
УДК (561.394:575.16):551.735](477.6)

ОНТОГЕНЕТИЧНІ ЗМІНИ ДЕЯКИХ ПІЗНЬОКАМ'ЯНОВУГІЛЬНИХ ПАПОРТЕЙ ТА ПТЕРИДОСПЕРМІВ ДОНЕЦЬКОГО БАСЕЙНУ

ONTOGENETIC CHANGES OF SOME LATE CARBONIFEROUS FERNS AND PTERIDOSPERMS OF THE DONETS BASIN

Н.І. Бояріна, Г.Г. Коваленко
Nataliia.I. Boyarina, Hanna H. Kovalenko

Институт геологических наук НАН Украины, 55-б, ул. О. Гончара, Киев, Украина, 01601 (nboyarina@ukr.net)

На основі аналізу морфологічної мінливості пер і пір'їнок встановлена онтогенетична мінливість деяких видів папоротей і птеридоспермів із касимовських і гжельських відкладів Донецького басейну. В процесі розвитку перистої вайї папоротей і птеридоспермів спостерігається збільшення товщини осі і ступеня сегментації листової пластинки пер останнього порядку, що супроводжується зменшенням щільності розташування пір'їнок на осі, тобто зміною пір'їнок від зрощених і дотичних до віддалених, а також збільшенням розміру і зміною форми бічних країв пір'їнок. Онтогенетична мінливість у деяких папоротей проявляється також у збільшенні кількості дихотомії бічних жилок пір'їнок, а у птеридоспермів з каліптеридним листям – у збільшенні сегментації листової пластинки пір'їнок.

Ключові слова: папороті, птеридосперми, онтогенетичні зміни листя, пізній карбон, Донецький басейн.

Ontogenetic changes of some ferns and pteridosperms from the Kasimovian and the Gzhelian of the Donets Basin have been identified on the basis of an analysis of the pinnules and pinnae morphological changes. An increase of the axis thickness and degree of segmentation of the leaf plate of the last order pinnae are identified in the process of development of the pinnate frond of ferns and pteridosperms, that are accompanied by a reducing of compaction in location of pinnules on an axis, e.g. a change of pinnules from adnate and touching to distant, and also by an increase of the pinnules size and a change of a form of the pinnules lateral margins. Ontogenetic changes of some ferns are also approved in an increasing of dichotomy amount of the pinnules lateral veins. Ontogenetic changes of the pteridosperms with callipterid foliage are also approved in an increasing of segmentation of the pinnules leaf plate.

Key words: ferns, pteridosperms, foliage ontogenetic changes, Late Carboniferous, Donets Basin.

ВСТУП

Більшість пізньокам'яновугільних видів папоротей і птеридоспермів (насінних папоротей) відносяться до формальних родів, які встановлені по фрагментах вегетативного листя. Їх видова належність визначається набором морфологічних ознак. Найважливішими є ознаки сегментів останнього порядку перистої вайї, які називають пір'їнками. Серед морфологічних ознак є діагностичні ознаки, котрі не зазнають мінливості впродовж росту рослини і належать до таксономічно визначальних ознак, а також є ознаки з деяким діапазоном змін. До останніх і належать онтогенетичні зміни вегетативного листя. Встановлення онтогенетичної мінливості листя дає змогу звести до мінімуму таксономічні помилки та деякою мірою наблизити класифікацію цих груп рослин до природної, яка відображає рослину в сукупності всієї морфологічної різноманітності на різновікових стадіях розвитку.

Стаття присвячена аналізу морфологічних

ознак деяких видів папоротей і птеридоспермів, виявлених у відкладах касимовського і гжельського віків Донецького басейну, які свідчать про онтогенетичну мінливість рослин і розширюють морфологічну характеристику таксонів.

МАТЕРІАЛ

Матеріалом цієї статті є колекція рослинних решток, які були зібрані в минулі роки у відслоненнях, ярах і кар'єрах в межах Луганської і Донецької областей та зберігаються в Інституті геологічних наук НАН України. Залишки папоротей в касимовських відкладах зібрані О.К. Щоголевім, а у верхньогжельських відкладах – Н.І. Бояріною і Г.Г. Коваленко. Залишки птеридоспермів із гжельських відкладів зібрані Н.І. Бояріною. Найбільш численні залишки рослинних решток виявлені в аргілітах озерного генезису в інтервалі між вапняками O_4 і O_6 біля с.м.т. Калинове Луганської області, а також в аргілітах і алевролітах озерно-заплав-

ного генезису в інтервалі між вапняками Р₃ і Р₄ біля с. Троїцьке та в інтервалі між вапняками Р₅⁰ і Р₆ поблизу с.м.т. Луганське Луганської області.

ОНТОГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ ПАПОРОТЕЙ

Основними морфологічними ознаками, що визначають видову належність вегетативного листя папоротей, є форма і розміри пір'інок та особливості жилкування. Проте деякі екземпляри, що відносяться до одного виду, демонструють певні морфологічні зміни пер останнього порядку і пір'інок (рис. 1). Аналіз цих змін свідчить про те, що ця морфологічна мінливість обумовлена онтогенетичними змінами в розвитку вайї.

Види	Вісь останнього порядку (мм)	Пір'інки					Стадії онтогенетичного розвитку пір'інок
		Довжина (мм)	Ширина (мм)	Бічні краї	Жилкування	Розташування на осі	
<i>Pecopteris bredovi</i>	0,8	2-3	1,5	Цк	Д1	Зр	
	1-1,2	4-6	2-3	Хв	Д1	Вд	
<i>Pecopteris daubreei</i>	0,8-1	2	1-1,5	Цк	П, Д1	Зр	
	1-1,2	2-4	1,5-2	Цк	Д1	Дт	
	1-1,2	5-6	2-2,5	Ло	Д2	Вд	
<i>Pecopteris cyathea</i>	0,3	3-4	1,2-1,5	Цк	П	Дт	
	0,5	4-5	1,5-2			П, Д1	
	0,5-0,8	5-6	2	Д1	Вд		
	0,8-1	5-8	1,5-2,5	Цк	Д1	Вд	

Умовні позначення:

Розташування на осі: Зр - зроснені, Дт - дотичні, Вд - віддалені; Жилкування: П - просте, Д1 - одна дихотомія бічних жилок, Д2 - дві дихотомії бічних жилок; Бічні краї і сегментація листової пластинки: Цк - цільнокрайні, Хв - хвилясті, Ло - лопатеві

Рис. 1. Онтогенетична мінливість папоротей

Fig. 1. Ontogenetic changes of ferns

***Pecopteris bredovi* Germar**

Діагностичними ознаками папоротей цього виду є пір'інки зворотнояцевидної форми, довжиною 2-3 мм і шириною 1,5 мм, з тонкою, переважно злегка звивистою середньою жилкою та дихотомією бічних жилок один чи два рази.

В Донецькому басейні залишки папоротей *Pecopteris bredovi* виявлені майже в 20 покладах рослинних решток в озерних і озерно-заплавних відкладах касимовського і гжельського віку. Залишки представлені переважно

фрагментами пер передостаннього і останнього порядків. Морфологічна мінливість проявляється в розмірі і формі бічних країв пір'інок та щільності їх розташування на осі. Так, пір'інки, довжина яких становить 2-3 мм при ширині 1,5 мм, мають цільнокрайні бічні краї, щільно розташовані на осі і зроснені при основі. Пір'інки, довжина яких збільшена до 4-6 мм при ширині 2-3 мм, мають хвилясті бічні краї і віддалено розташовані на осі. Такі ознаки мають пір'інки, найімовірніше, на зрілій стадії свого розвитку.

***Pecopteris daubreei* Zailler**

До цього виду відносяться папороті, які мають пір'інки довгасто-еліптичної форми, довжиною 3-10 мм і шириною 1,5-3 мм, з товстою середньою жилкою, яка покрита крапковими заглибленнями і дихотомуючими декілька разів бічними жилками.

В Донецькому басейні папороті *Pecopteris daubreei* часто трапляються в озерних і озерно-лагуних відкладах пізньогжельського віку. Поодинокі знахідки відомі із нижньокасимовських відкладів (Новик, 1952). Понад 60 екземплярів цих папоротей представлені фрагментами пер останнього порядку різної довжини. Маленькі пера останнього порядку довжиною 1,5-2 см несуть в проксимальній своїй частині маленькі пір'інки довжиною 2 мм і шириною 1-1,5 мм. Ці пір'інки зроснені до середини своєї довжини і мають чітку середню жилку та прості чи один раз дихотомуючі бічні жилки. Дистальна частина цих пер недиференційована. Листова пластинка цієї частини пера має цільнокрайні чи слабохвилясті бічні краї; на ній простежуються бічні жилки з подвійною дихотомією. Ці пера демонструють морфологічні ознаки пер на ранній стадії свого розвитку. Пера останнього порядку довжиною понад 2 см мають вісь товщиною 1-1,2 мм і несуть пір'інки, що досягають 2-6 мм довжини при ширині від 1,5 до 2,5 мм. Серед них пір'інки довжиною 2-4 мм і шириною 1,5-2 мм мають цільнокрайні бічні краї та одну дихотомію бічних жилок, а пір'інки довжиною 5-6 мм і шириною 2-2,5 мм – слаболопатево листову пластинку і подвійну дихотомію бічних жилок. Останні морфологічні ознаки, цілком імовірно, властиві перам зрілої стадії розвитку.

***Pecopteris cyathea* (Schlotheim) Brongniart**

Цей вид папоротей характеризується пір'інками довгасто-еліптичної і довгастої форми з паралельними бічними краями, пере-

важно подвійною дихотомією бічних жилок чи простими бічними жилками у маленьких пір'їнок. Довжина пір'їнок змінюється від 3 до 10 мм при ширині 1,5-2 мм, але в середньому сягає 6-8 мм. В монографії А. Броніяра (Brongniart, 1834) зображені папороті *P. cyathea*, які мають пір'їнки довжиною 4-5 мм з простими бічними жилками та пір'їнки довжиною 6-8 мм з однією дихотомією бічних жилок. Папороті з маленькими пір'їнками еліптичної форми і з простим жилкуванням, розміри яких не перевищують 2-4 мм в довжину при ширині 1,5-2 мм, відносяться до виду *Pecopteris arborescens* (Schlotheim) Brongniart. Існує думка (Cleal, 1984), що ці два види є ідентичні. Припускається, що пера з пір'їнками *P. arborescens* розташовувались в верхній частині, а пера з пір'їнками *P. cyathea* – в нижній частині вайї. Проте більшість палеоботаніків (Barthel, 1980; Nemejc, 1940; Zodrow, 1990) ці два таксони розглядають як таксономічно валідні і самостійні види. Ця точка зору підкріплюється даними про будову репродуктивних органів папоротей цих видів (Pšenička, Zodrow, Bek, Cleal, 2003).

В Донецькому басейні папороті *Pecopteris cyathea* виявлені в сірих аргілітах озера генозису ранньогельського віку. Вони представлені невеликими фрагментами пер передостаннього та останнього порядків. Фрагменти середньої частини пер передостаннього порядку мають вісь шириною 3-5 мм, до якої прикріплені пера останнього порядку з віссю шириною 0,8-1 мм. Довжина пір'їнок на цих перах змінюється від 4 до 8 мм. Пір'їнки довжиною 4-5 мм і шириною 1,5-2 мм – дотичні одна до одної, рідше віддалені та несуть чітку середню і прості бічні жилки. Пір'їнки довжиною 5-8 мм і шириною 1,5-2,5 мм – дотичні чи віддалені та мають бічні жилки з однією дихотомією. Одне із пер передостаннього порядку несе пера останнього порядку, які в напрямку від основи до своєї верхівки демонструють поступову морфологічну зміну пір'їнок. В проксимальній частині ці пера несуть пір'їнки довжиною 4-5 мм і шириною 1,5 мм, які мають одну дихотомію бічних жилок, а в дистальній частині – пір'їнки довжиною 3-4 мм і шириною 1,2-1,5 мм, з простими бічними жилками. На цих перах достатньо чітко простежуються онтогенетичні зміни в морфології пір'їнок папоротей виду *P. cyathea*.

ОНТОГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ ПТЕРИДОСПЕРМІВ

Птеридосперми, або, як їх ще називають, насінні папороті, мають подібну до справжніх папоротей морфологічну мінливість в процесі розвитку вайї. Мінливість спостерігається в ступені диференціації пер, що супроводжується потовщенням їх осей, а також у зміні розмірів, бічних країв і ступені сегментації пір'їнок. На матеріалі із Донецького басейну такі морфологічні зміни виявлені у птеридоспермів роду *Odontopteris* та птеридоспермів з каліптеридним листям (рис. 2).

	Вісь останнього порядку (мм)	Пір'їнки			Стадії онтогенетичного розвитку пір'їнок
		Довжина (мм)	Ширина (мм)	Розташування на осі	
<i>Odontopteris osmundaeformis</i>	0,3-0,4	5	4-5	Зр, Дт	
	0,5-0,8	5-8	4-6	Зр, Дт	
	0,8-1	6-9	5-9	Дт, Вд	
	1	7-11	6-9	Дт, Вд	
Пір'їнки					
Птеридосперми з каліптеридним листям	Довжина (мм)	Ширина (мм)	Бічні краї і сегментація листової пластинки		Стадії онтогенетичного розвитку пір'їнок
			Цк	Г, Ло	
<i>Autunia conferta</i>	4-6	2-5	Цк		
	7-10	2-5	Г, Ло		
<i>Autunia naumannii</i>	6-8	3-4	Г, Ло		
	10-12	6-7	Рд, Р		
<i>Dichophyllum cuneatum</i>	2-8	1-7	Цк, Г, Ло, Рд		
	9-22	8-20	Рд, Р		
<i>Lodevia luganica</i>	8-10	2-5	Ло		
	12-24	6-9	Рд, Р		
<i>Lodevia nicklesii</i>	10-13	5	Ло		
	14-24	6-8	Рд, Р		
<i>Raminervia mariopteroides</i>	8-12	4-5	Цк, Ло		
	13-30	6-15	Ло, Рд, Р		

Умовні позначення:
 Розташування на осі:
 Зр - зрощені
 Дт - дотичні
 Вд - віддалені
 Бічні краї і сегментація листової пластинки:
 Цк - цільнокрайні
 Г - горіхчасті
 Ло - лопатеві
 Рд - роздільні
 Р - розсічені

Рис. 2. Онтогенетична мінливість птеридоспермів *Odontopteris osmundaeformis* (Schlotheim) Zeiller та птеридоспермів з каліптеридним листям

Fig. 2. Ontogenetic changes of the pteridosperms *Odontopteris osmundaeformis* (Schlotheim) Zeiller and the pteridosperms with callipterid foliage

Odontopteris osmundaeformis (Schlotheim) Zeiller

Діагностичними ознаками птеридоспермів цього виду є форма пір'їнок, від напівкруглої до округло-квадратної форми із збігаючим по

осі катадромним краєм, та жилки переважно в кількості чотирьох, які відходять від осі пера і два-три рази дихотомують. Розміри пір'їнок в середньому становлять 6-10 мм в довжину і 5-9 мм в ширину.

В Донецькому басейні *O. osmundaeformis* виявлені в озерно-заплавних та озерно-лагунних відкладах гжельського віку. Найбільш численні залишки знайдені в аргілітах і алевролітах озерного й озерно-заплавного генезису нижче вапняку Р₄ біля с. Троїцьке Луганської області, які представлені фрагментами листа з дихотомуючим рахісом та фрагментами пер останнього порядку.

Детальний морфологічний аналіз вегетативної листви, який наведено в статті по морфології птеридоспермів *O. osmundaeformis* (Боярина, 2007), дозволяє розглядати морфологічну мінливість пер і пір'їнок як отногенетичні зміни. Численні фрагменти пер останнього порядку *O. osmundaeformis* розрізняються товщиною осей і ступенем сегментації пер, а також розмірами пір'їнок. Мінливість пер проявляється в зростаючій сегментації їх листових пластинок, починаючи з пер, що несуть пір'їнки лише в проксимальній частині пера, до пер з повною сегментацією листової пластинки. Так, пера з віссю 0,3-0,8 мм товщини несуть декілька пар пір'їнок у проксимальній частині і завершуються пір'їнкою довгасто-еліптичної форми з цільнокрайніми чи хвилястими бічними краями або з лопатевою листовою пластинкою. Із них пера з віссю 0,3-0,4 мм несуть зрощені або дотичні пір'їнки довжиною 5 мм і шириною 4-5 мм. Пера з віссю 0,5-0,8 мм мають пір'їнки, зрощені в нижній частині, чи дотичні, довжина яких становить 5-8 мм при ширині 4-6 мм. На перах з віссю 0,8-1 мм пір'їнки досягають 6-9 мм довжини і 5-9 мм ширини та змінюються від зрощених в основі і дотичних до віддалених. Пера, які мають вісь товщиною 1 мм, повністю сегментовані та несуть зрілі пір'їнки довжиною 7-11 мм при ширині 6-9 мм і закінчуються пір'їнкою такого ж розміру.

Птеридосперми з каліптеридним листям

До формальної групи птеридоспермів з каліптеридним листям належать птеридосперми, що несуть проміжні пір'їнки на осі передостаннього порядку між перами останнього порядку, які морфологічно подібні до звичайних пір'їнок. В Донецькому басейні птеридо-

сперми з каліптеридним листям виявлені в алевролітах і аргілітах озерно-заплавного генезису в яру на лівому березі Миронівського водосховища напроти с.м.т. Луганське Донецької області.

Детальний аналіз морфологічних змін вегетативного листа птеридоспермів з каліптеридним листям (Boyarina, 2010) свідчить про те, що онтогенетична мінливість у цієї групи птеридоспермів проявляється в зростанні розмірів пір'їнок і супроводжується збільшенням сегментації їх листових пластинок. Ці зміни виявлені у птеридоспермів шести видів. До діагностичних ознак видів каліптеридних птеридоспермів належить і форма сегментів пір'їнок, яка залишається незмінною при онтогенетичному розвитку вайї.

***Autunia conferta* (Sternberg) Kerp**

Цей вид характеризується пір'їнками еліптичної і довгасто-еліптичної форми, довжиною від 4 до 12 мм і шириною 3-4 мм. Рослинні залишки птеридоспермів цього виду в Донецькому басейні представлені фрагментами пер останнього порядку, які демонструють зміни бічних країв пір'їнок залежно від їх розміру. Пір'їнки *Autunia conferta* довжиною 4-6 мм мають еліптичну форму і цільнокрайні бічні сторони, а пір'їнки, які досягають 7-10 мм в довжину, мають продовгувато-еліптичну форму і змінюються від цільних з городчастими бічними краями до лопатевих.

***Autunia naumannii* (Gutbier) Kerp**

Характерними ознаками пір'їнок цього виду є зміна їх форми від еліптичної до продовгуватої та зміна їх листової пластинки від цільної з городчастими чи лопатевими бічними краями до розсіченої на п'ять сім вузькоклиновидних, злегка зігнутих сегментів. В Донецькому басейні виявлено значну кількість фрагментів перистої вайї цього виду, яких нараховується до 50 екземплярів. Вони представлені фрагментами базальної, середньої і верхньої частин вайї, а також фрагментами пер передостаннього й останнього порядків. На цьому матеріалі прослідковуються морфологічні зміни листової пластинки пір'їнок в залежності від їх розмірів. Пір'їнки *Autunia naumannii* еліптичного обрису, що мають довжину 6-8 мм при ширині 3-4 мм, змінюються від цільних з городчастими бічними краями до лопатевих. Пір'їнки продовгуватої форми, які досягають довжини 10-12 мм при

ширині 6-7 мм, змінюються від перистороздільних до розсічених на п'ять сім сегментів.

***Dichophyllum cuneatum* Boyarina**

Пір'їнки у птеридоспермів цього виду характеризуються віяловидною формою і зміною їх листової пластинки від цільної до розсіченої на три п'ять ширококлиновидних сегментів з прямими боковими сторонами. Всі переходи між цими двома крайніми типами пір'їнок добре простежуються на палеоботанічному матеріалі Донецького басейну, який налічує до 20 екземплярів різних фрагментів вайї. Маленькі пір'їнки довжиною 2-3 мм і шириною до 0,7-1 мм – цільні із зазубленою верхівкою, а довжиною 4-8 мм і шириною 2-7 мм змінюються від роздільних до розсічених на три п'ять сегментів. Пір'їнки, довжина яких становить 9-22 мм при ширині 8-20 мм, мають широковіяловидну форму і розсічені на три п'ять клиновидних сегментів.

***Lodevia luganica* (Boyarina et Stschegolev) Boyarina**

Птеридосперми цього виду характеризуються довгасто-віяловидною формою пір'їнок, довжина яких змінюється від 8 до 24 мм, а листова пластинка – від лопатевої до розсіченої на сегменти оберненояцевидної форми. Зміни листової пластинки пір'їнок при збільшенні їх розмірів простежуються на фрагментах верхньої частини вайї та перах передостаннього порядку. Пір'їнки при довжині 8-10 мм і ширині 2-5 мм мають лопатеву листову пластинку, а пір'їнки, які досягають довжини 12-24 мм і ширини 6-9 мм, перисторозсічені на сім дев'ять сегментів.

***Lodevia nicklesii* (Zeiller) Haubold et Kerp**

Вид характеризується довгасто-віяловидною формою пір'їнок, листова пластинка яких змінюється від лопатевої до розсіченої на вузькоклиновидні сегменти при збільшенні їх довжини від 10 до 24 мм. Ці зміни добре простежуються на багатому викопному матеріалі

Донецького басейну, який налічує два фрагменти вай, 11 фрагментів пер передостаннього порядку та понад 30 екземплярів пер останнього порядку. Пір'їнки *L. nicklesii* довжиною 10-13 мм при ширині 5 мм – лопатеві. Пір'їнки, довжина яких досягає 14-24 мм при ширині 6-8 мм, розсічені на сім дев'ять вузьких клиновидних сегментів.

***Raminervia mariopteroides* Boyarina**

До діагностичних ознак цього виду належать оберненояцевидна форма пір'їнок з клиновидною основою та тонкі середня і бічні жилки, які дихотомують в базальній частині пір'їнок. Листова пластинка пір'їнок змінюється від цільної до розсіченої при зміні довжини пір'їнок від 8 до 30 мм. Пір'їнки, довжина яких не перевищує 8-12 мм при ширині 5 мм, є цільні з городчастими боковими сторонами або лопатеві. У пір'їнок дожиною 13-30 мм при ширині 6-15 мм листова пластинка змінюється від лопатевої до розсіченої на п'ять сім ширококлиновидних сегментів з округлою верхівкою.

ВИСНОВКИ

Аналіз морфологічної мінливості деяких видів папоротей і птеридоспермів свідчить, що в процесі розвитку перистої вайї цих груп рослин спостерігається збільшення товщини осей та ступеня сегментації листової пластинки пер останнього порядку, що супроводжується зменшенням щільності розташування пір'їнок на осі, тобто зміною пір'їнок від зрощених і дотичних до віддалених, а також зростанням розміру і зміною форми бічних країв пір'їнок від цільнокрайніх до городчастих. Крім цих змін, онтогенетична мінливість у деяких папоротей проявляється в збільшенні числа дихотомії бічних жилок пір'їнок, а у птеридоспермів з каліптеридним листям – в збільшенні сегментації листової пластинки пір'їнок від лопатевої до розсіченої.

REFERENCES

Boyarina N.I., 2007. Morphological analysis of the *Odontopteris osmundaeformis* (Schlotheim) Zeiller foliage and seeds from the Gzhelian deposits of the Donets Basin. Paleontological investigations in Ukraine: history, current state and perspective (Paleontologichni doslidzhenya v Ukraini: istoriya, suchasnyi stan ta perspektivy). Kyiv, pp. 100-104 (In Russian).

Боярина Н.И. Морфологический анализ листвы и семян *Odontopteris osmundaeformis* (Schlotheim) Zeiller из гжельских отложений Донецкого бассейна / Н.И. Боярина // Палеонтологічні дослідження в Україні: історія, сучасний стан та перспективи. – К., 2007. – С. 100-104.

- Novik E.O., 1952. The Carboniferous flora of the USSR European part. Moscow, Publ. AS USSR, 468 p. (In Russian).
- Barthel M., 1980. Pecopteris-Arten E.F. von Schlotheims aus Typuslokalitten in der DDR. Schriften des geologische Wissenschaften, Bd. 16, pp. 275-304.
- Boyarina N., 2010. Late Gzhelian pteridosperms with callipterid foliage of the Donets Basin, Ukraine. Acta Palaeontol. Polonica, vol. 55, № 2, pp. 343-359.
- Brongniart Ad., 1834. Histoire des vegetaux fossiles ou recherches botaniques et geologiques sur les vegetaux renfermes dans les diverses couches du globe. Paris, Dufour & d'Ocagne, Vol. 1, pp. 289-336.
- Cleal C.J., 1984. The Westphalian D floral biostratigraphy of Saarland (Fed. Rep. Germany) and a comparison with that of South Wales. Geological Journal, № 19, pp. 327-351.
- Nemejc F., 1940. The Pecopterides of the coal districts of Bohemia. Acta Musei Nationalis Pragae, vol. IIB (1), pp. 1-28.
- Pšenička J., Zodrow E.L., Bek J., Cleal Ch. J., 2003. Progress Report on Late Pennsylvanian pecopterid palaeobiology: Czech Republic-Canada. Proceedings of the XVth International Congress on Carboniferous and Permian Stratigraphy, 10-16 August, 2003. Utrecht, The Netherlands, pp. 424-425.
- Zodrow E.L., 1990. Revision and emendation of Pecopteris arborescens group, Permo-Carboniferous. Palaeontographica, Abt. B (217), pp. 1-49.
- Новик Е.О. Каменноугольная флора Европейской части СССР / Е.О. Новик. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. 468 с.
- Barthel M. Pecopteris-Arten E.F. von Schlotheims aus Typuslokalitten in der DDR / M. Barthel // Schriften des geologische Wissenschaften. – 1980. – Bd. 16. – P. 275-304.
- Boyarina N. Late Gzhelian pteridosperms with callipterid foliage of the Donets Basin, Ukraine / N. Boyarina // Acta Palaeontol. Polonica. – 2010. – Vol. 55, № 2. – P. 343-359.
- Brongniart Ad. Histoire des vegetaux fossiles ou recherches botaniques et geologiques sur les vegetaux renfermes dans les diverses couches du globe / Ad. Brongniart. – Paris: Dufour & d'Ocagne, Vol. 1, 1834. – P. 289-336.
- Cleal C.J. The Westphalian D floral biostratigraphy of Saarland (Fed. Rep. Germany) and a comparison with that of South Wales / C.J. Cleal // Geol. Journal. – 1984. – № 19. – P. 327-351.
- Nemejc F. The Pecopterides of the coal districts of Bohemia / F. Nemejc // Acta Musei Nationalis Pragae. – 1940. – Vol. 2, B. 1. – P. 1-28.
- Pšenička J. Progress Report on Late Pennsylvanian pecopterid palaeobiology: Czech Republic-Canada / J. Pšenička, E.L. Zodrow, J. Bek, Ch. J. Cleal // Proceedings of the XVth International Congress on Carboniferous and Permian Stratigraphy, 10-16 August, 2003. – Utrecht, The Netherlands. – P. 424-425.
- Zodrow E.L. Revision and emendation of Pecopteris arborescens group, Permo-Carboniferous / E.L. Zodrow // Palaeontographica. – 1990. – Abt. B (217). – P. 1-49.

Manuscript received 7 June 2017;
revision accepted 3 October 2017

Інститут геологічних наук НАН України
Київ, Україна

Н.И. Боярина, Г.Г. Коваленко

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ПОЗДНЕКАМЕННОУГОЛЬНЫХ ПАПОРОТНИКОВ И ПТЕРИДОСПЕРМОВ ДОНЕЦКОГО БАСЕЙНА

На основании анализа морфологической изменчивости перьев и перышек установлена онтогенетическая изменчивость некоторых видов папоротников и птеридоспермов из касимовских и гжельских отложений Донецкого бассейна. В процессе развития перистой вайи папоротников и птеридоспермов наблюдается увеличение толщины оси и степени сегментации листовой пластинки перьев последнего порядка, что сопровождается уменьшением плотности расположения перышек на оси, т. е. изменением перышек от сросшихся и соприкасающихся до отстоящих, а также увеличением размера и изменением формы боковых краев перышек. Онтогенетическая изменчивость у некоторых папоротников проявляется также в увеличении количества дихотомии боковых жилок перышек, а у птеридоспермов с каллиптеридной листвой – в увеличении сегментации листовой пластинки перышек.

Ключевые слова: папоротники, птеридоспермы, онтогенетические изменения листьев, поздний карбон, Донецкий бассейн.