

**МОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ ТА ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ НАСІННИХ ПАПОРОТЕЙ РОДУ *ODONOPTERIS* (BRONGNIART) STERNBERG ІЗ ПІЗЬНОГО ПЕНСИЛЬВАНІЮ ДОНЕЦЬКОГО БАСЕЙНУ****MORPHOLOGICAL ANALYSIS AND PALAEOECOLOGY OF THE SEED FERNS OF THE GENUS *ODONOPTERIS* (BRONGNIART) STERNBERG FROM THE LATE PENNSYLVANIAN OF THE DONETS BASIN**

**Н. І. Бояріна**  
**Nataliya I. Boyarina**

Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine, 55-b O. Honchara Str., Kyiv, Ukraine, 01601  
(nboyarina@ukr.net)

Розглядаються морфологічні особливості листя та палеоекологія пізньопенсильванських одонтоперидних насінних папоротей Донецького басейну. Викопний матеріал свідчить, що молоді вайї *Odontopteris schlotheimii* з дихотомію рахісу під кутом 70° мали великі довгастої форми пір'їнки з потовщеною середньою жилкою та виразними боковими жилками, які відходять від середньої жилки по всій її довжині. Онтогенетичні зміни пер останнього порядку *Odontopteris schlotheimii* проявляються у зростаючій сегментації їх листових пластинок та зміною розміру і щільності розташування пір'їнок на осях різної товщини. Онтогенетичні зміни пер останнього порядку *Odontopteris subcrenulata* та *O. cantabrica* виражені в зміні розмірів пір'їнок при зміні товщини осі. По декількох невеликих зразках птеридоспермів *Odontopteris brardii* та *O. lingulata*, які представлені перами останнього порядку, описані зрілі типові для цих видів пір'їнки без онтогенетичних змін. На основі літолого-фаціальних ознак відкладів, які вміщують залишки одонтоперид, проведена реконструкція ландшафтних умов поширення одонтоперидних птеридоспермів. Встановлено, що *Odontopteris cantabrica* росли на вологих заболочених низинах разом з папоротями в касимовський та ранньогжельський часи. *Odontopteris brardii* були поширені в межах дельтових рівнин з помірно вологим і дренажним субстратом у ранньо-середньогжельський час. *Odontopteris lingulata* росли на заплавах рівнинах у середньогжельський час. *Odontopteris subcrenulata* займали заплавні рівнини та схили річкових долин з сезонно-сухими умовами в касимовський та ранньо-середньогжельський часи та приморські рівнини в умовах прогресуючої аридизації клімату в пізньогжельський час. *Odontopteris schlotheimii* були розповсюджені на дельтових та заплавах рівнинах у ранньо-середньогжельський час та на помірно вологих приморських рівнинах і прилагуних рівнинах з сезонно-сухими умовами в пізньогжельський час.

**Ключові слова:** *Odontopteris*, морфологія, палеоекологія, пізній пенсильваній, Донецький басейн.

The morphological features of foliage and palaeoecology of the Late Pennsylvanian odontopterid seed ferns from the Donets Basin are considered. The fossils indicate that the young fronds of *Odontopteris schlotheimii* had a dichotomous rachis at an angle of 70° and large oblong pinnules above a dichotomy with the well-pronounced thick midvein and lateral veins that emitted from the midvein along its entire length. The ontogenetic variations of the ultimate pinnae of *Odontopteris schlotheimii* are manifested in the increasing segmentation of a leaf blade and the change of pinnule sizes and pinnule density on the axes with different thickness. The ontogenetic variations of the ultimate pinnae of *Odontopteris subcrenulata* and *O. cantabrica* are expressed by the change of pinnule sizes when changing the axis thickness. The typical pinnules without ontogenetic changes are described on a few small specimens of *Odontopteris brardii* and *O. lingulata* that are presented by the ultimate pinnae. On the basis of the lithological and facial features of plant-bearing deposits, the interpretations of the landscape conditions of odontopterid distributions are carried out. The pteridosperms *Odontopteris cantabrica* were common in wet swampy lowlands along with ferns in Kasimovian and early Gzhelian times. *Odontopteris brardii* grew within deltaic plains with a moderately wet and drained substrate in early-middle Gzhelian time. The pteridosperms *Odontopteris lingulata* were distributed on floodplains in middle Gzhelian time. The pteridosperms *Odontopteris subcrenulata* were spread on floodplains and the slopes of river valleys with seasonally dry conditions in Kasimovian and early-middle Gzhelian times as well as on coastal lowlands in the conditions of progressive climate aridization in late Gzhelian time. *Odontopteris schlotheimii* grew on deltaic plains and floodplains in early-middle Gzhelian time as well as on moderately wet coastal lowlands and on lagoonal plains with seasonally dry conditions in late Gzhelian time.

**Keywords:** *Odontopteris*, morphology, palaeoecology, Late Pennsylvanian, Donets Basin.

**Цитування:** Бояріна Н. І. Морфологічний аналіз та палеоекологія насінних папоротей роду *Odontopteris* (Brongniart) Sternberg із пізнього пенсильванію Донецького басейну. Збірник наукових праць Інституту геологічних наук НАН України. 2022. Т. 15, вип. 1. С. 65–77. <https://doi.org/10.30836/igs.2522-9753.2022.267431>.

**Citation:** Boyarina N. I., 2022. Morphological analysis and palaeoecology of the seed ferns of the genus *Odontopteris* (Brongniart) Sternberg from the Late Pennsylvanian of the Donets Basin. Collection of scientific works of the Institute of Geological Sciences of NAS of Ukraine. Vol. 15, iss. 1. Pp. 65–77. <https://doi.org/10.30836/igs.2522-9753.2022.267431>.

## ВСТУП

Насінні папороті (птеридосперми) роду *Odontopteris* (Brongniart) Sternberg є однією із широко поширених груп голонасінних пізнього палеозою. Рід включає види листя птеридоспермів, більшість з яких пов'язують з порядком Medullosales (Cleal and Shute, 1991, 2012; Šimůnek and Cleal, 2004). Встановлення цього морфороду базується на морфології елементів останнього порядку диференціації листа (вайї) — пір'їнок. Характерними ознаками одонтоптерид є прикріплення пір'їнок до осі широкою основою, відсутність явної середньої жилки та наявність декількох жилок, які входять в основу пір'їнок (Brongniart, 1822; Sternberg, 1825; Remy and Remy, 1977). Враховуючи ряд морфологічних ознак, як-от форма пір'їнок та особливості жилкування цих птеридоспермів, у складі одонтоптерид розрізняють дві морфологічні групи видів (Doubinger, 1956; Wagner, 1964; Knight, 1983). До першої групи віднесені одонтоптериди з відносно малими, продовгуватими та асиметрично трикутними пір'їнками, які включають типовий вид роду *Odontopteris brardii* (Brongniart) Brongniart. До другої групи входять птеридосперми з більш великими округлими пір'їнками, такими як у *Odontopteris subcrenulata* (Rost) Zeiller. На думку Р. Вагнера (Wagner, 1964), ці дві групи видів подібні до родів *Xenopteris* та *Mixoneura*, які були запропоновані К. Є. Вайсом (Weiss, 1870) з урахуванням форми основи пір'їнок та їх кріплення до осі. Ці два роди потребують ревізії для встановлення більшої чіткості їх діагнозів та систематичного положення (Šimůnek and Cleal, 2004). В останні десятиріччя на основі вивчення морфології вай, жилкування та епідермальної структури одонтоптеридних птеридоспермів з маленькими пір'їнками проведено уточнення діагнозу роду *Odontopteris* (Šimůnek and Cleal, 2004; Laveine and Oudoire, 2016).

При уточненні родового діагнозу та ревізії таксономічного складу одонтоптерид особлива увага приділяється вивченню будови вайї. Уявлення про будову листа птеридоспермів роду *Odontopteris* базується на реконструкції тричі перистої асиметричної вайї *Odontopteris minor* f. *zeilleri* Potonié (Zeiller, 1900) та двічі перистої вайї *Odontopteris brardii* (Brongniart) Sternberg (Krings et al., 2006). Ряд публікацій присвячені питанням внутрішньовидової мінливості та конспецифічності цих двох видів з аналізом епідермальної структури листя та будови, диференціації та морфологічних змін вай (Wagner, 1964; Knight, 1983; Šimůnek

and Cleal, 2004; Krings et al., 2006; Laveine and Oudoire, 2016). Такі вивчення морфології різних структурних елементів листа та їх онтогенетичних змін, виду диференціації листової пластини та реконструкції цілої вайї, які відіграють вагомую роль для уточнення діагностичних ознак та систематичного положення видів, є важливим аспектом сучасних досліджень птеридоспермів.

Птеридосперми роду *Odontopteris* відомі з верхів середнього пенсильванію (вестфалу) по нижню пермь в басейнах Європи та Північної Америки (Brongniart, 1822; Potonié, 1903, 1904; Němejc, 1949; Remy and Remy, 1977; Cleal and Shute, 1991). У відкладах верхнього пенсильванію (стефану) та нижньої пермі Європи та Північної Америки налічується до 200 видів насінних папоротей роду *Odontopteris* (Cleal and Shute, 1991). Найбільш поширені вони в верхньому пенсильванію.

В Донецькому басейні насінні папороті роду *Odontopteris* (Brongniart) Sternberg відомі з верхів московського по низи асельського ярусів (Фісуненко, 1991; Щоголев, 1960; Щоголев, 1975; Глушенко и др., 1962; Боярина, 2006, 2007; Полетаєв та ін., 2011). Серед виявлених одонтоптерид у верхньопенсильванських відкладах проведено вивчення викопних решток *Odontopteris schlotheimii* Brongniart (= *O. osmundaeformis* (Schlotheim) Zeiller) (Боярина, 2007). На основі аналізу стратиграфічного поширення одонтоптерид у відкладах касимовського та гжельського ярусів виділено зону *Odontopteris cantabrica* та підзону *Odontopteris schlotheimii* у зональній макрофлористичній шкалі верхнього карбону Донбасу (Боярина, 2016). Вивчення фаціальної належності залишків одонтоптерид у складі фітоориктоценозів із різнофаціальних відкладів є складовою частиною досліджень розвитку рослинного покриву в пізньому пенсильванію (Боярина, 2021).

Робота з колекцією викопної флори, яка включає зразки, зібрані О. К. Щоголевім та Н. І. Бояріною в минулі роки, дала можливість провести морфологічний аналіз одонтоптеридних птеридоспермів та вивчення онтогенетичної мінливості і палеоекології пізньопенсильванських одонтоптерид Донецького басейну, що є предметом даної статті.

## МАТЕРІАЛ ТА СТРАТИГРАФІЧНЕ ПОЛОЖЕННЯ

Вивчення одонтоптеридних птеридоспермів проведено по зразках із колекції викопної флори, які зібрані О. К. Щоголевім (зразки з но-

мерним кодом IGS-OXS1 — Інститут геологічних наук НАН України, колекція О. К. Щоголева) та Н. І. Бояріною (зразки з номерним кодом NMNH PC — Національний науково-природничий музей, палеонтологічна колекція) із верхньопенсильванських відкладів Донецького басейну. Зразки зберігаються в Інституті геологічних наук (ІГН) НАН України та будуть передані в Національний науково-природничий музей НАН України. Колекція налічує понад 80 екземплярів фрагментів листків одонтоптерид, які належать до п'яти видів. Залишки одонтоптеридних насінних папоротей зібрані із відслонень в ярах і кар'єрах, а також із свердловин у Бахмутській котловині Донбасу. Описані зразки виявлені (рис. 1) у верхній частині ломувацького регіоярису (санжарівський горизонт, в підошві вугільного прошарку  $n_1$  під вапняком  $N_2$ ); в основі торецького регіоярису (картанаський горизонт, між вугільними прошарками  $n_3^1$  і  $n_3^2$  під вапняком  $N_5$ ); в калинівському регіоярису (ключовий горизонт, в інтервалі  $O_6$ - $O_7$  і нижче вапняку  $P_1$  та троїцький горизонт, нижче вапняку  $P_4$  і нижче репер-горизонту  $p_4$ - $P_5^0$ ); в миронівському регіоярису (луганський горизонт, нижче вапняку  $P_6$  та вискрівський горизонт, в «сірій зоні» з вапняком  $Q_3$  і вище вапнякового горизонту  $Q_5$ ). Найбільш багатий викопний матеріал належить птеридоспермам виду *Odontopteris schlotheimii* Brongniart, який зібрано нижче вапняку  $P_4$  в місцезнаходженні Красний Пахар (с. Красний Пахар, тепер с. Воздвиженка Донецької області).

## РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

### Опис птеридоспермів роду *Odontopteris* (Brongniart) Sternberg Донецького басейну

#### *Odontopteris brardii* (Brongniart, 1822) Brongniart, 1831 (рис. 2, f)

Один маленький фрагмент пера останнього порядку (NMNH PC 2216/266) з однією пір'їнкою має вісь шириною 1 мм, яка покрита подовжною дрібною ребристістю. Довжина пір'їнки дорівнює 17 мм при ширині 7 мм. Пір'інка еліптичної форми, з паралельними бічними краями, з притупленою і зміщеною вперед верхівкою та з катадромним краєм, що збігає вниз по осі. В основі пір'їнки простежується сім жилок, одна з яких дещо товща за інші. Жилки прямі або згинаються, один або два рази дихотомують.

Зразок походить із товщі алевроліту під вугільним прошарком  $p_4$  (середня частина араукари-тової світи), яка відслонюється в яру на лівому

березі р. Лугань на північ від с.м.т. Калинове Луганської області.

#### *Odontopteris cantabrica* Wagner, 1969 (рис. 2, а-с)

Викопний матеріал включає один фрагмент пера передостаннього порядку та шість фрагментів пер останнього порядку (IGS-OXS1-1, IGS-OXS1-2, IGS-OXS1-3, IGS-OXS1-4, IGS-OXS1-6, NMNH PC 2216/268, NMNH PC 2216/306). Невеликий фрагмент пера передостаннього порядку має вісь шириною 3–4 мм, від якої відходять два пера останнього порядку. Ці пера на осі товщиною 0,7 мм несуть пір'їнки довжиною 5–6 мм при ширині 4 мм. Довжина пір'інок на ізольованих перах останнього порядку змінюється від 3 до 8 мм при ширині 2,5–6 мм. Пера з віссю 0,3–0,5 мм мають пір'їнки довжиною 3–4 мм та шириною 2,5–3 мм. Пір'їнки на перах з віссю 0,6–0,7 мм мають довжину 5–6 мм та ширину 4–5 мм, а з віссю 0,8 мм — довжину 7–8 мм при ширині 6 мм. На всіх перах переважають віддалені пір'їнки, рідше простежуються дотичні. Пір'їнки мають напівкруглу форму з округло-притупленою верхівкою, злегка збігають по осі катадромним краєм. Жилки чіткі, тонкі, прямі, відходять від осі під гострим кутом без збігання та 1–2 рази дихотомують переважно в середній частині.

Зразки виявлені в таких місцезнаходженнях: шахта «Ново-Бутівка» в м. Макіївка Донецької області (підошва вугілля  $n_1$ ); яр Шевченківський на лівому березі р. Лугань на північ від с.м.т. Калинове Луганської області (під вугільним прошарком між вапняками  $O_6$  і  $O_7$ ); яр Широкий між с.м.т. Пантелеймонівка та Ясинувата Донецької області та яр Ключовий на лівому березі р. Лугань на північ від с.м.т. Калинове Луганської області (нижче вапняку  $P_1$ ).

#### *Odontopteris lingulata* (Goepfert, 1841) Schimper, 1869 (рис. 2, d, e)

До цього виду віднесено три фрагменти пер останнього порядку (NMNH PC 2216/269, NMNH PC 2216/274, NMNH PC 2216/277). Фрагменти належать верхнім частинам пер та мають осі шириною 0,7 мм. Вони несуть кілька пар напівкруглих пір'інок і закінчуються більш великою пір'їнкою трикутної форми. Пір'їнки напівкруглої форми, 7–8 мм завдовжки і 7 мм завширшки, мають округлу або злегка притуплену верхівку і сильно збігають по осі катадромним краєм. Верхівкові пір'їнки пер довгасто-трикутного обрису з округлою верхівкою досягають у довжину

МСШ				Донецький басейн													
Система	Підсистема	Відділ	Ярус	Регіоюрс	Горизонт	Світа	Вапняки та вугілля	Макрофлористичні зони і підзони (Боярина, 2016 із змінами)									
Кам'яно вугільна	Пенсильванська	Верхній	Гжельський	Миронівський	Вискрівський	Каргамиська	Q <sub>8</sub>	<i>Autunia conferta</i>	<i>Sphenopteridium germanicum</i> - <i>Pecopteris daubreei</i>								
							Q <sub>4</sub>										
							Q <sub>1</sub>										
							P <sub>6</sub>										
							P <sub>5</sub>										
							P <sub>5</sub>										
							P <sub>4</sub>			<i>Sphenophyllum angustifolium</i>	<i>Odontopteris schlotheimii</i>						
							P <sub>2</sub>										
							P <sub>1</sub>			<i>Pecopteris densifolia</i>							
							O <sub>5</sub>										
							Касимовський			Торецький	Світла-новський	Авіловська	Калинівський	Троїцький	Араукарітова	O <sub>4</sub>	<i>Sphenopteris mathetii</i>
																O <sub>4</sub>	
O <sub>3</sub>																	
O <sub>1</sub>																	
N <sub>5</sub>	<i>Odontopteris cantabrica</i>	<i>Sphenopteris rossica</i>															
N <sub>3</sub>																	
N <sub>2</sub>	<i>Alethopteris bohemica</i>																
n <sub>1</sub>																	

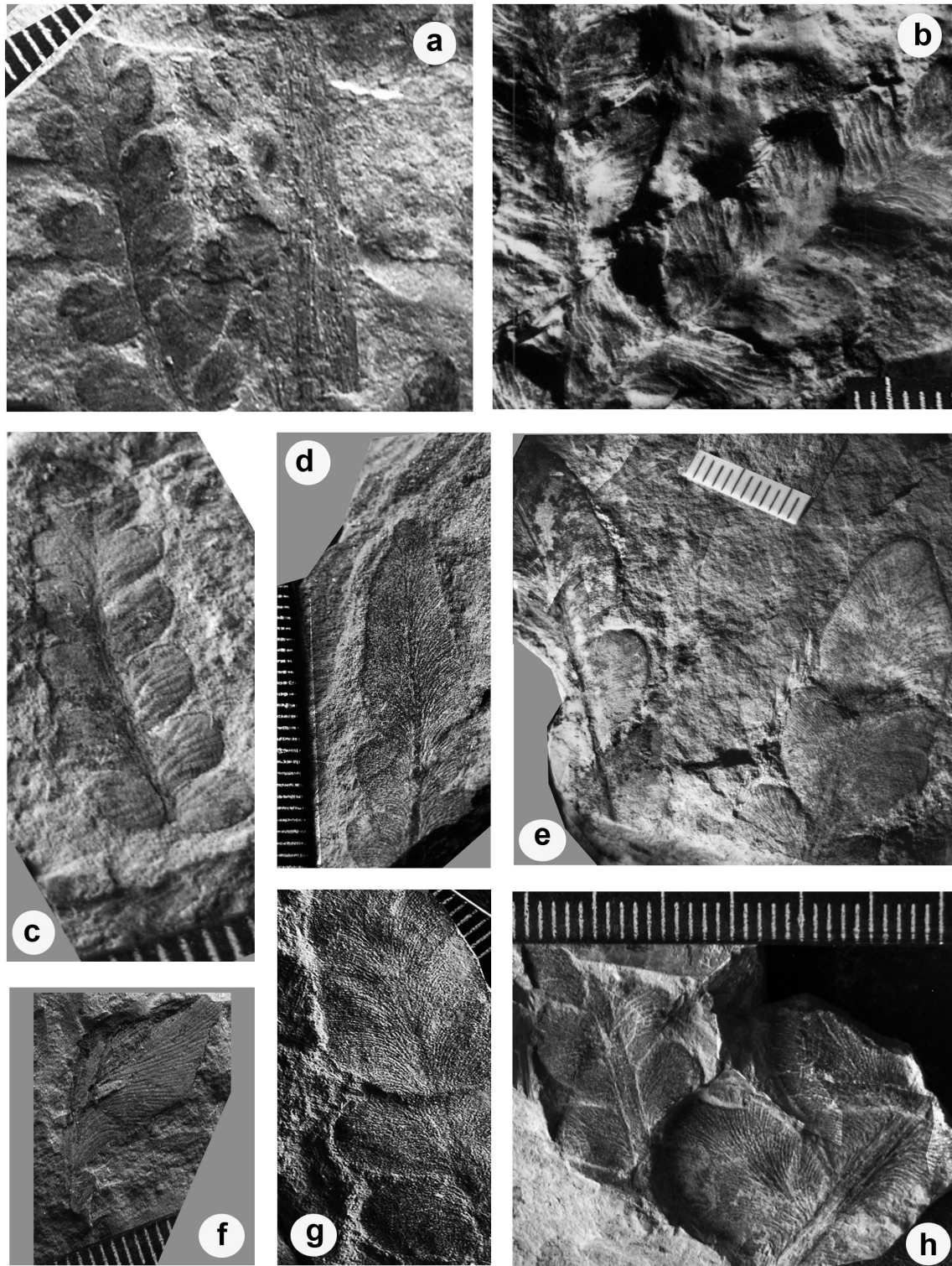
  

<i>Odontopteris cantabrica</i>	—
<i>Odontopteris subcrenulata</i>	—
<i>Odontopteris brardii</i>	—
<i>Odontopteris schlotheimii</i>	—
<i>Odontopteris lingulata</i>	—

Рис. 1. Регіональні стратони, макрофлористичні зони та стратиграфічне поширення одонтоперид Донецького басейну.

Fig. 1. Regional stratigraphic units, megafloral zones and stratigraphic distribution of odontopterids in the Donets Basin.





**Рис. 2.** Птеридосперми роду *Odontopteris* (Brongniart) Sternberg із верхньопенсильванських відкладів Донецького басейну:

а–с – *Odontopteris cantabrica* Wagner: а – фрагмент пера останнього порядку, IGS-OKS1-2, шахта «Ново-Бутівка» на південному крилі Кальміус-Торецької котловини; б – фрагменти пер останнього порядку, IGS-OKS1-1, місцезнаходження Калинове; с – фрагмент пера останнього порядку, NMNH PC 2216/306, там само. д–е – *Odontopteris lingulata* (Goepfert) Schimper, місцезнаходження Луганське: д – верхівкова частина пера останнього порядку, NMNH PC 2216/274; е – верхівкові частини пер останнього порядку, NMNH PC 2216/269.

f — *Odontopteris brardii*, фрагмент пера останнього порядку з однією пір'їнкою, NMNH PC 2216/266, місцезнаходження Калинове.

g-h — *Odontopteris subcrenulata* (Rost) Zeiller, місцезнаходження Луганське: g — фрагмент верхньої частини пера останнього порядку, NMNH PC 2216/280; h — два фрагменти середніх частин пер останнього порядку, NMNH PC 2216/284.

**Fig. 2.** Pteridosperms of the genus *Odontopteris* (Brongniart) Sternberg from the Upper Pennsylvanian deposits of the Donets Basin:

a-c — *Odontopteris cantabrica* Wagner: a — fragment of an ultimate pinna, IGS-OKS1-2, the Novo-Butivka mine on the southern flank of the Kalmius-Toretsk depression; b — fragments of ultimate pinnae, IGS-OKS1-1, the Kalynove locality; c — fragment of an ultimate pinna, NMNH PC 2216/306, *ibid.*

d-e — *Odontopteris lingulata* (Goepfert) Schimper, the Luganske locality: d — apical part of an ultimate pinna, NMNH PC 2216/274; e — apical parts of ultimate pinnae, NMNH PC 2216/269.

f — *Odontopteris brardii* (Brongniart) Sternberg, fragment of an ultimate pinna with one pinnule, NMNH PC 2216/266, the Kalynove locality.

g-h — *Odontopteris subcrenulata* (Rost) Zeiller, the Luganske locality: g — fragment of the upper part of an ultimate pinna, NMNH PC 2216/280; h — two fragments of middle parts of ultimate pinnae, NMNH PC 2216/284.

20 мм. Жилкування густе. Жилки кілька разів дихотомують і збігають по осі пера паралельно одне одному.

Зразки виявлені в піщано-алевролітовій товщі нижче вапняку P<sub>6</sub>, яка відслонюється в яру на лівому березі Миронівського водосховища навпроти с. м. т. Луганське Донецької області.

***Odontopteris schlotheimii* Brongniart, 1828**  
(рис. 3)

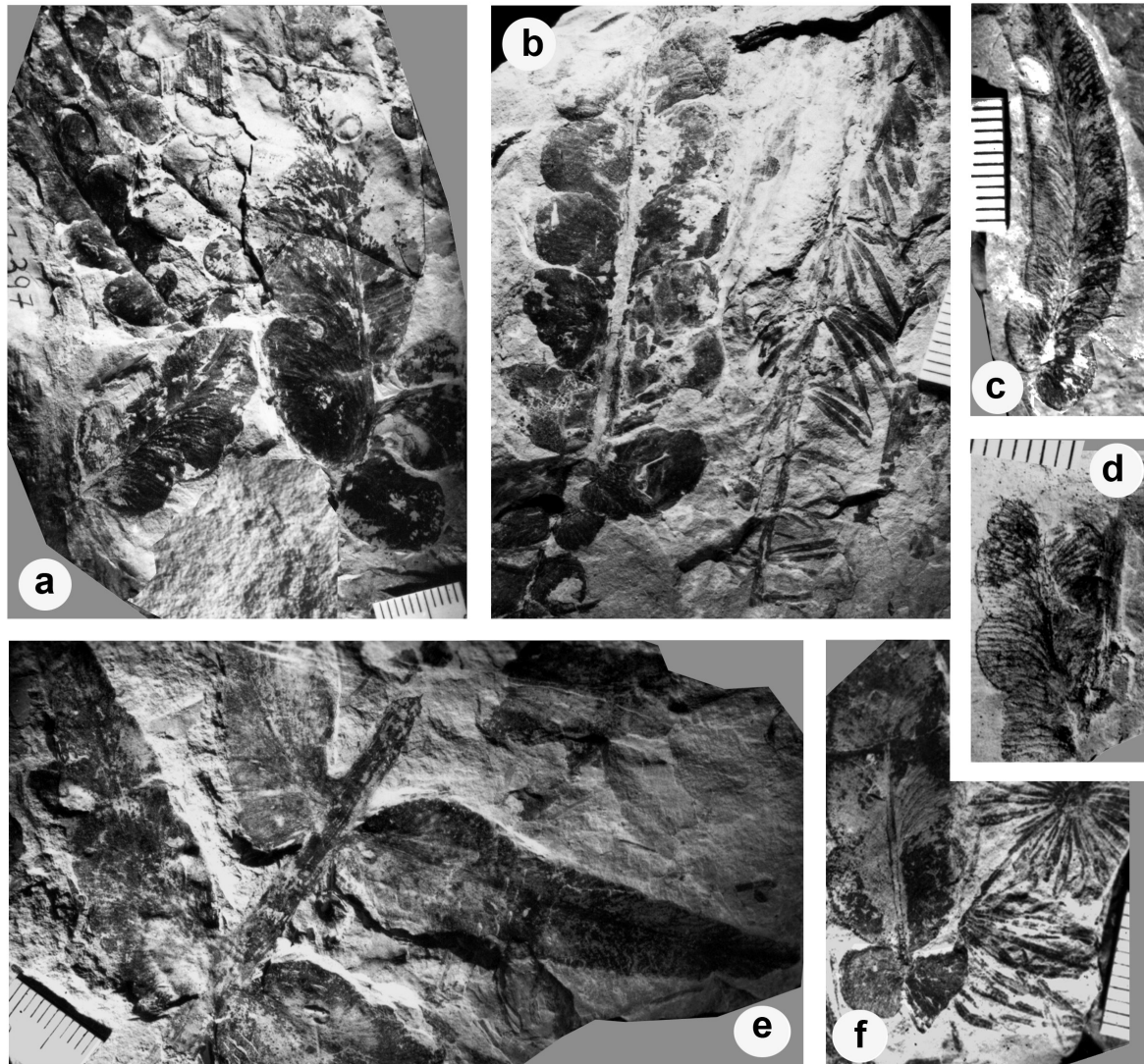
Численні рослинні залишки представлені двома фрагментами молодих листків (NMNH PC 2216/102, NMNH PC 2216/105), двома фрагментами пер першого порядку з великими пір'їнками (молодих листків) (NMNH PC 2216/111, NMNH PC 2216/270), фрагментом двічі перистого листка (NMNH PC 2216/259) та понад 20 екземплярами пер останнього порядку, які включають зразки IGS-OKS1-5, NMNH PC 2216/262, NMNH PC 2216/101, NMNH PC 2216/103, NMNH PC 2216/104, NMNH PC 2216/106, NMNH PC 2216/108, NMNH PC 2216/112, NMNH PC 2216/113, NMNH PC 2216/258, NMNH PC 2216/259, NMNH PC 2216/260, NMNH PC 2216/261, NMNH PC 2216/262, NMNH PC 2216/271.

Детальний опис будови листка *Odontopteris schlotheimii* (= *O. osmundaeformis*) зроблено автором раніше (Боярина, 2007). Тут описуються лише зразки фрагментів вай з характерними ознаками змін листка і пер на різних стадіях їх розвитку. Фрагмент молодого листка (рис. 3, а) має дихотомічний рахіс з кутом 70°, який несе великі довгасті лопатеві пір'їнки вище дихотомії. Ці пір'їнки, що сидять на рахісі, а також верхівкові великі пір'їнки ізольованих пер (пір'їнки форми

*pseudo-blissi*), розглядаються як несеgmentовані листові пластинки пер на початковій стадії їх розвитку. Великі пір'їнки мають довжину понад 4 см та ширину від 10 до 20 мм. Форма цих пір'інок довгасто-еліптична з рівними, хвилястими або городчастими бічними краями. Вони прикріплені до рахісу більш-менш звуженою основою і мають добре виражену товсту середню жилку, а також кілька додаткових жилок, що відходять від рахісу в катадромній частині пір'інок. Середня жилка входить у велику пір'інку в середній частині основи і простежується майже до верхівки. Бічні жилки відходять від середньої жилки по всій її довжині під гострим кутом, різко згинаються, дихотомують 2–3 рази і підходять до бічного краю під тупим, рідше прямим кутом. На 1 см бокового краю пір'їнки припадає 16–20 жилок.

Морфологічна різноманітність великих пір'інок і пер останнього порядку ілюструє їх онтогенетичну мінливість. Великі пір'їнки з потовщеною середньою жилкою, що сидять на рахісах молодого листка, відповідають початковій формі розвитку пера (рис. 3, е). Послідовна зміна пер проявляється у зростаючій сегментації їх листової пластинки: починаючи від пер з декількома пір'їнками в основі і подовженою верхівковою пір'інкою та закінчуючи перами з повною сегментацією їх листових пластинок. Бічні краї подовженої верхівкової пір'їнки змінюються від рівних і хвилястих до лопатевих. Частина пер несуть пір'їнки тільки в нижній своїй частині, а верхня частина пера несеgmentована (рис. 3, с). Такі пера мають верхівкову довгасту пір'інку з рівними (рис. 3, с), хвилястими або лопатевими бічними краями (рис. 3, f). Пера, що мають вісь





**Рис. 3.** *Odontopteris schlotheimii* Brongniart із верхньопенсильванських відкладів у місцезнаходженні Красний Пахар Донецького басейну:

а – фрагмент молоді вайї з біфуркацією рахісу (великі пір’їнки форми *pseudo-blissi*) та фрагмент пера останнього порядку з віддаленими пір’їнками, NMNH PC 2216/105; б – фрагмент пера останнього порядку з дотичними та віддаленими пір’їнками та пагін *Annularia stellata* Schlotheim ex Wood, NMNH PC 2216/104; в – фрагмент незрілого пера останнього порядку з несегментованою більшою частиною листової пластини та з іхнофосилією *Phagophytichnus ekowskii* van Ameron, NMNH PC 2216/106; г – фрагмент пера останнього порядку із зрощеними пір’їнками, NMNH PC 2216/258; е – фрагмент молодого (незрілого) листка з великими пір’їнками на рахісу (форми *pseudo-blissi*), на одному із яких чітко простежується катадромна базальна лопать, NMNH PC 2216/270; ф – фрагмент пера останнього порядку із лопатевими краями листової пластини, NMNH PC 2216/271.

**Fig. 3.** *Odontopteris schlotheimii* Brongniart from the Upper Pennsylvanian deposits in the Krasnyj Pahar locality of the Donets Basin:

а – fragment of a young frond with bifurcation of a rachis (large pinnules of forma *pseudo-blissi*) and a fragment of an ultimate pinna with distant pinnules, NMNH PC 2216/105; б – fragment of an ultimate pinna with adjacent and distant pinnules and the shoot of *Annularia stellata* Schlotheim ex Wood, NMNH PC 2216/104; в – fragment of an immature ultimate pinna with the unsegmented large part of a leaf lamina and with the ichnofossil *Phagophytichnus ekowskii* van Ameron, NMNH PC 2216/106; г – fragment of an ultimate pinna with fused pinnules, NMNH PC 2216/258; е – fragment of a young (immature) frond with large pinnules on a rachis (forma *pseudo-blissi*), one of which has a catadromous basal lobe, NMNH PC 2216/270; ф – fragment of an immature ultimate pinna with lobed edges of a leaf lamina, NMNH PC 2216/271.

0,3–0,4 мм завширшки, несуть пір'їнки довжиною 5 мм і шириною 4–5 мм, більш-менш зрощені, рідше дотичні (рис. 3, d). Пера з віссю шириною 0,5–0,8 мм мають пір'їнки, що зрослися в нижній своїй частині або стикаються, довжиною 5–8 мм і шириною 4–6 мм. На перах з віссю шириною 0,8–0,9 мм пір'їнки досягають довжини 6–9 мм і ширини від 4,5 до 9 мм та змінюються від зрощених в основі або дотичних до віддалених (рис. 3, a). Пера, вісь яких досягає 1 мм завширшки, повністю сегментовані та несуть зрілі дотичні або віддалені пір'їнки довжиною від 7 до 11 мм і шириною від 6 до 9 мм (рис. 3, b).

Форма пір'їнок змінюється від напівкруглої до округло-квадратної з округло-усіченою верхівкою. Катадромний край пір'їнок збігає по осі. У пір'їнку входить чотири жилки, що дихотомують 2–3 рази, рідше один раз. Перше розгалуження жилок відбувається в основі пір'їнки. Деякі пір'їнки у базальній частині пера мають округлу форму з кардіоптеридним жилкуванням.

Описані зразки походять із відкладів троїцького горизонту (нижче вапняку  $P_4$ ) в яру на правому березі р. Лугань біля с. Воздвиженка (колишня назва Красний Пахар) Донецької області.

***Odontopteris subcrenulata* (Rost, 1839) Zeiller, 1888** (рис. 2, g–h)

Дев'ять зразків (NMNH PC 2216/115, NMNH PC 2216/276, NMNH PC 2216/278, NMNH PC 2216/279, NMNH PC 2216/280, NMNH PC 2216/281, NMNH PC 2216/283, NMNH PC 2216/284, NMNH PC 2216/285) несуть фрагменти пер останнього порядку. Пера останнього порядку представлені середньою та верхньою частинами з віссю шириною до 1,5 мм. Довжина пір'їнок на цих перах змінюється від 5–6 до 12–17 мм при ширині 5–9 мм. Пера останнього порядку, що мають вісь шириною 0,5–1 мм, несуть пір'їнки довжиною 5–10 мм і шириною 4–7 мм. Пера з віссю шириною 1–1,5 мм несуть пір'їнки довжиною 10–17 мм і шириною 7–9 мм. Форма пір'їнок змінюється від округлої до еліптичної. Пір'їнки мають округлу верхівку і злегка збігають по осі широкою основою. На поверхні пір'їнок спостерігаються численні жилки, злегка зближені в центрі пір'їнки і кілька разів дихотомують. На деяких пір'їнках слабо виражена середня жилка, яка простежується до 1/3 або середини їх довжини.

Зразки зібрані в алевролітових відкладах між вугільними прошарками  $n_3^1$  і  $n_3^2$  під вапняком  $N_5^1$  (кар'єр біля залізничної станції Картанаш

на південний схід від с.м.т. Калинове Луганської області), нижче вапняку  $P_5^0$  (яр Миронівський, на 731 км траси Бахмут–Ростов, Донецька область), нижче вапняку  $P_6$  (яр на лівому березі Миронівського водосховища навпроти с.м.т. Луганське Донецької області), а також в аргілітах «сірої зони» з вапняком  $Q_3$  (кар'єр на північний захід від с. Комишуваха Луганської області).

## ОБГОВОРЕННЯ

### Морфологічні особливості одонтоптерид

В колекції викопні птеридосперми роду *Odontopteris* представлені фрагментами молодих та зрілих вай. Серед них переважають фрагменти зрілих листків, які несуть переважно пера останнього порядку, та є один фрагмент листка з пером передостаннього порядку.

Молоді та зрілі листки виявлені у птеридоспермів *Odontopteris schlotheimii*. Фрагмент молодого листка *Odontopteris schlotheimii* має дихотомію рахісу з кутом  $70^\circ$ . Фрагменти молодих вай *Odontopteris schlotheimii* з рахісом 3,5–5 мм несуть великі пір'їнки довжиною більше 4 см (форми *pseudo-blissi*). Ці пір'їнки та верхівкові великі пір'їнки ізольованих пер мають ознаки несегментованих листових пластинок пер на ранній стадії їх розвитку. Великі пір'їнки довжиною понад 4 см та шириною від 10 до 20 мм мають довгасто-еліптичну форму з рівними, хвилястими або городчастими бічними краями та більш-менш звуженою основою. Від товстої середньої жилки в цих пір'їнках відходять бічні жилки, які декілька разів дихотомують. Морфологічна подібність великих пір'їнок листків та верхівкових великих пір'їнок пер останнього порядку, а також присутність цих листових фрагментів разом з перами останнього порядку *Odontopteris schlotheimii* в одних і тих же фітооріктоценозах свідчать про належність цих викопних решток до одного виду птеридоспермів. Онтогенетичні зміни пер останнього порядку *Odontopteris schlotheimii* проявляються у зростаючій сегментації їх листових пластинок, а також зміною розміру та щільності розташування пір'їнок на осях різної товщини. Зрощені пір'їнки довжиною 5 мм і шириною 4–5 мм розташовані на осях 0,3–0,4 мм. Зрощені тільки в нижній своїй частині або дотичні пір'їнки мають довжину 5–9 мм при ширині 4–9 мм та прикріплені до осі шириною 0,5–0,8 мм. Дотичні або віддалені пір'їнки довжиною від 7 до 11 мм і шириною від 6 до 8–9 мм розташовані на осі 1 мм.



Онтогенетичні зміни вай *Odontopteris subcrenulata* виражені в зміні розмірів пір'їнок при зміні товщини осі. Пір'їнки довжиною 5–10 мм і шириною 4–7 мм характерні для пер з віссю товщиною 0,5–1 мм, а пір'їнки довжиною 10–17 мм і шириною 7–9 мм — для пер з віссю товщиною 1–1,5 мм. Пір'їнки переважно віддалені, рідше дотичні.

Онтогенетична мінливість насінних папоротей *Odontopteris cantabrica* також проявляється в зміні розмірів пір'їнок та товщини осей. Пір'їнки довжиною 3–4 мм і шириною 3 мм розташовані на осях 0,3–0,5 мм, довжиною 5–6 мм та шириною 4–5 мм — на осях 0,6–0,7 мм, а завдовжки 7–8 мм при ширині 6 мм — на осях 0,8 мм. Як видно, на відміну від морфологічно близького виду *Odontopteris schlotheimii*, вайі *O. cantabrica* на осях однакової з ним товщини несуть майже вдвічі менші пір'їнки. Це стосується насамперед маленьких пір'їнок довжиною до 5 мм. До того ж важливою відмінністю вай *O. cantabrica* є щільність розташування пір'їнок на осі. У *O. cantabrica* спостерігаються лише дотичні та віддалені пір'їнки, тоді як у *Odontopteris schlotheimii* пір'їнки такого ж діапазону довжини змінюються від зрощених до віддалених. Морфологічні та онтогенетичні відмінності зазначених двох видів доповнюються ще і відмінностями екологічних умов поширення цих насінних папоротей, які будуть розглянуті далі.

Птеридосперми *Odontopteris brardii* та *O. lingulata* представлені перами тільки останнього порядку, які несуть зрілі типові для цих видів пір'їнки без онтогенетичних змін.

**Фаціальна належність та інтерпретація палео-екології одонтоптерид**

Відклади, які вміщують залишки одонтоптерид, представлені переважно алевролітами і піщанистими алевролітами та рідше аргілітами. Ці породи залягають здебільшого в товщах заплавно-дельтового та заплавного генезису нижче вапняків. Лише деякі із одонтоптерид трапляються в озерних фаціях під та між вугільними прошарками та в озерно-лагунних фаціях.

Рослинні залишки *Odontopteris cantabrica* виявлені в аргілітових та алевролітових відкладах озерного генезису разом з більш численними рештками папоротей та хвощевидних. У пограничних московсько-касимовських відкладах перші знахідки цих одонтоптерид приурочені до сірих аргілітів під вугільним пластом  $n_1$  (шахта «Ново-Бутівка» Донецької області) (Фісуненко, 1991).

Крім того, зразки *O. cantabrica* із цього місцезнаходження присутні в колекції викопної флори О. К. Щоголева, що зберігається в ІГН НАН України, та описані в цій статті. В нижньогжельських відкладах ці одонтоптериди виявлені О. К. Щоголевим вище вапняку  $O_6$  (в яру Шевченківський на лівому березі р. Лугань Луганської області) та нижче вапняку  $P_1$  (в яру Широкий Донецької області та в яру Ключовий на лівому березі р. Лугань Луганської області). В яру Шевченківський *Odontopteris cantabrica* трапляються в озерних палево-сірих аргілітах під вугільним прошарком. В яру Ключовий рослинні рештки *Odontopteris cantabrica* знайдені в покрівлі вугільного прошарку  $o_3^3$ , який залягає в товщі озерних аргілітових відкладів з декількома вугільними прошарками. Ці дані свідчать, що впродовж касимовського та на початку гжельського часів одонтоптериди цього виду росли в межах приморських слабо заболочених низин в угрупованнях з домінуючими папоротями.

Поодинокі залишки птеридоспермів *Odontopteris brardii* відомі лише в декількох місцезнаходженнях із нижньо- та середньогжельських відкладів (Щеголев, 1975). Описаний в цій статті екземпляр *O. brardii* виявлено в сірих алевролітових відкладах заплавно-дельтового генезису під вугільним прошарком  $p_4$  (яр на лівому березі р. Лугань на північ від с.м.т. Калинове Луганської області). Ці знахідки свідчать, що птеридосперми *O. brardii*, як дуже нечисленні представники гжельської флори в Донбасі, були поширені в межах дельтових рівнин у ранньо- та середньогжельський часи. Вони росли на помірно вологому та дренажному субстраті, який був властивий для дельтових та заплавних територій в пенсильванії (Falcon-Lang, 2003).

Описані рештки птеридоспермів *Odontopteris lingulata* приурочені до зеленувато-сірих піщано-алевролітових заплавно-озерних відкладів нижче вапняку  $P_6$  (яр на лівому березі Миронівського водосховища), що вказує на поширення цих одонтоптерид на заплавних рівнинах у середньогжельський час. Для знахідок *O. lingulata*, вказаних О. К. Щоголевим із верхньої частини гжельського ярусу (Щеголев, 1975), фаціальна належність не відома.

Літолого-фаціальні ознаки відкладів, що несуть залишки насінних папоротей *Odontopteris schlotheimii*, свідчать про зміну ареалу та екологічних умов зростання цих одонтоптерид упродовж гжельського часу. Перші *O. schlotheimii* виявлені в озерних відкладах з ознаками аридного

осадконакопичення, які представлені товщею червоно-бурих, бурих та зеленувато-сірих аргілітів (нижня частина ключового горизонту, між вапняками  $O_6^1$  та  $O_7$ , в яру Ключовий на лівому березі р. Лугань біля с.м.т. Калинове Луганської області). В розрізі троїцького горизонту (араукаритова світа) ці одонтоптери приурочені до зеленувато-сірих алевротів та аргілітів озерно-дельтового генезису (нижче вапняку  $P_4$ , в яру на правому березі р. Лугань біля с. Воздвиженка Донецької області) та зеленувато-сірих алевролітів заплавного та озерно-заплавного генезису (нижче вапняку  $P_6$ , в яру на лівому березі Миронівського водосховища навпроти с.м.т. Луганське Донецької області). У верхньогжельських відкладах вискрівського горизонту (картамиська світа) *Odontopteris schlotheimii* виявлені в сірих озерних аргілітах («сіра зона» з вапняком  $Q_3$ , в кар'єрі на північний захід від с. Комишуваха Луганської області) та в червоно-бурих лагунно-озерних аргілітах (вище вапнякового горизонту  $Q_5$ , в св. А-4395 та А-4377). Ці червоноколірні осадові відклади, які є ознакою аридного літогенезу (Страхов, 1963), та виявлені рештки *Sphenopteridium germanicum* (Weiss) Kerp et DiMichele та *Otovicia hypnoides* (Brongniart) Kerp разом з одонтоптеридами, які відносять до характерних елементів сезонно-сухої рослинності (Falcon-Lan, 2003; DiMichele, 2014; DiMichele et al., 2007), свідчать про поширення одонтоптеридних птеридоспермів у пізньогжельський час на територіях з сезонно-сухими умовами. За наведеними даними та враховуючи палеогеографічні умови пізньопенсильванського рослинного покриву (Бояріна, 2021), можна зробити висновок, що насінні папороті *Odontopteris schlotheimii* в ранньо- та середньогжельський часи були поширені на дельтових та заплавних рівнинах з помірно вологими умовами, а в пізньогжельський час — на помірно вологих приморських низинах та на прилагунних рівнинах з сезонно-сухими умовами.

Зміна ареалів виявлена і для птеридоспермів *Odontopteris subcrenulata*. В Донбасі насінні папороті цього виду більшу частину пізнього пенсильванію (стефану) входили до складу сезонно-сухої рослинності річкових долин (Бояріна, 2021). Про це свідчать викопні рештки *Odontopteris subcrenulata*, які знайдені в сірих та зеленувато-сірих алевролітових заплавно-озерних відкладах касимовського та гжельського віків, а саме між вугільними прошарками  $n_3^1$  і  $n_3^2$  під вапняком  $N_5^1$

(кар'єр біля залізничної станції Картанаш), нижче вапняку  $P_5^0$  (яр Миронівський) та нижче вапняку  $P_6$  (яр на лівому березі Миронівського водосховища), а також у сірих аргілітах озерного генезу в «сірій зоні» з вапняком  $Q_3$  (кар'єр на північний захід від с. Комишуваха). Флористичний склад рослинних решток та фаціальна характеристика відкладів у місцезнаходженні Картанаш описані О. К. Щоголевім (Полетаєв та ін. 2011). На основі фаціальної належності порід з рештками одонтоптерид у зазначених місцезнаходженнях можна зробити висновок, що в касимовський та ранньогжельський часи птеридосперми *Odontopteris subcrenulata* були поширені на заплавних рівнинах та схилах річкових долин з сезонно-сухими умовами, а в пізньогжельський час росли на приморських низинах в умовах прогресуючої аридизації клімату та значного скорочення річкових ландшафтів.

#### ВИСНОВКИ

В результаті вивчення насінних папоротей роду *Odontopteris* (Brongniart) Sternberg, зібраних із верхньопенсильванських відкладів Донецького басейну, описані морфологічні особливості молодих листків та онтогенетичні зміни пер та пір'їнок *Odontopteris schlotheimii*, онтогенетична мінливість пер останнього порядку *Odontopteris subcrenulata* і *O. cantabrica* та морфологія пер останнього порядку та пір'їнок *Odontopteris brardii* і *O. lingulata*.

На основі літолого-фаціальних ознак відкладів, які вміщують залишки одонтоптерид, реконструйовані еколого-ландшафтні умови їх поширення. Впродовж касимовського та гжельського віків різні види птеридоспермів роду *Odontopteris* росли у межах приморських вологих низин, дельтово-заплавних рівнин з помірно вологим і дренажним субстратом та на прилагунних рівнинах з сезонно-сухими умовами.

#### ПОДЯКИ

Автор висловлює подяку анонівному рецензенту, рекомендації якого підвищили наукову цінність роботи. Дослідження проведені в рамках програмно-цільової та конкурсної тематики НАН України та профінансовані за бюджетною програмою «Підтримка розвитку пріоритетних напрямів наукових досліджень» (КПКВК 6541230).

REFERENCES

- Boyarina N. I., 2006. Late Carboniferous *Odontopteris* Brongniart of the Donets Basin: morphology, facies confinement and distribution. Kyiv. *Suchasni naprjamky ukrainskoi geologichnoyi nauky*. Pp. 182–189. (In Russian).
- Boyarina N. I., 2007. Morphological analysis of foliage and seeds of *Odontopteris osmundaeformis* (Schlotheim) Zeiller from the Gzhelian deposits of the Donetsk Basin. *Paleontologichni doslidzhennya v Ukraini: istoriya, suchasnij stan ta perspektivi*. Kyiv. Pp. 100–104. (In Russian).
- Boyarina N. I., 2016. Middle and Upper Carboniferous (Pennsylvanian) megafloral zones of the Donets Basin. *Geologichnij žurnal*. № 1 (354). Pp. 21–35. (In Russian). DOI: <https://doi.org/10.30836/igs.1025-6814.2016.1.97280>
- Boyarina N. I., 2021. Main stages of development of the late Carboniferous flora and vegetation in the Donets Basin as the basis of justification of regional stratigraphic units at the palaeoecosystem level. *Collection of scientific works of the Institute of Geological Sciences of NAS of Ukraine*. Vol. 14. Pp. 117–128. (In Ukrainian). <https://doi.org/10.30836/igs.2522-9753.2021.229211>
- Glushenko N. V., Ivanov V. K., Lapkin I. Ju., Podobya B. G., Shchogolev, A.K., 1962. The Rotliegend flora in the Schwagerine beds of the Donetsk Permian. *Doklady AN SSSR*. Vol. 145, № 1. Pp. 157–159. (In Russian).
- Poletaev V. I., Vdovenko M. V., Shchogolev O. K., Boyarina N. I., Makarov I. A., 2011. Stratotypes of the Carboniferous and Lower Permian regional stratigraphical subdivisions of the Don-Dnieper Depression. *Logos*, Kyiv. 236 p. (In Ukrainian).
- Strahov N. M., 1963. Types of lithogenesis and their evolution in the history of the Earth. *Gosgeoltekhizdat*, Moscow. 535 p. (in Russian).
- Fisunencko O. P., 1991. Zonal phytostратigraphical scale of the Lower and Middle Carboniferous of the Donets Basin. *Geologichnij žurnal*. № 3 (258). Pp. 55–64. (In Russian).
- Shchogolev O. K., 1960. On the question of the Carboniferous and Permian boundary in the Donets Basin. *Geologichnij žurnal*. Vol. 20, № 1 (70). Pp. 47–57. (In Ukrainian).
- Shchegolev A. K., 1975. The flora and vegetation evolution of the territory of the southern European part of the USSR from the end of the middle Carboniferous to the beginning of the Permian. Volume and dismemberment of the upper Carboniferous, Stephanian. *The Carboniferous stratigraphy and geology of coal-bearing formations of the USSR: Proceedings of the VII International Congress on Carboniferous Stratigraphy and Geology*. Nedra, Moscow. Pp. 101–108. (In Russian).
- Brongniart A. T., 1822. Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles en général, et sur ceux des terrains de sediment supérieur en particuliere. *Mémoires du Muséum d'histoire naturelle*. Vol. 8. Pp. 203–240.
- Cleal C. J., Shute C. H., 1991. Proposal to conserve *Odontopteris* (Brongniart) Sternberg (Fossiles) against *Odontopteris* Bernhardi (Schizaeaceae). *Taxon*. Vol. 40. Pp. 130–132.
- Cleal C. J., Shute C. H., 2012. The systematic and palaeoecological value of foliage anatomy in Late Paleozoic
- Боярина Н. И. Позднекаменноугольные *Odontopteris* Brongniart Донецкого бассейна: морфология, фаціальная приуроченность и распространение. *Suchasni naprjamky ukrainskoi geologichnoyi nauky*. Київ, 2006. С. 182–189.
- Боярина Н. И. Морфологический анализ листвы и семян *Odontopteris osmundaeformis* (Schlotheim) Zeiller из гжельских отложений Донецкого бассейна. *Палеонтологічні дослідження в Україні: історія, сучасний стан та перспективи*. Київ, 2007. С. 100–104.
- Боярина Н. И. Макрофлористические зоны среднего и верхнего карбона (пенсильванской подсистемы) Донецкого бассейна. *Геол. журн*. 2016. № 1(354). С. 21–35. DOI: <https://doi.org/10.30836/igs.1025-6814.2016.1.97280>
- Боярина Н. И. Основні етапи розвитку пізньокаменноугольних флори та рослинності Донецького басейну як основа обґрунтування регіональних стратонів на палеоекологічному рівні. *Збірник наукових праць Інституту геологічних наук НАН України*. Т. 14, вип. 1. Київ, 2021. С. 117–128. <https://doi.org/10.30836/igs.2522-9753.2021.229211>
- Глушенко Н. В., Иванов В. К., Лапкин И. Ю., Подоба Б. Г., Щоголев А. К. Флора красного лежня в швагериновых слоях донецкой перми. *Доклады АН СССР*. 1962. Т. 145, № 1. С. 157–159.
- Полетаев В. И., Вдовенко М. В., Щоголев О. К., Боярина Н. И., Макаров И. А. Стратотипы региональных стратиграфических подразделов карбона и нижней перми Доно-Днепровского прогиба. Київ: Логос, 2011. 236 с.
- Страхов Н. М. Типы литогенеза и их эволюция в истории Земли. Москва: Госгеолтехиздат, 1963. 535 с.
- Фисуненко О. П. Зональная фитостратиграфическая шкала нижнего и среднего карбона Донецкого бассейна. *Геол. журн*. 1991. № 3 (258). С. 55–64.
- Щоголев О. К. До питання про межу карбону і пермі в Донецькому басейні (за даними викопної флори). *Геол. журн*. 1960. Т. 20, № 1 (70). С. 47–57.
- Щеголев А. К. Эволюция флоры и растительности территории юга европейской части СССР с конца среднего карбона до начала перми. Объем и расчленение верхнего, стефанского, отдела каменноугольной системы. *Стратиграфия карбона и геология угленосных формаций СССР: Материалы VII международного Конгресса по стратигр. и геол. карбона*. Москва: Недра, 1975. С. 101–108.
- Brongniart A. T. Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles en général, et sur ceux des terrains de sediment supérieur en particuliere. *Mémoires du Muséum d'histoire naturelle*. 1822. Vol. 8. P. 203–240.
- Cleal C. J., Shute C. H. Proposal to conserve *Odontopteris* (Brongniart) Sternberg (Fossiles) against *Odontopteris* Bernhardi (Schizaeaceae). *Taxon*. 1991. Vol. 40. P. 130–132.
- Cleal C. J., Shute C. H. The systematic and palaeoecological value of foliage anatomy in Late Paleozoic medullosan seed-plants. *J. Syst. Paleontol*. 2012. Vol. 10 (4). P. 765–800.



medullosan seed-plants. *J. Syst. Paleontol.* Vol. 10 (4). Pp. 765–800.

DiMichele W.A., 2014. Wetland-dryland vegetational dynamics in the Pennsylvanian Ice Age tropics. *International Journal of Plant Sciences*. V. 175. Pp. 123–164.

DiMichele W.A., Chaney D. S., Nelson W. J., Lucas S. G., Looy C. V., Quick K. & Wang J., 2007. A low diversity, seasonal tropical landscape dominated by conifers and peltasperms: Early Permian Abo Formation, New Mexico. *Rev. Palaeobot. Palynol.* № 145. Pp. 249–273.

Doubinger J., 1956. Contribution à l'étude des flores Autuno-Stéphaniennes. *Mém. Soc. Géol. France*. Vol. 75. Pp. 1–175.

Falcon-Lang H. J., 2003. Late Carboniferous tropical dryland vegetation in an alluvial-plain setting, Joggins, Nova Scotia, Canada. *Palaios*. № 18 (3). Pp. 197–211.

Knight J., 1983. The stratigraphy of the Stephanian rocks of the Sabero Coalfield, León (NW Spain) and an investigation of the fossil flora. *Palaeontographica*. Abt. B 187 (4–6). Pp. 155–248.

Krings M., Klavins S. D., Taylor T. N., Taylor E. L., Serbet R., Kerp H., 2006. Frond architecture of *Odontopteris brardii* (Pteridospermopsida, ? Medullosales): new evidence from the Upper Pennsylvanian of Missouri, U.S.A. *J. Torrey Bot. Soc.* 133 (1). Pp. 33–45

Laveine J.-P., Oudoire Th., 2016. Morphological analysis of the Grand'Eury 1890 large frond fragment attributed to *Odontopteris reichiana*, from the Late Pennsylvanian (Stephanian) of the Gard coalfield (SE of Massif Central, France). Morphological and taxonomical considerations of the odontopterids. Erection of *Cyrillopteris* gen. nov. *Palaeontographica*. Abt. B. Vol. 294 (1–4). Pp. 1–83.

Němejc F., 1949. Odontopterids and Mixoneurae of the Permocarboniferous of Bohemia (a preliminary study). *Sbor. Nár. Mus. Praha*. Vol. 5 B. Pp. 3–31.

Potonié H., 1903. *Odontopteris minor*. In H. Potonié (ed.), *Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen*. Lieferung II, № 24. Königliche Geologische Landesanstalt und Bergakademie, Berlin, Germany.

Potonié H., 1904. *Odontopteris reichiana*. In H. Potonié (ed.), *Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen*. Lieferung I, № 13. Königliche Geologische Landesanstalt und Bergakademie, Berlin, Germany.

Remy W., Remy R., 1977. Die Floren des Erdaltertums. Glückauf Verlag, Essen, Germany. 468 p.

Šimůnek Z., Cleal C. J., 2004. Small-pinnuled odontopterid medullosaleans from the middle and upper Stephanian of central Bohemia and Saar-Lorraine. *Rev. Palaeobot. Palynol.* Vol.129. Pp. 21–38.

Sternberg K., 1825. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Regensburg. 48 p., XLII Taf.

Wagner R. H., 1964. Stephanian B flora from the Ciñera-Matallana coalfield (León) and neighbouring outliers. II, *Mixoneura, Reticulopteris, Linopteris* and *Odontopteris*. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*. Vol. 75. Pp. 5–56.

DiMichele W. A. Wetland-dryland vegetational dynamics in the Pennsylvanian Ice Age tropics. *International Journal of Plant Sciences*. 2014. Vol. 175. P. 123–164.

DiMichele W.A., Chaney D. S., Nelson W. J., Lucas S. G., Looy C. V., Quick K. & Wang J. A low diversity, seasonal tropical landscape dominated by conifers and peltasperms: Early Permian Abo Formation, New Mexico. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2007. № 145. P. 249–273.

Doubinger J. Contribution à l'étude des flores Autuno-Stéphaniennes. *Mém. Soc. Géol. France*. 1956. Vol. 75. P. 1–175.

Falcon-Lang H. J. Late Carboniferous tropical dryland vegetation in an alluvial-plain setting, Joggins, Nova Scotia, Canada. *Palaios*. 2003. № 18 (3). P. 197–211.

Knight J. The stratigraphy of the Stephanian rocks of the Sabero Coalfield, León (NW Spain) and an investigation of the fossil flora. *Palaeontographica*. 1983. Abt. B 187 (4–6). P. 155–248.

Krings M., Klavins S. D., Taylor T. N., Taylor E. L., Serbet R., Kerp H. Frond architecture of *Odontopteris brardii* (Pteridospermopsida, ? Medullosales): new evidence from the Upper Pennsylvanian of Missouri, U.S.A. *J. Torrey Bot. Soc.* 2006. № 133 (1). P. 33–45.

Laveine J.-P., Oudoire Th. Morphological analysis of the Grand'Eury 1890 large frond fragment attributed to *Odontopteris reichiana*, from the Late Pennsylvanian (Stephanian) of the Gard coalfield (SE of Massif Central, France). Morphological and taxonomical considerations of the odontopterids. Erection of *Cyrillopteris* gen. nov. *Palaeontographica*. 2016. Abt. B. Vol. 294 (1–4). P. 1–83.

Němejc F. Odontopterids and Mixoneurae of the Permocarboniferous of Bohemia (a preliminary study). *Sbor. Nár. Mus. Praha*. 1949. Vol. 5B. P. 3–31.

Potonié H. *Odontopteris minor*. In H. Potonié (ed.), *Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen*. Lieferung II, № 24. Königliche Geologische Landesanstalt und Bergakademie, Berlin, Germany. 1903.

Potonié H. *Odontopteris reichiana*. In H. Potonié (ed.), *Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen*. Lieferung I, № 13. Königliche Geologische Landesanstalt und Bergakademie, Berlin, Germany. 1904.

Remy W., Remy R. Die Floren des Erdaltertums. Glückauf Verlag, Essen, Germany. 1977. 468 p.

Šimůnek Z., Cleal C. J. Small-pinnuled odontopterid medullosaleans from the middle and upper Stephanian of central Bohemia and Saar-Lorraine. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2004. Vol.129. P. 21–38.

Sternberg K. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Regensburg, 1825. 48 p., XLII Taf.

Wagner R. H. Stephanian B flora from the Ciñera-Matallana coalfield (León) and neighbouring outliers. II, *Mixoneura, Reticulopteris, Linopteris* and *Odontopteris*. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*. 1964. Vol. 75. P. 5–56.

**МОРФОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ ТА ПАЛЕОЕКОЛОГІЯ НАСІННИХ ПАПОРОТЕЙ РОДУ ODONOPTERIS...**

Weiss C. E., 1870. Studien über Odontopteriden. *Zeitschr. d. deutschen Geol. Ges.* Vol. 22. Pp. 853–888.

Zeiller R., 1900. *Eléments de Paléobotanique*. Georges Carré & C. Naud, Paris. 421 p.

Weiss C. E. Studien über Odontopteriden. *Zeitschr. d. deutschen Geol. Ges.* 1870. Vol. 22. P. 853–888

Zeiller R. *Eléments de Paléobotanique*. Georges Carré & C. Naud, Paris. 1900. 421 p.

Manuscript received March 10, 2022;  
revision accepted May 29, 2022.

Інститут геологічних наук НАН України,  
Київ, Україна