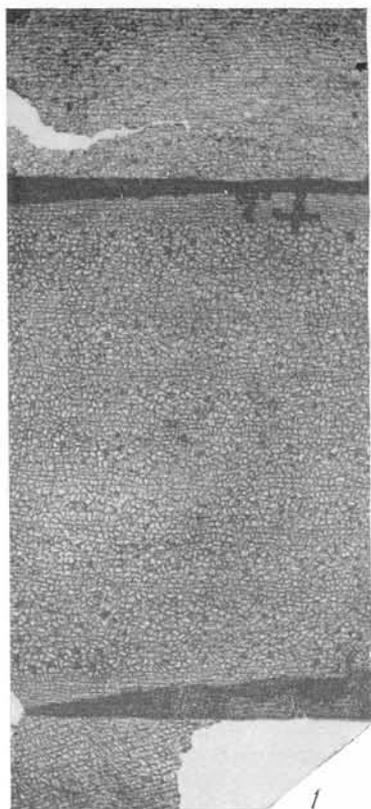


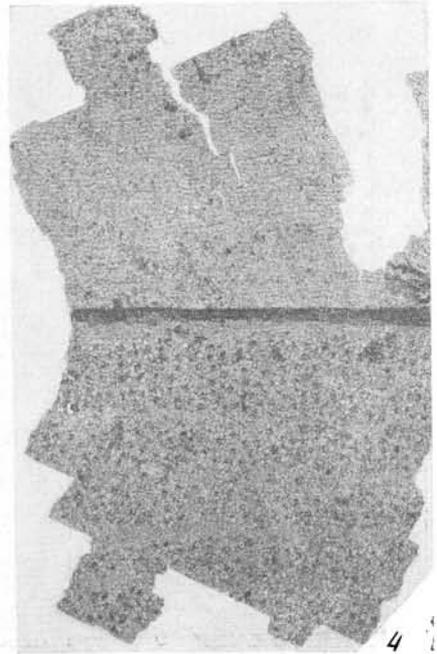
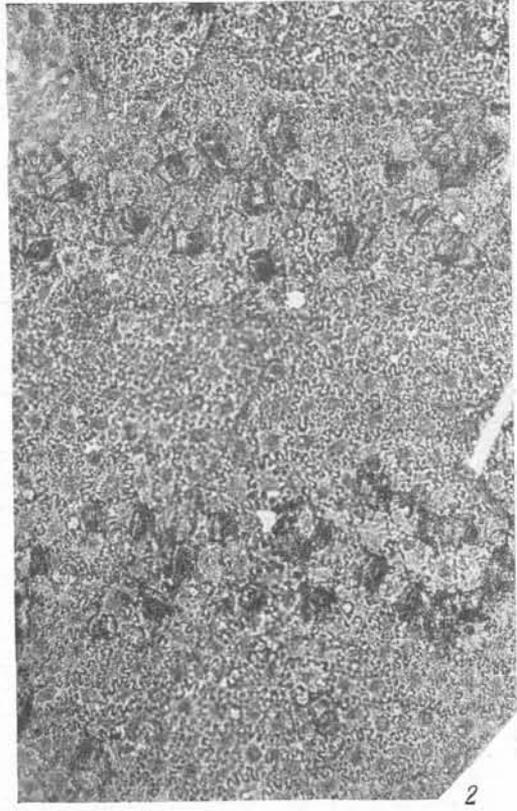


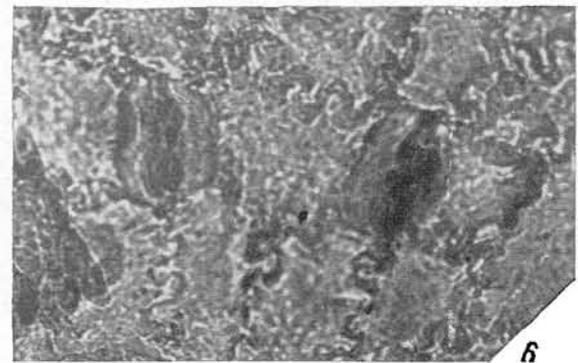
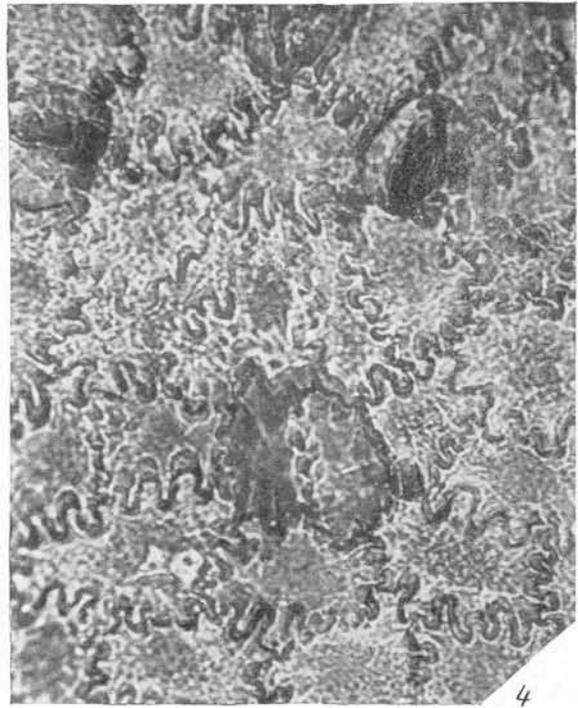
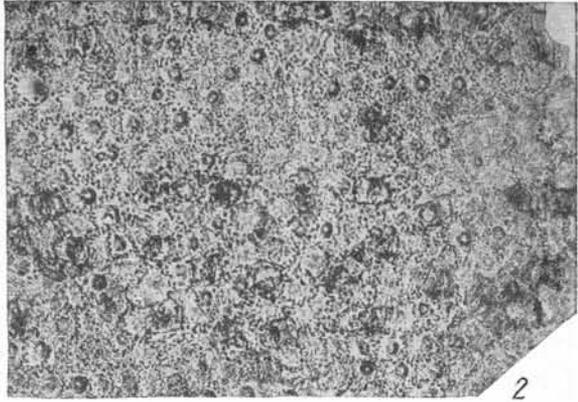


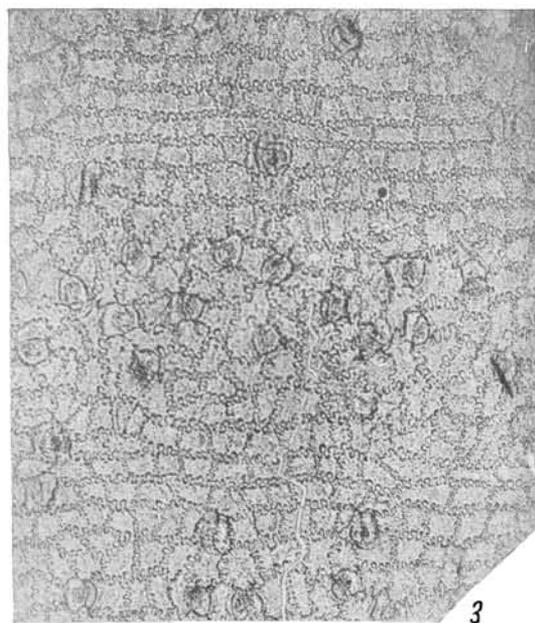
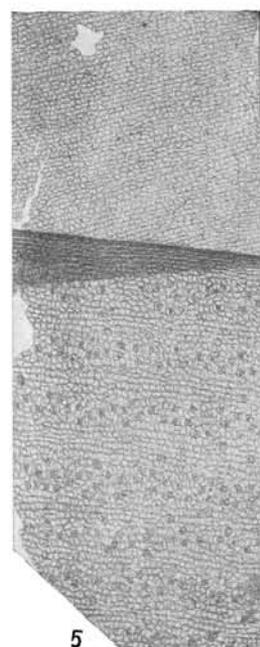
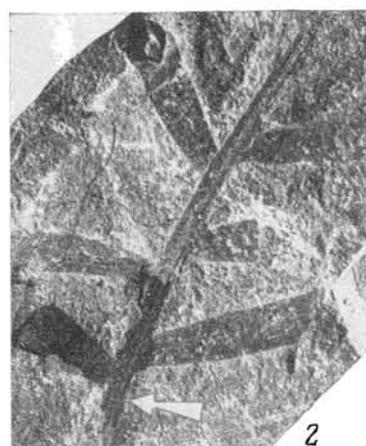


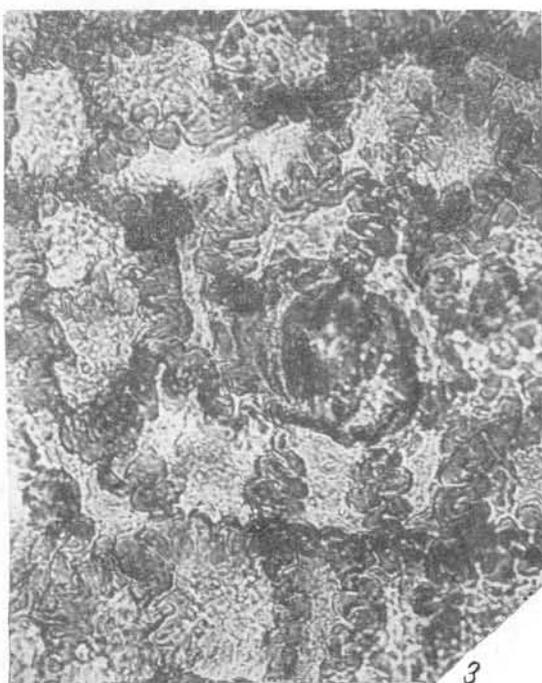
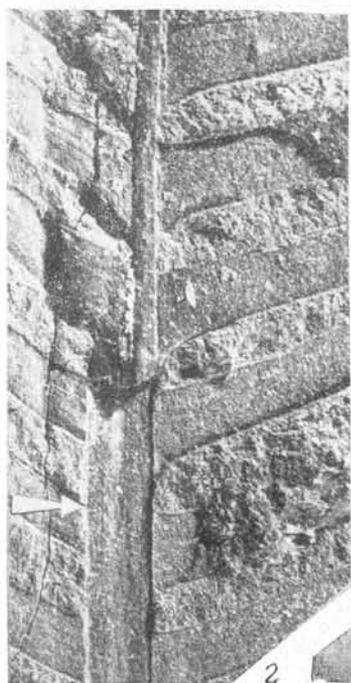


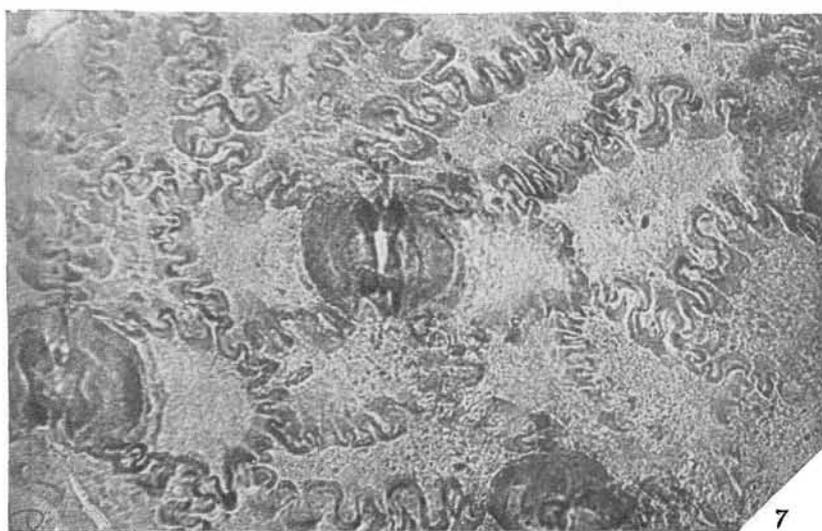
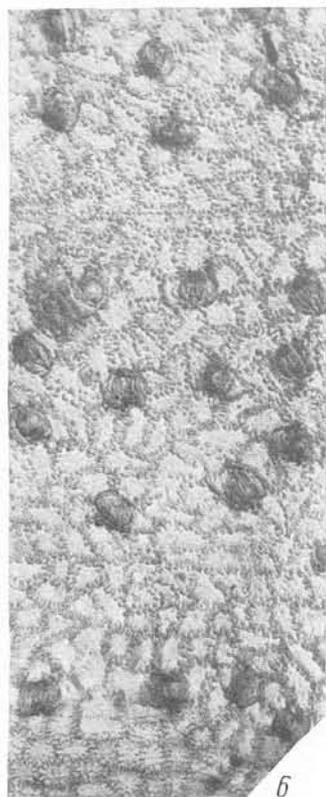
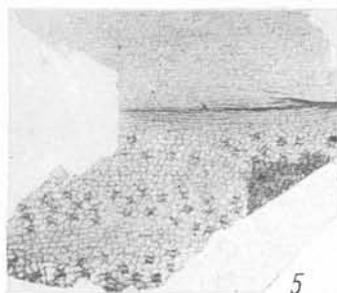
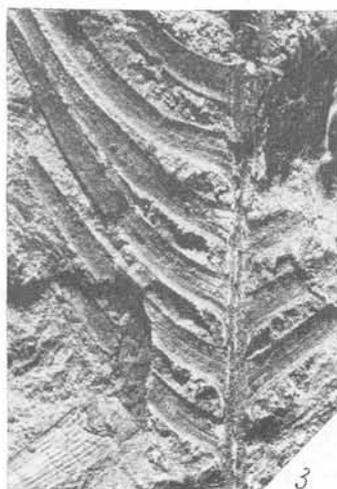
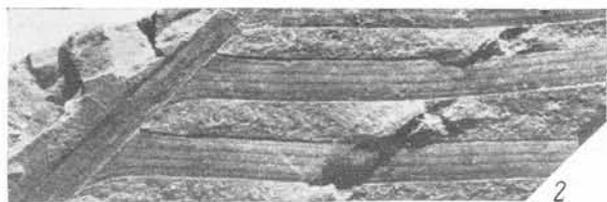


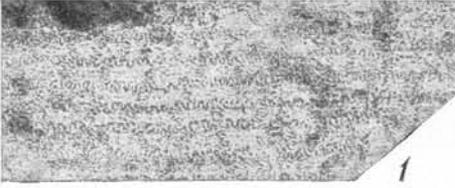




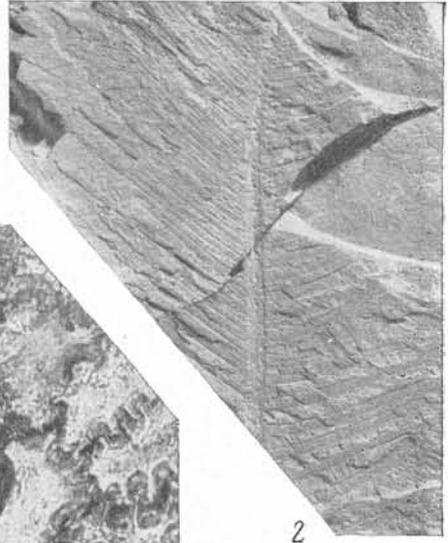








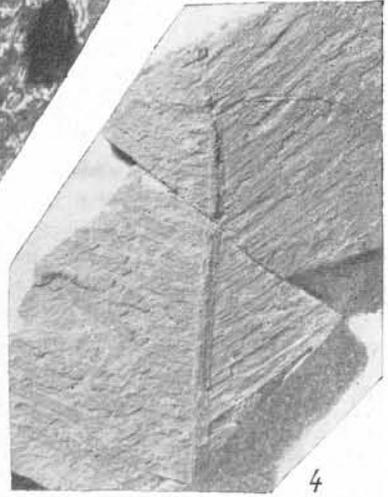
1



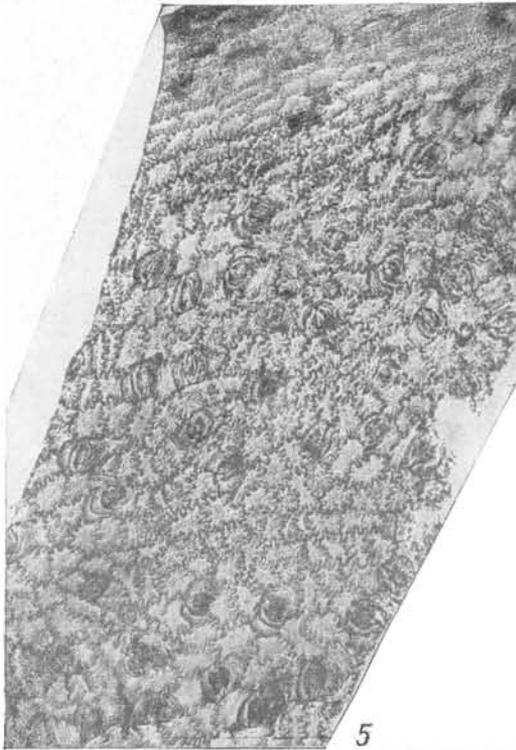
2



3



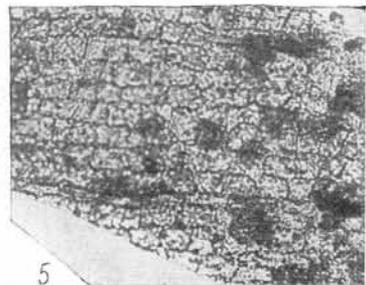
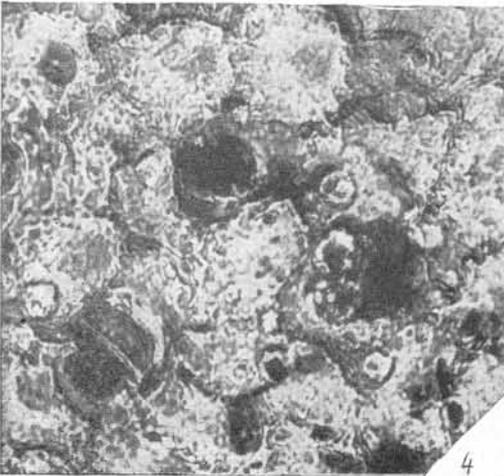
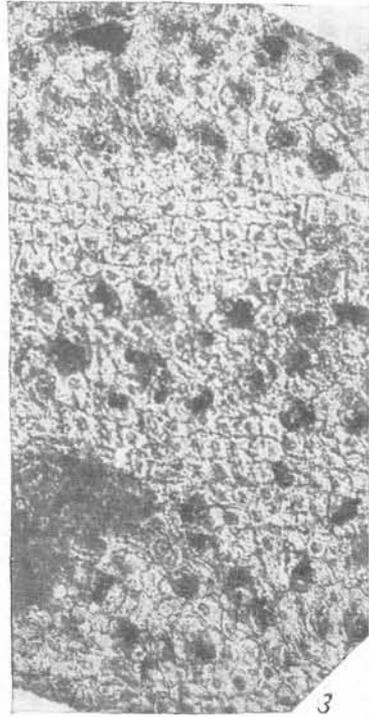
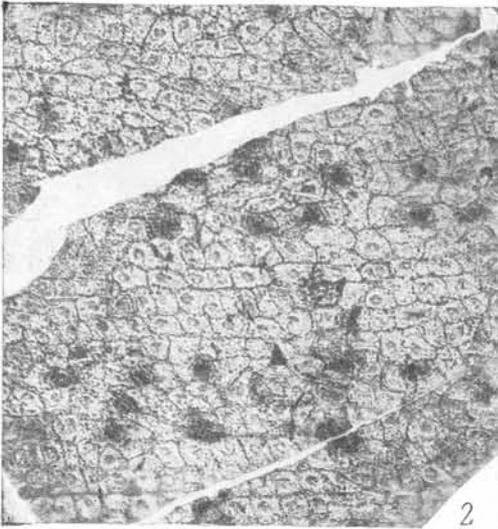
4

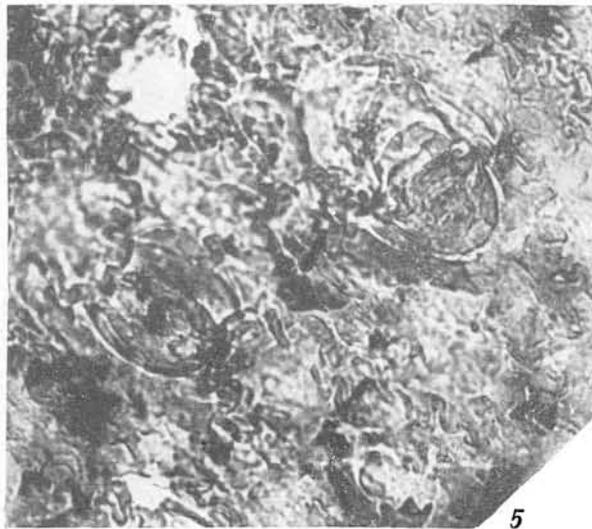
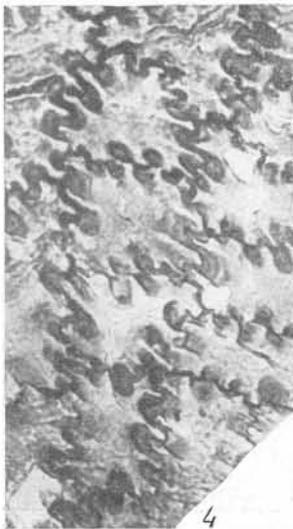
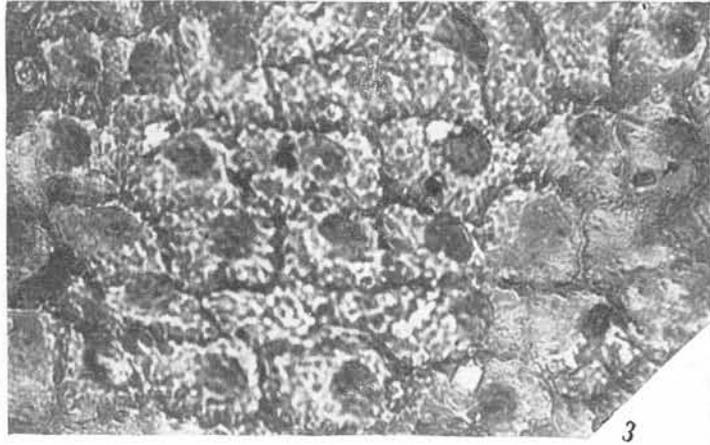
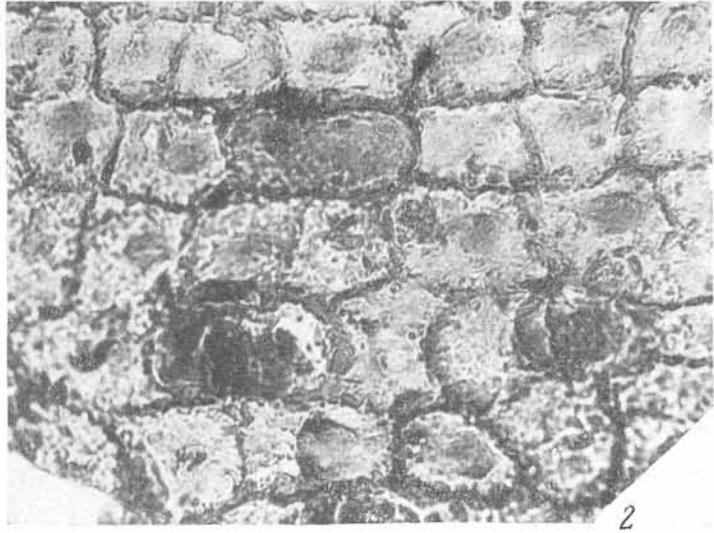
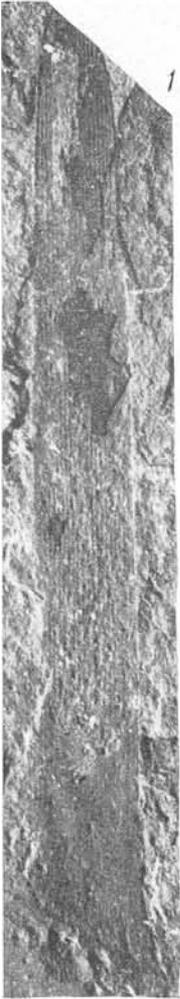


5



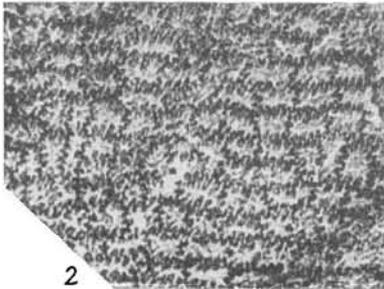
6



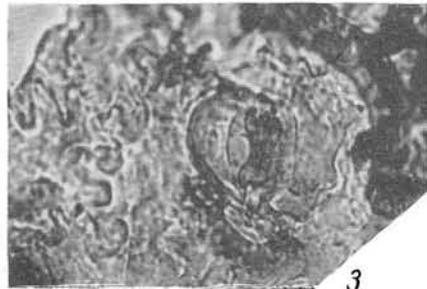




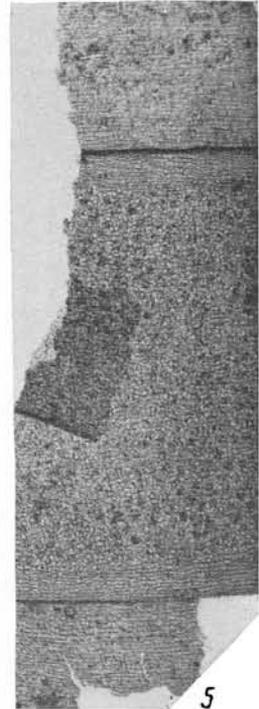
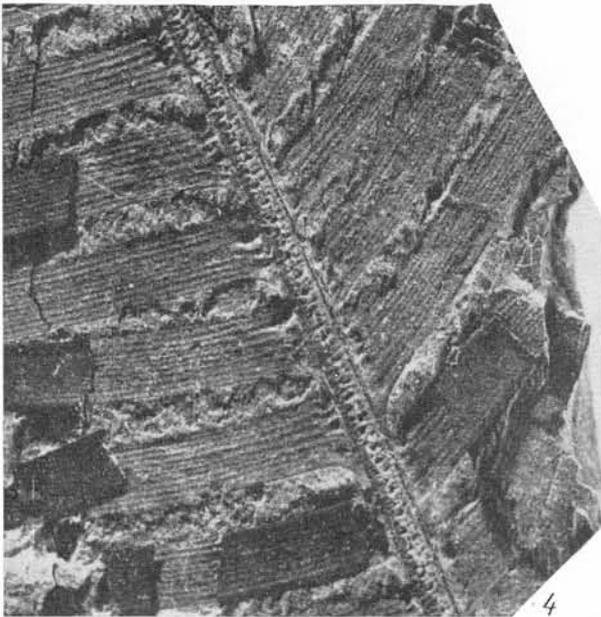
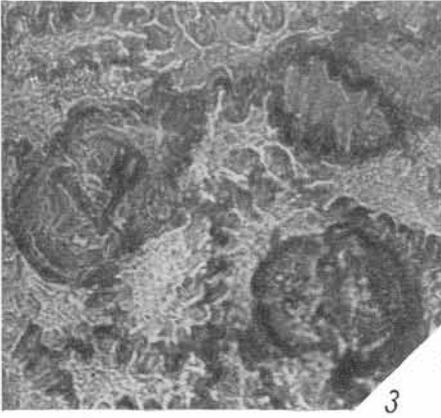
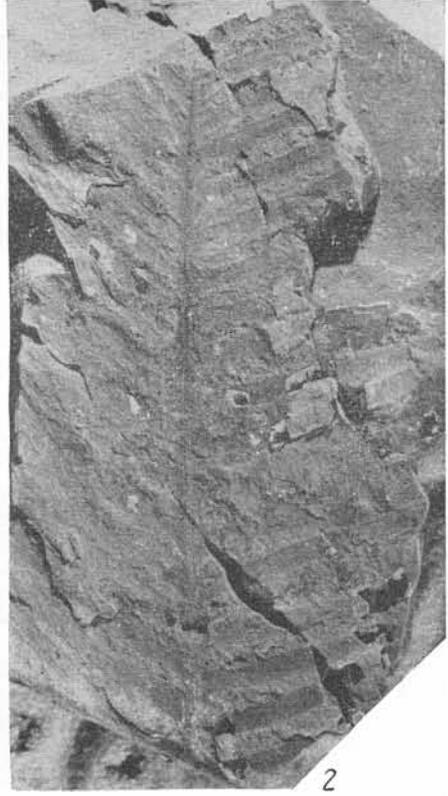
1

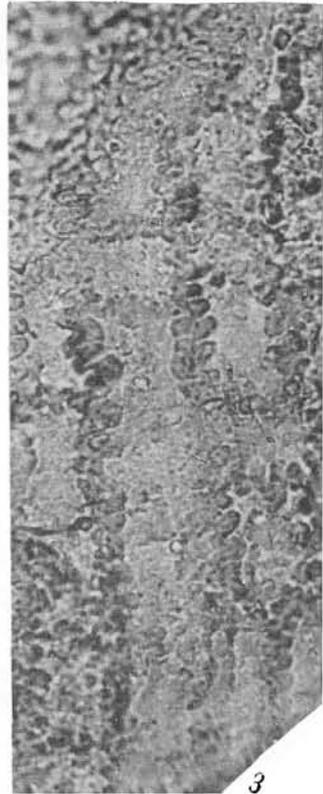
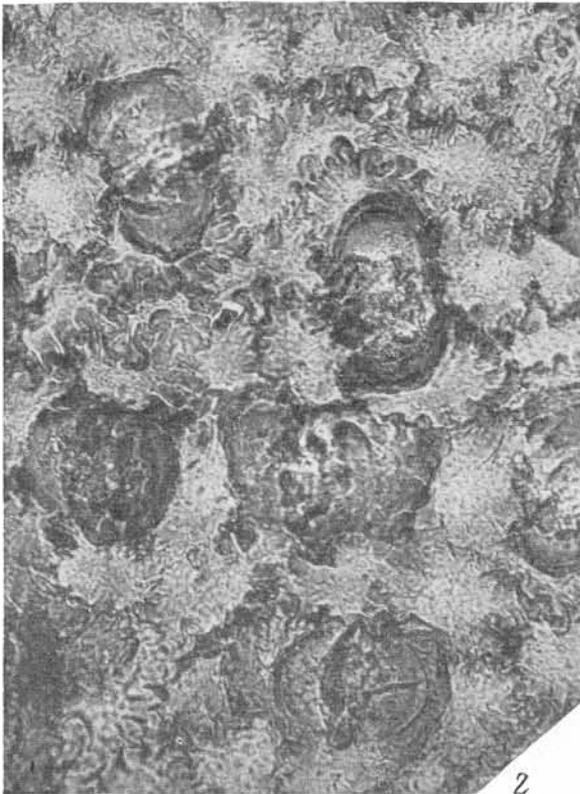
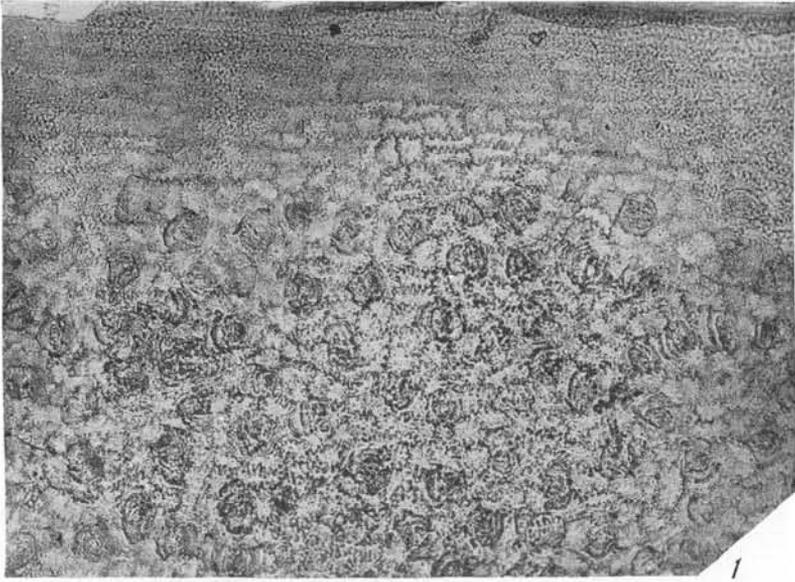


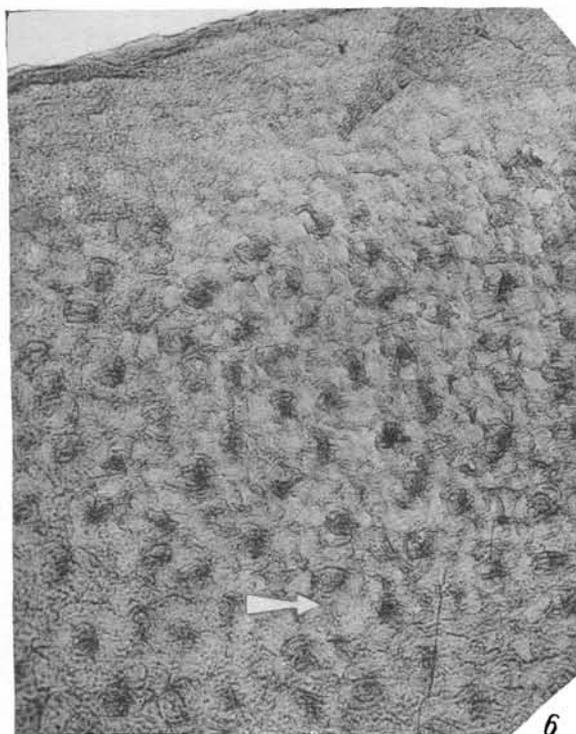
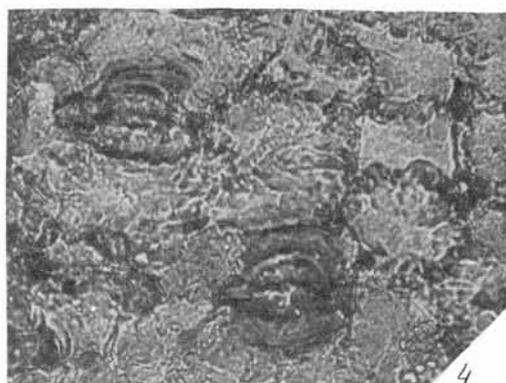
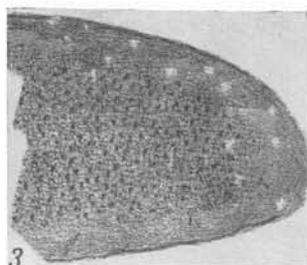
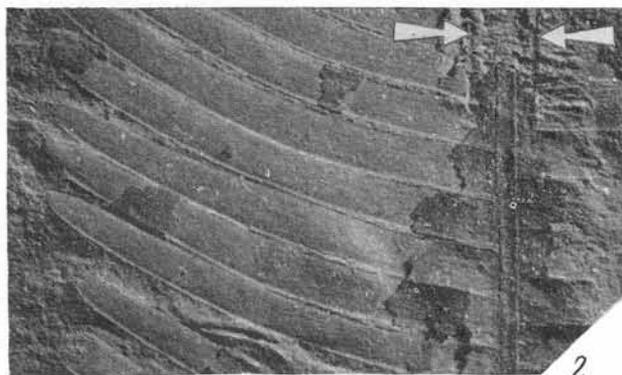
2

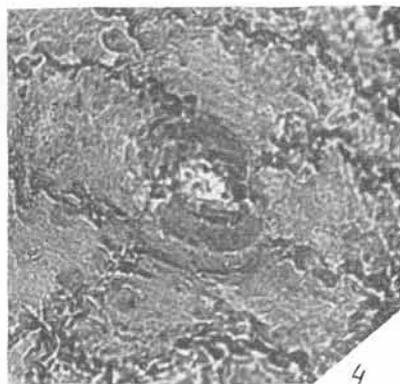
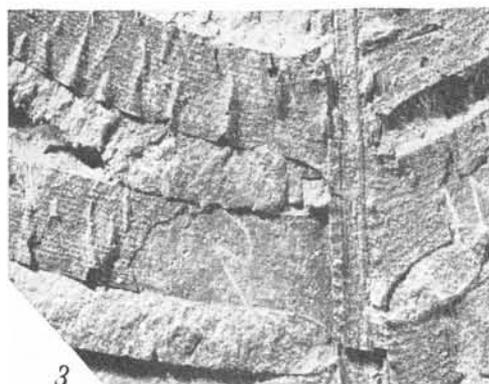


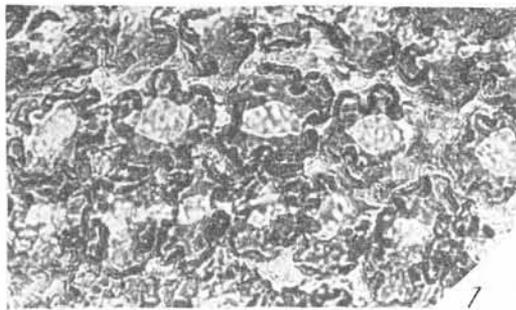
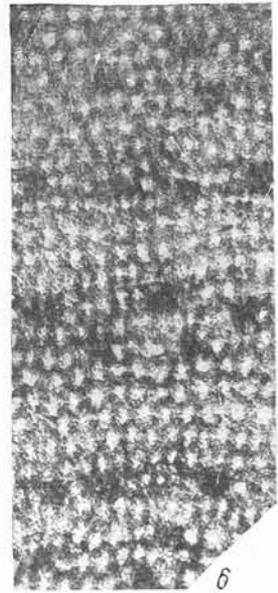
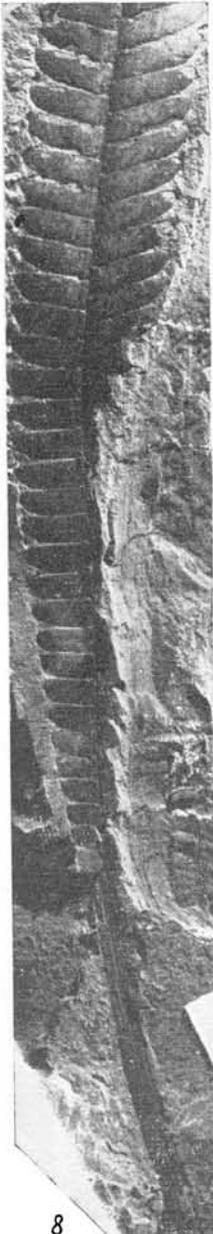
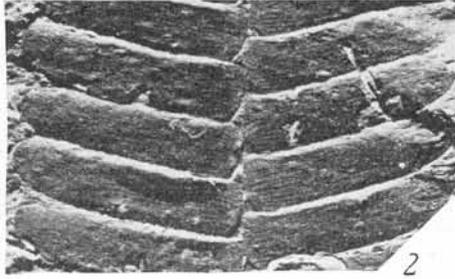
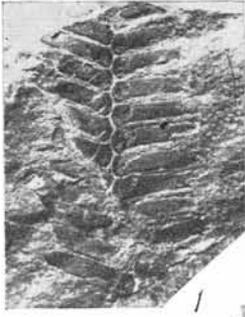
3











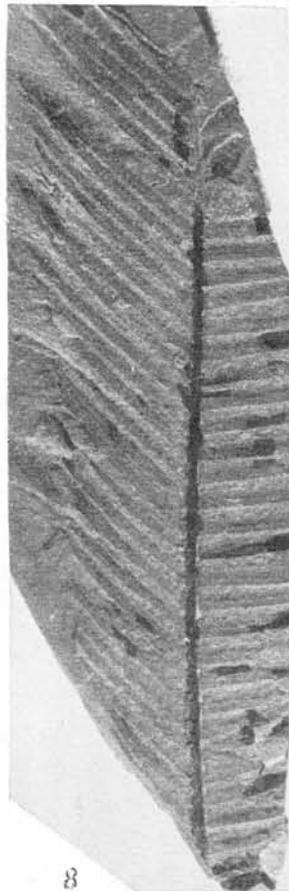
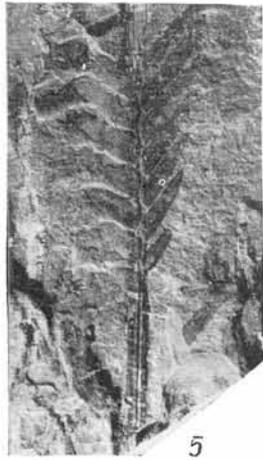
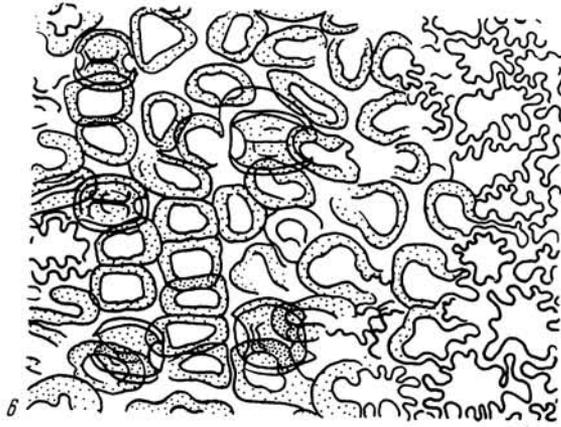
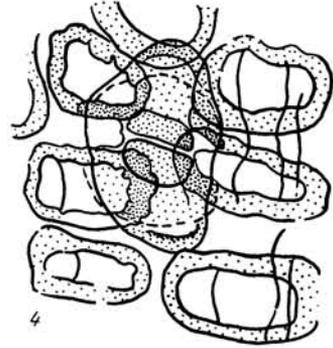
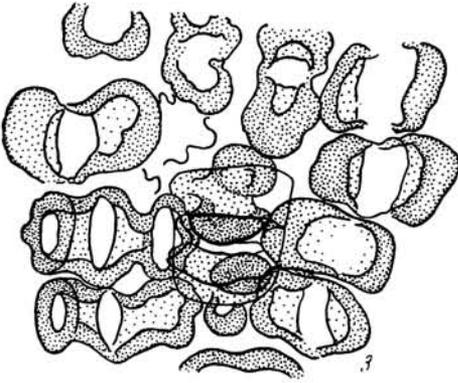
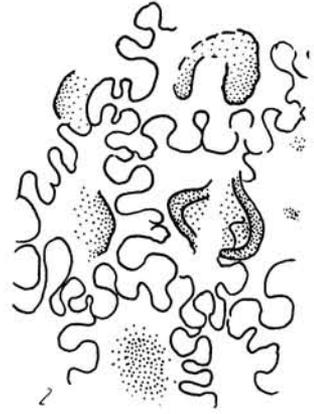
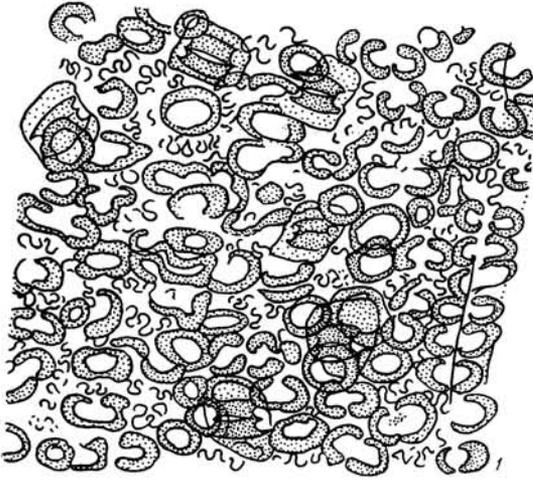
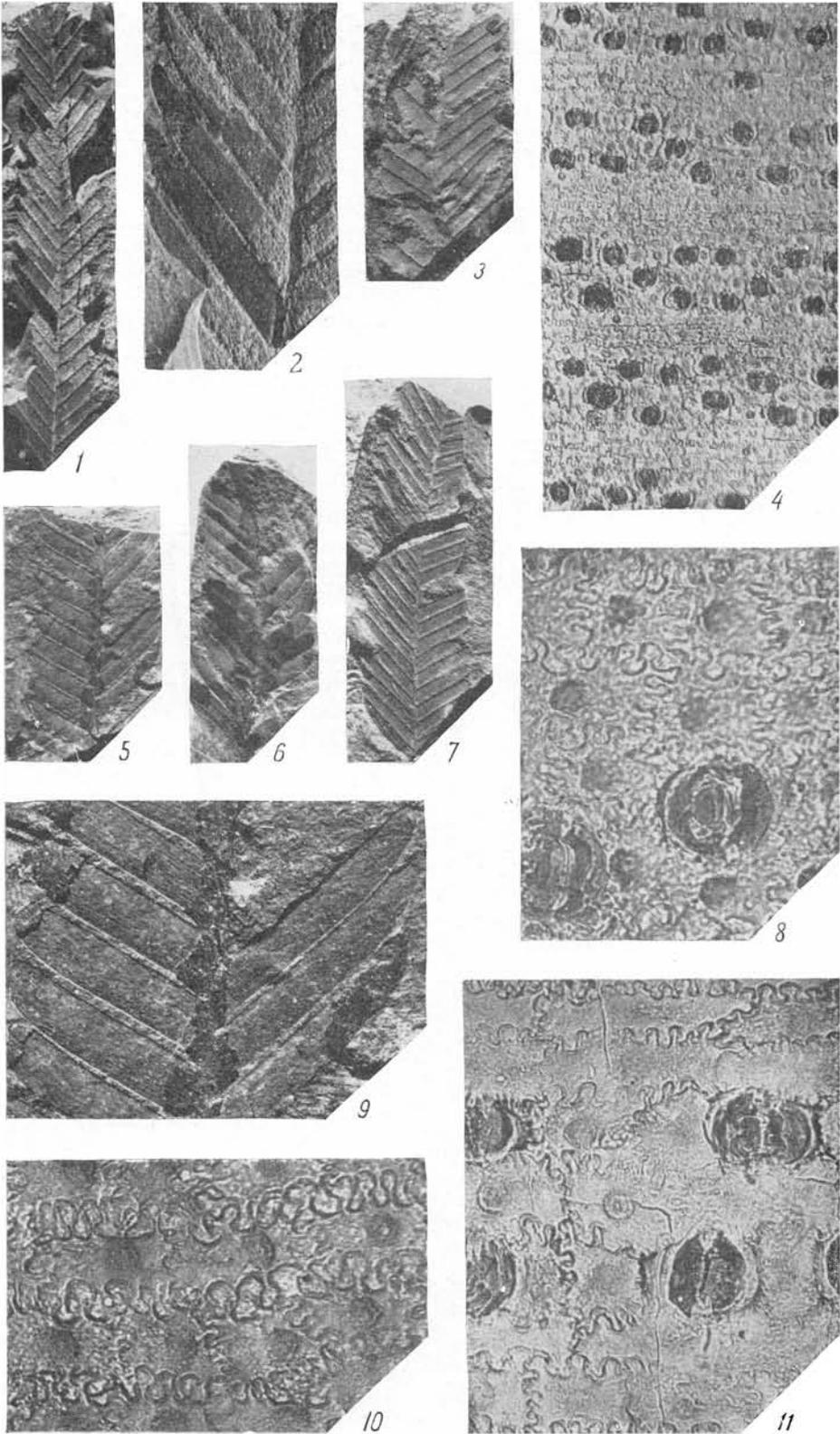
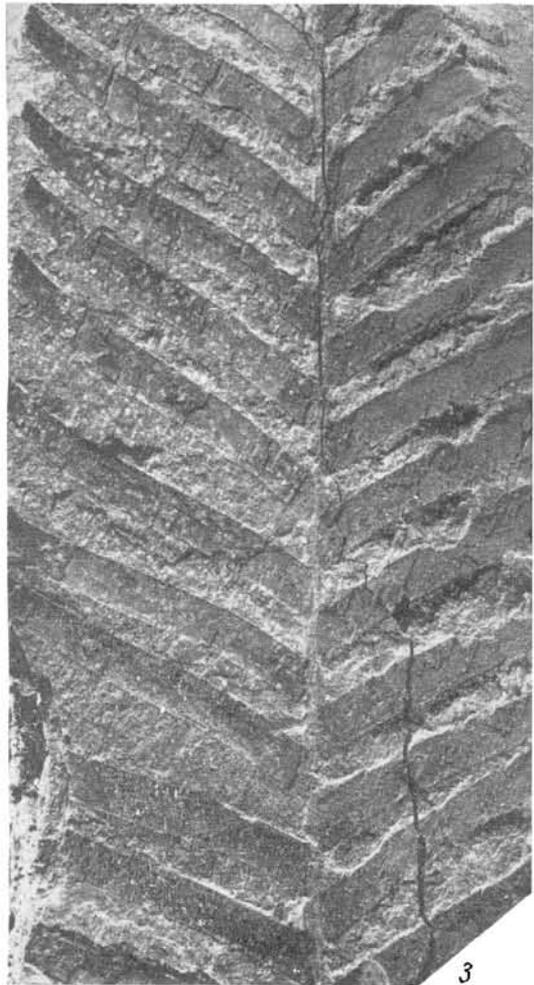
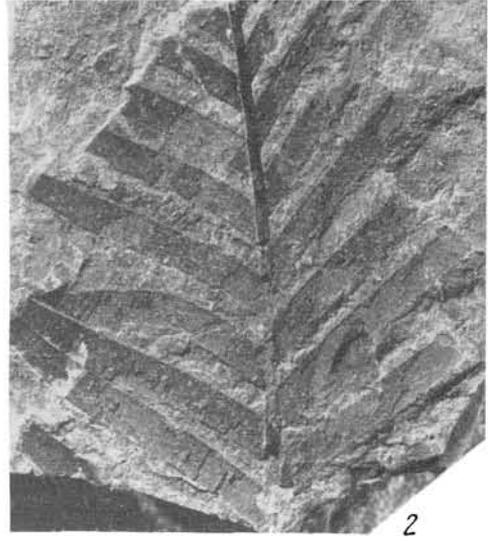
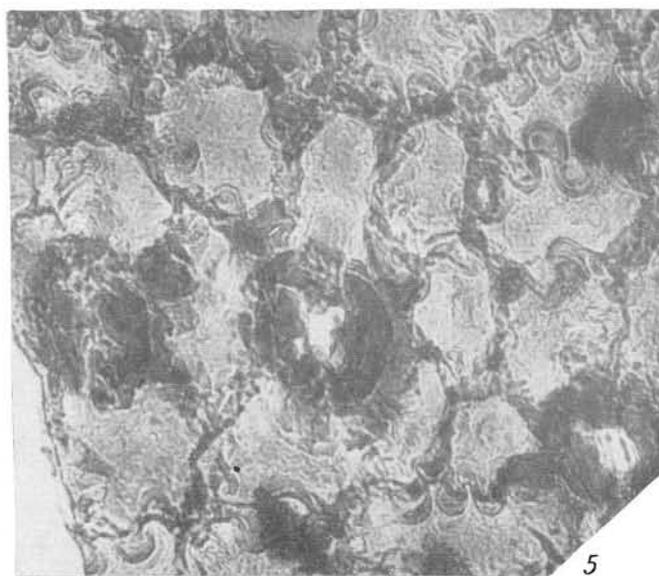
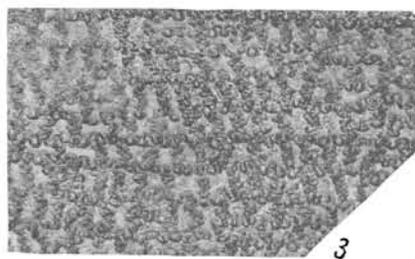
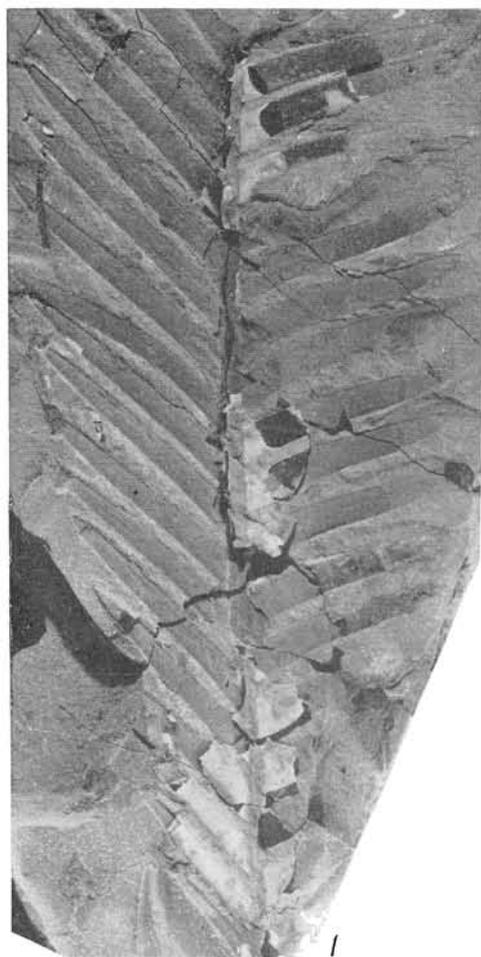


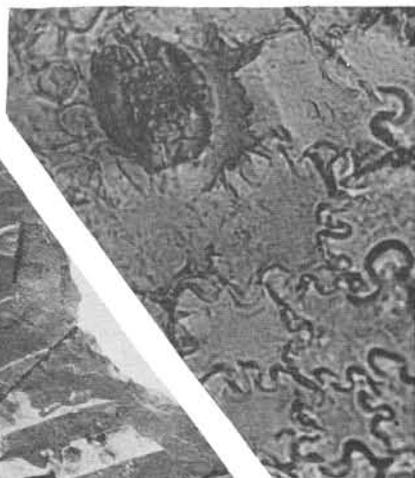
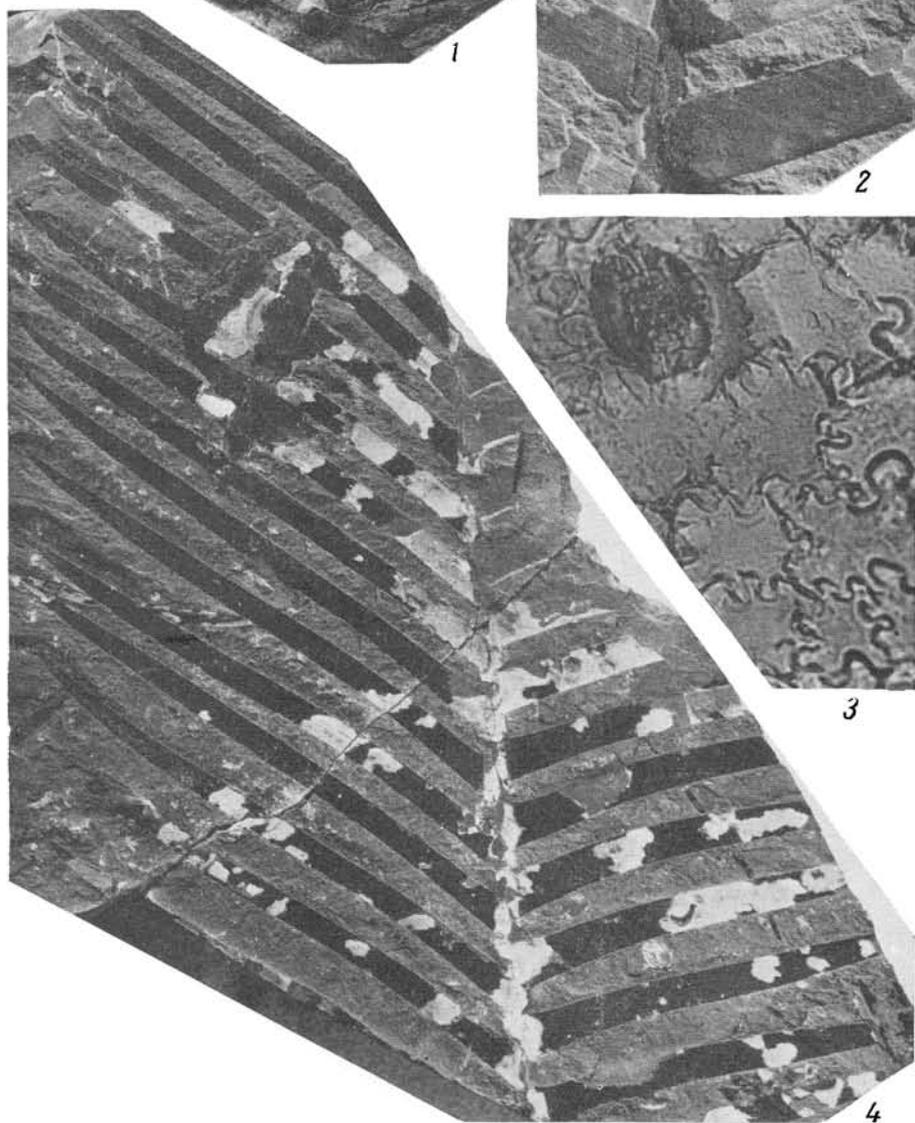
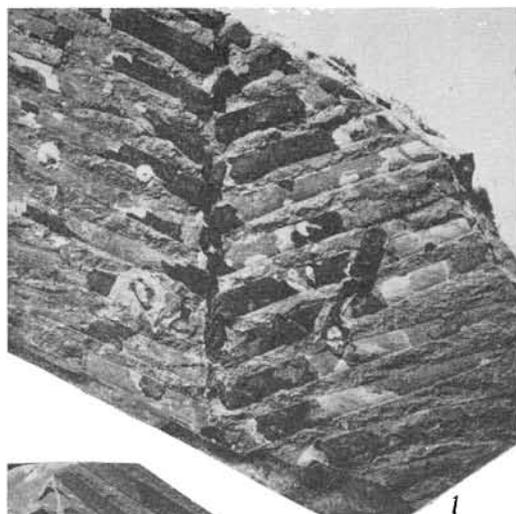
Таблица LXXII

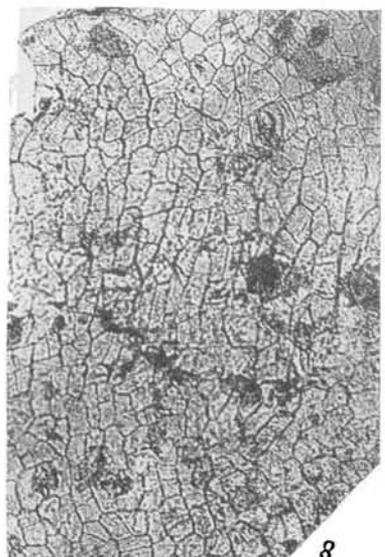
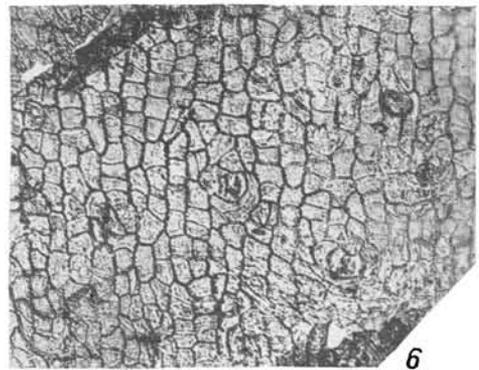
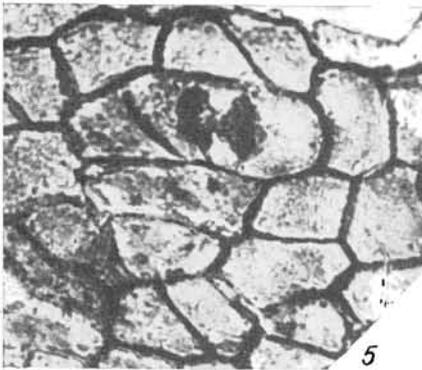
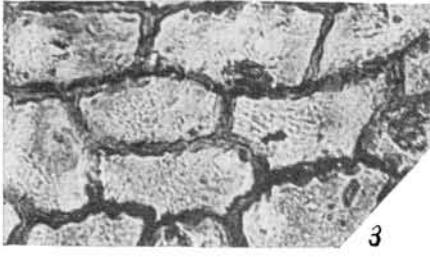
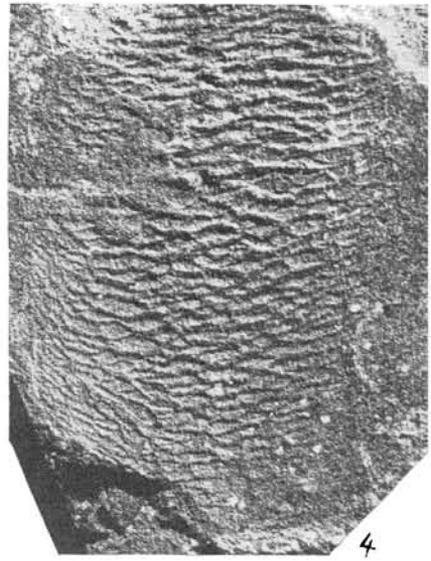
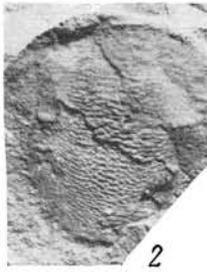


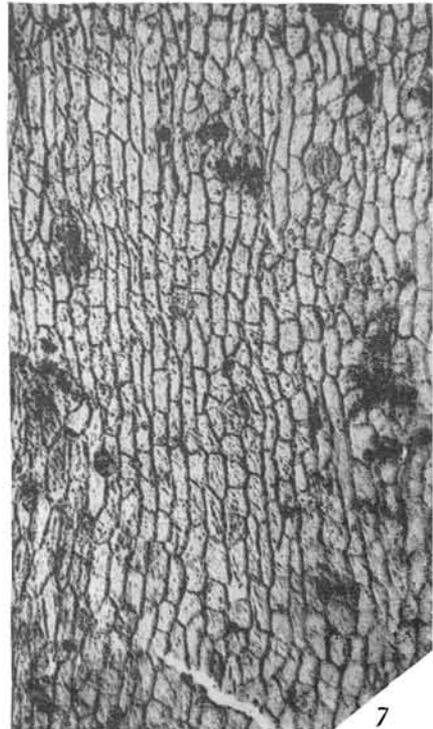
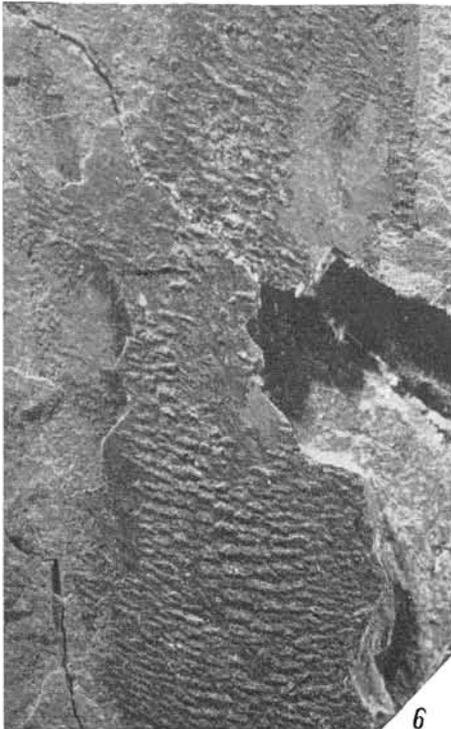
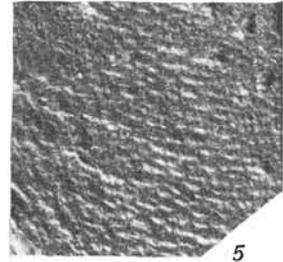


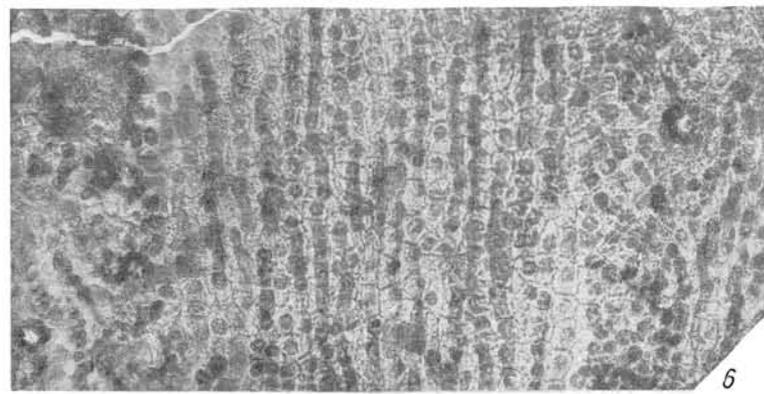
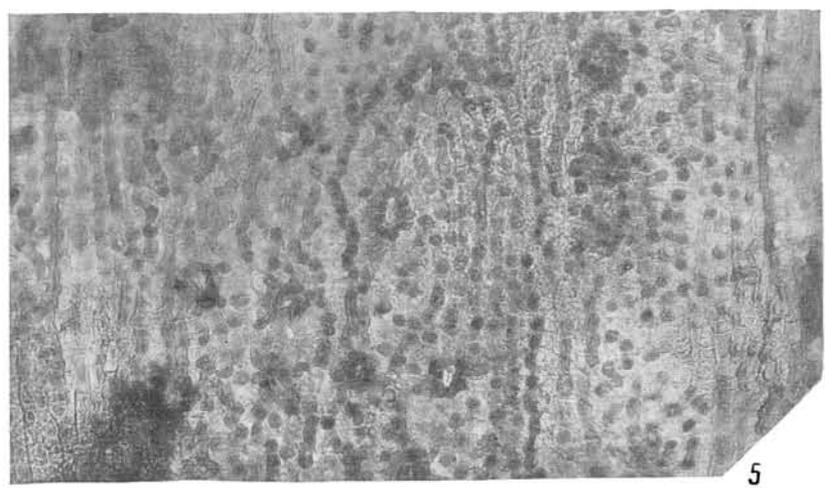


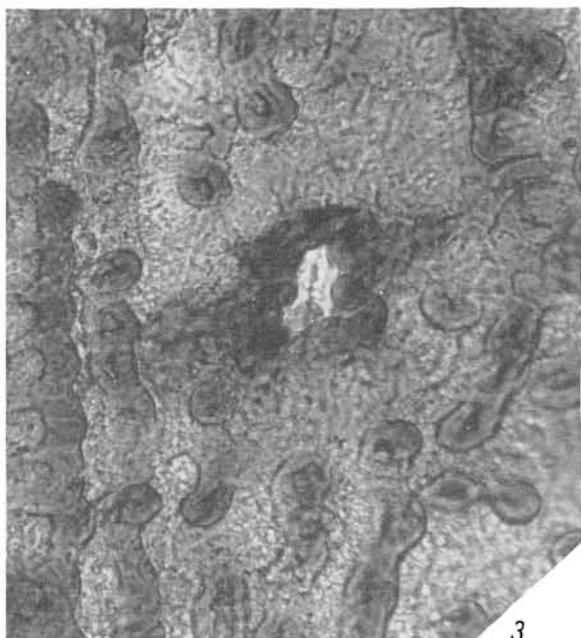
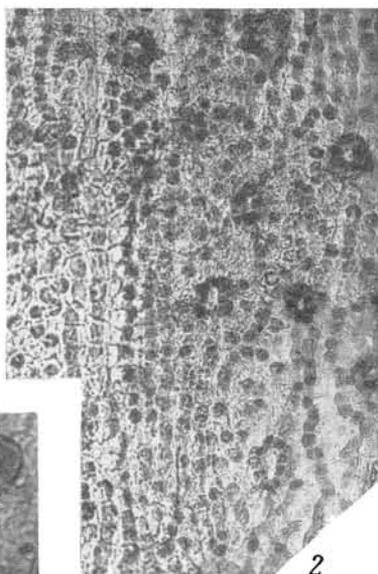
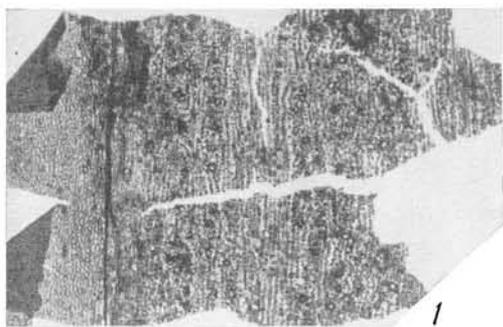


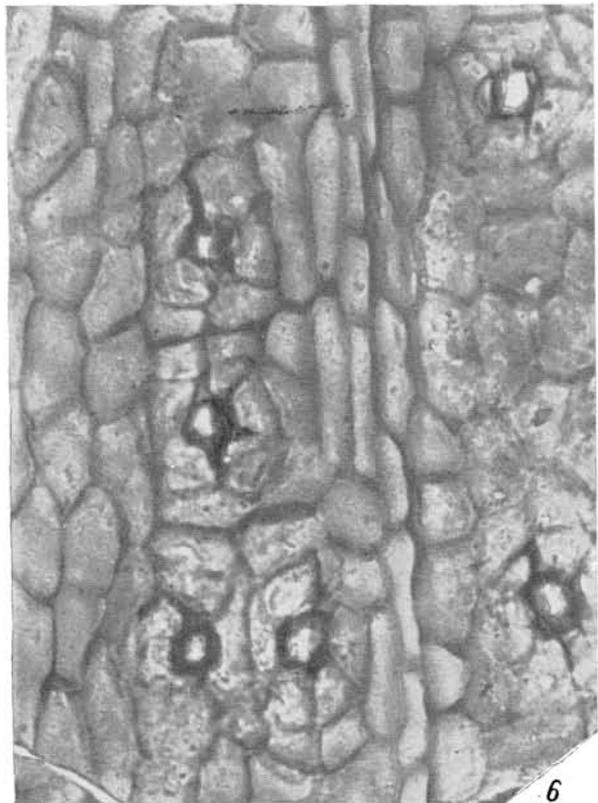
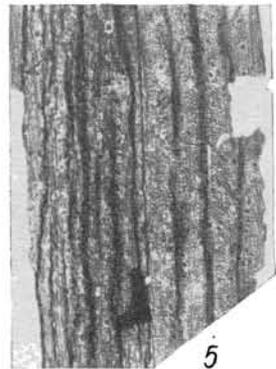
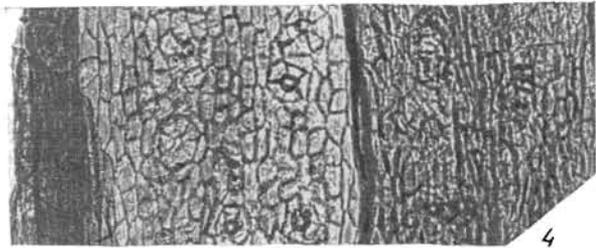
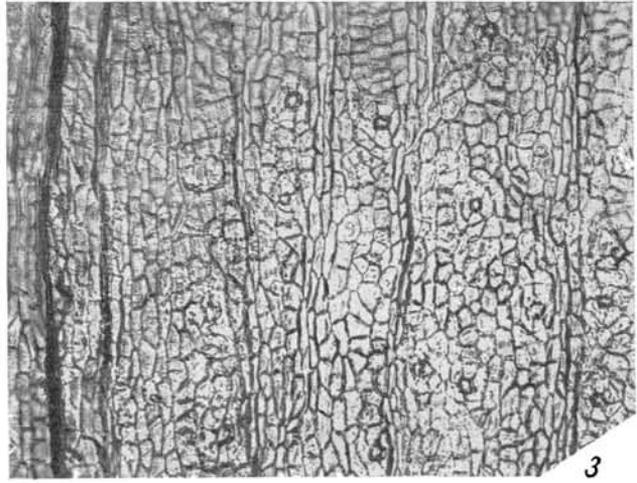
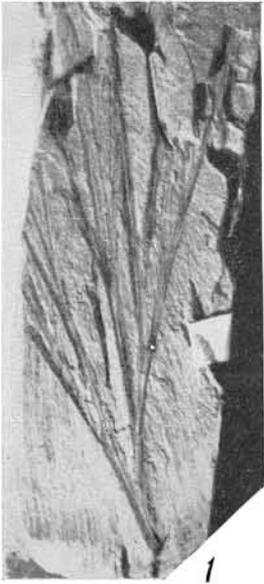












О Г Л А В Л Е Н И Е

Введение	5
Геологический очерк окрестностей селения Цеси и распределение растительных остатков по разрезу	7
Описание ископаемых растений	11
Filices. Папоротники	13
Caytoniales. Кейтониевые	15
Cycadofilicales. Семенные папоротники	19
Cycadales. Цикадовые	26
Bennettitales. Беннеттитовые	40
Ginkgoales. Гинкговые	71
Общая характеристика флоры келловейских отложений Грузии	74
Соотношение позднеюрской флоры Грузии со среднеюрскими флорами Кавказа	82
Келловейская флора Грузии и ее место среди одновозрастных флор Индо-Европейской палеофлористической области	90
Заключение	98
Литература	99
Объяснения к таблицам	103
Таблицы I—LXXXI	117

CONTENTS

Introduction	5
A geological description of the environs of Tsessi and the distribution of plant remains along the sequence	7
Description of the fossil plants	11
Filices	13
Caytoniales	15
Cycadofilicales	19
Cycadales	26
Bennettitales	40
Ginkgoales	71
General characteristic of the flora of the Callovian deposits of Georgia	74
Relation of the Late Jurassic flora of Georgia to the Middle Jurassic floras of the Caucasus	82
Callovian flora of Georgia and its place among contemporaneous floras of the Indo-European paleofloristic area	90
Conclusion	98
Bibliography	99
Explanation to the plates	104
Plates I—LXXXI	117

*Майя Прокофьевна Долуденко,
Циала Исаковна Сванидзе*
ПОЗДНЕЮРСКАЯ ФЛОРА ГРУЗИИ

*Утверждено к печати Геологическим институтом
Академии наук СССР*

Редактор *С. В. Мейен*
Редактор издательства *В. С. Ванин*
Технический редактор *Л. Н. Золотухина*

Сдано в набор 20/XI 1968 г. Подписано к печати
8/V 1969 г. Формат 70×108¹/₁₆. Бумага № 1.
Усл. печ. л. 7,5. Уч.-изд. л. 16,8.
Тираж 800. Т07901. Тип. зак. 1504.
Цена 1 р. 68 к.

Издательство «Наука»
Москва, К-62. Подсосенский пер., 21
2-я типография издательства «Наука»
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ИСПРАВЛЕНИЕ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
8	13 св.	тоар-аален и титон;	тоар-аален;

М. П. Долуденко, Ц. И. Сванидзе, Труды ГИН, вып. 178.