



УДК 582.35:575.833/4

## **Анатомо-морфологические адаптации равноспорового папоротника *Crepidomanes latealatum* (Hymenophyllaceae) к специфическим условиям среды**

Н. М. Державина

*Орловский государственный университет им. И. С. Тургенева, ул. Комсомольская, 95, г. Орел, 302026, Россия.*

*E-mail: d-nm@mail.ru*

**Ключевые слова:** адаптации, петрофит, пойкилогидричность, протостела, условия среды, эпифит.

**Аннотация.** В ходе исследования выявлены адаптации равноспорового папоротника *Crepidomanes latealatum* (Bosch) Copel. к петрофитному и эпифитному образу жизни на организменном и клеточно-тканевом уровнях: длиннокорневищные ползучие биоморфы, растущие как на плоских поверхностях камней, так и на основаниях стволов с небольшим количеством нанесенного на них перегноя; ажурные и вечнозеленые вайи, обеспечивающие максимальную поверхность соприкосновения с окружающей средой и позволяющие фотосинтезировать круглогодично в условиях крайне затененных микробиотопов; полифункциональные трихомы, являющиеся защитным приспособлением, препятствующие избыточному испарению, способствующие поглощению и удержанию влаги и закреплению растения в почве; способность впадать в криптобиоз и обитание в моховых синузиях, решающие проблему обезвоживания в течение короткого периода в условиях экстремальной гидратуры среды; редукция мезофилла до одного слоя, а также апострофное и эпистрофное положение хлоропластов, позволяющее эффективно усваивать свет низкой интенсивности. Низкая интенсивность фотосинтеза в условиях затенения компенсируется столь же низкой интенсивностью дыхания, в результате складывается положительный баланс фотосинтеза, позволяющий папоротнику накапливать биомассу. В ходе адаптациогенеза *Crepidomanes latealatum* смог подняться на высокий уровень морфологической и экологической специализации. В результате редукции сформировались структуры, компенсирующие слабое освещение и повышенную гидратуру, произошло стирание границ между органами и их трансформация в новые структуры со сменой функций. Эффективной оказалась тактика избегания засухи, поскольку этот папоротник занимает достаточно сырые даже в сезонном климате азональные местообитания в моховых синузиях – скалы и камни вблизи источников воды, специфические микрониши на комлях стволов и др. В условиях же водного стресса он способен впадать в криптобиоз и восстанавливать гидратуру клеток при наступлении благоприятных условий.

## **Anatomical and morphological adaptations of homosporous fern *Crepidomanes latealatum* (Hymenophyllaceae) to specific environmental conditions**

N. M. Derzhavina

*Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education “Orel State University named after I. S. Turgenev”  
Komsomolskaya, 95, Orel, 302026, Russia*

**Keywords:** adaptations, environment conditions, epiphyte, petrophyte, poikilohydricity, protostele.

**Summary.** In the course of the study, adaptations of the homosporous fern *Crepidomanes latealatum* (Bosch) Copel. to the petrophytic and epiphytic mode of life at the organismic and cell-tissue levels were revealed. These are the following: long rhizomatous creeping biomorphs growing both on flat surfaces of stones and on the bases of trunks with a small amount of humus applied to them; openwork and evergreen fronds, providing the maximum surface of contact with the environment and allowing photosynthesis year-round in conditions of extremely shaded microhabitats; multifunctional trichomes, which are a protective device, preventing excessive evaporation, contributing to the absorption and retention of moisture and consolidation of the plant in the soil; the ability to flow into cryptobiosis and dwelling in moss sinuses for solving the problem of dehydration for a short period in the conditions of extreme hydration of the environment; reduction of mesophyll to one layer, as well as the apostrophic and epistrophic position of chloroplasts for effectively absorbing light of low intensity. The low intensity of photosynthesis under shading conditions is compensated by the equally low intensity of respiration, resulting in a positive balance of photosynthesis, allowing the fern to accumulate biomass. In the course of adaptationogenesis *Crepidomanes latealatum* was able to rise to a high level of morphological and ecological specialization. As a result of the reduction, structures were formed to compensate for poor lighting and increased hydration, there was a blurring of the boundaries between the organs and their transformation into new structures with the change of functions. The tactics of drought avoidance was effective because this fern is quite rare in seasonal climate azonal habitats in the moss synusia – rocks and stones near water sources, specific microniches on the butt of the trunks and etc. In conditions of water stress it is able to fall into cryptobiosis and to restore hydration of cells under favorable conditions.

### Введение

В последние годы изучение представителей сем. Нуменофиллацеве направлено прежде всего на выяснение их молекулярной филогении и систематики (Pryer et al., 2001; Ebihara et al., 2006, 2007; Nitta, 2006; Hennequin et al., 2008; Dubuisson et al., 2013; etc.). Однако вопросам анатомии и морфологии их отдельных органов и структур тоже уделяется внимание (Duckett et al., 1996; Schneider, 2000; Dubuisson et al., 2003, 2011; White, Turner, 2017; etc.). Некоторую информацию о строении органов гименофилловых можно почерпнуть из описаний видов семейства и различных сводок о папоротниках (Sharma, 1960; Rao, Khare, 1965; Vareschi, 1969; Lellinger, 1984; Kramer, Lellinger, 1990; etc.).

Для понимания процессов адаптации этого своеобразного семейства равноспоровых «пленчатых» папоротников необходим комплексный анализ их необычной анатомии и морфологии в связи с освоением специфических экологических ниш.

Представители этого семейства ведут не только наземный, но и петрофитный и эпифитный образ жизни. Известно, что среда обитания эпифитов уникальна по своим важнейшим физическим характеристикам (Benzing, 1987) и в то же время до известной степени сходна с местобитаниями петрофитов. Неудивительно, что исследованный нами равноспоровый папоротник *Crepidomanes latealatum* (Bosch) Copel. встречается не только на основаниях стволов деревьев, но и обитает на влажных скалах (в Юго-Восточной Азии). В обоих случаях нерегулярное водоснабжение у него сочетается с нехваткой почвы и часто – с одинаковыми условиями освещения.

Условия обитания на деревьях изменяются от оснований стволов к верхним частям кроны (стратификация условий). Накопление перегноя, отток воды с дерева, интенсивность освещения и др. напрямую связаны с тем, в какой части ствола или кроны обитают эпифиты. Главные лимитирующие факторы, обеспечивающие вертикальное распределение эпифитов на стволах и в кронах форофитов (по микроклиматическому градиенту), – свет и вода. Но если под пологом леса особенности влаго- и теплообеспеченности значительно смягчаются, то в верхней части крон влагообеспеченность снижается, а теплообеспеченность усиливается.

Как известно, эпифиты самых нижних частей стволов, к числу которых относится исследованный папоротник, живут в довольно постоянных условиях водоснабжения, но вынуждены мириться со значительным затенением. Петрофитные формы чаще находятся в условиях так называемого «пульсирующего водоснабжения» (Benzing, 1987).

В этой связи представляет несомненный интерес и является целью нашего исследования выявление анатомо-морфологических особенностей «пленчатого» папоротника *Crepidomanes latealatum*, которые позволили ему адаптироваться к специфическим условиям обитания.

### Материал и методы

Материал для исследования собран на комле ствола *Ficus* sp. на о. Мияджима (Япония) (эпифитный образ жизни папоротника) (рис. 1), кроме этого, использованы сборы Н. И. Шориной и профессора К. Кондо в окр. г. Хиросима (Япония) в криптомериевом лесу в моховой подушке

на камнях (петрофитный образ жизни папоротника).

В исследовании применена методика анализа фотосинтетического аппарата растений, предложенная А. Т. Мокроносовым (Mokronosov, 1978; Mokronosov, Vorzenkova, 1978), которая включает комплексный анализ фотосинтетического аппарата растений на разных уровнях его организации: а) вайи, б) клеток мезофилла, в) пластидного аппарата.

Поперечные срезы вай, черешка и ризома сделаны по общепринятой методике (Barykina, et al., 2004) лезвием бритвы от руки и с помощью замораживающего микротом (с замораживающим столиком на полупроводниках) и изучены методом световой микроскопии. Проводящие элементы ксилемы, мезофилл вай и склеренхима проанализированы на мацерированном материале. Поверхность вай изучена на сканирующем микроскопе JEOL JSM 35C (Япония). Тип черешка вайи определен по Y. Ogura (1972).

Короткими ризомами (Lyubarskij, 1963) считали те, годичный прирост которых не превы-

шал 1–2 см, длинными – с годичным приростом в 3–5 см. При определении типа ветвления ризома использованы представления классиков-морфологов W. Troll (1937) и K. Goebel (1928), различавших у папоротников два типа ветвления: акрогенное, при котором боковые почки и дочерние оси возникают на материнской оси ризома вблизи его апекса из промеристем, и филлогенное, при котором боковые почки возникают на филлоподиях вай, обычно на их абаксиальной поверхности. Термин «неэффективно вегетативно размножающиеся» папоротники использован вслед за И. И. Гуреевой (Gureyeva, 2001). К слабо вегетативно разрастающимся (Gureyeva, 2001) или вегетативно малоподвижным (неявнополицентрическим: Сенорорупуляції ..., 1976) отнесены спорофиты, ризома которых мало прирастают в длину в горизонтальном направлении (от нескольких миллиметров до 1–2 см) и занимают небольшую площадь.

#### Результаты и их обсуждение

*Crepidomanes latealatum*, как было указано ранее, помимо эпилитного ведет и эпифитный образ жизни на комлях и основаниях стволов, заселяясь туда часто вместе со мхами, являясь, таким образом, факультативным бриофилом (Derzhavina, 2010). Известно, что зеленый ковер мхов способствует накоплению влаги и ее удержанию. Обычно представители Hymenophyllaceae заселяют места, микроклимат которых отличается достаточной влажностью, неподвижностью воздуха и значительным затенением. Зато низкие температуры, по указанию Т. Д. Суровой (Surova, 1978), не являются лимитирующим фактором, тормозящим распространение этих папоротников на север.

По данным D. R. Farrar (1993), гаметофиты гименофилловых папоротников способны выжить даже в таких регионах, как северная Аляска.

**Морфология.** Ризом у средневозрастных спорофитов имеет толщину от 0,7 до 1,0 мм (тонкий). Он плагиотропный, дорсивентральный, слабо ветвящийся с хорошо развитыми междоузлиями длиной от 30,0–40,0 до 60,0 мм, на всем протяжении коричневого цвета (рис. 1). На дорзальной стороне ризома расположены в двух ортостихах (дистихоидный филлотаксис) монорморфные вайи (трофоспорофиллы). Они тонкие, трижды анадромно перисторассеченные, пойкилогидричные (способны к инактивации жизнен-



Рис. 1. Папоротник *Crepidomanes latealatum* (Bosch) Copel.: А – внешний вид особи; В – *C. latealatum* на комле ствола *Ficus* sp. на о. Мияджима (Япония).

ных процессов в условиях водного дефицита). Однако состояние обезвоживания у гиенофилловых ограничено коротким периодом (несколько часов) (Hietz, Briones, 1998; Nitta, 2006). Слабо крылатый черешок хорошо развит, основание вайи слегка расширено (рис. 1, 2A). Длина вайи до 20 см. Отделительный слой не образуется. Вайи разрушаются постепенно, начиная с мезофилла между жилками, и живут более года (вечнозеленое растение). Жилкование анадромное, открытое дихотомическое (рис. 2A). Сорусы градатные с базипетальным развитием спорангиев. Покрывальце трубчатое. За счет базальной меристемы ложе растет неограниченно долго, свешиваясь

в виде нити за пределы покрывальца (рис. 2B). Споры хлорофиллсодержащие.

От вентральной стороны ризома отходят образования, напоминающие придаточные корни длиной до 80 мм, ветвящиеся до 2–3 порядков. Они расположены обычно в один ряд, хотя иногда выявляются два более или менее выраженных ряда. Н. Shneider (2000), изучавший морфологию и анатомию корней Нуменофиллацеае, установил, что эти образования у видов рода *Crepidomanes* C. Presl, подрода *Crepidomanes* (C. Presl) Prantl, секции *Crepidomanes* (C. Presl) Prantl представляют собой «корнеподобные ризома», сочетающие признаки корней и ризомов.

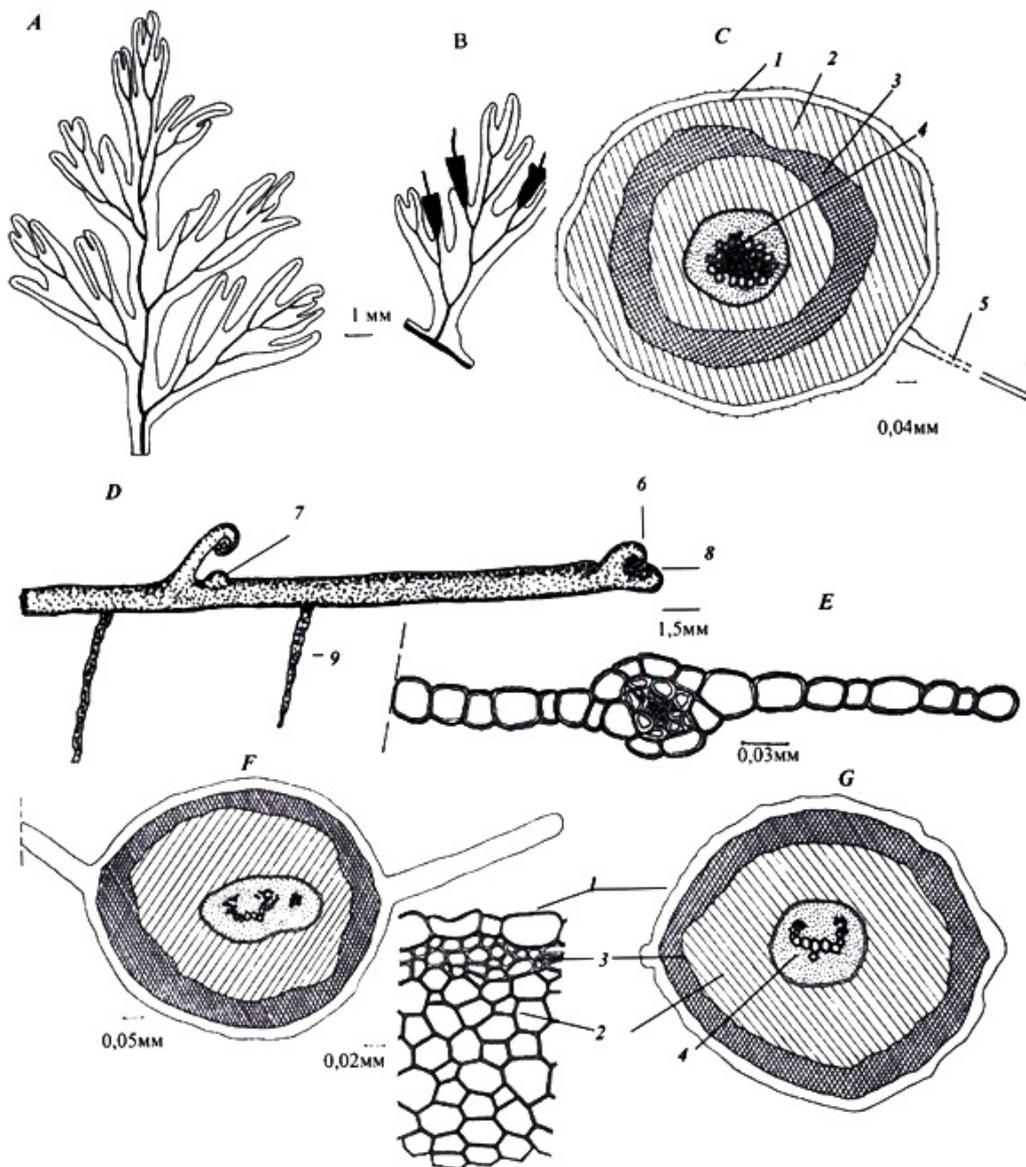


Рис. 2. *Crepidomanes latealatum* (Bosch) Copel.: A – стерильный сегмент вайи; B – фертильный сегмент вайи; C – схема поперечного среза ризома: 1 – эпидерма, 2 – основная паренхима, 3 – склеренхима, 4 – протостела, 5 – трихома; D – фрагмент дистальной части ризома (трихомы удалены): 6 – зачаток вайи, 7 – зачаток ризома, 8 – апекс, 9 – корнеподобный орган; E – фрагмент поперечного среза вайи; F, G – схемы поперечного среза черешка под пластинкой вайи (слева) и в основании.

Они частично аналогичны корням, но гомологичны ризомам. В связи с этим их природу нередко трактуют неправильно, исходя из концепции «железной триады органов». В отличие от корней они закладываются экзархно, апикальная клетка трехгранная (у корней – четырехгранная), лишены корневого чехлика, покрыты трихомами, протоксилема от эндархной до мезархной, редко, как у корней, – экзархная, имеют в клетках хлоропласты, покрыты кутикулой, снаружи они от зеленого до черного цвета. В отличие от ризомов они не несут вай, однако могут образовывать их рудименты и нарастают дихотомически.

Ризом, зачатки вай и боковых ризомов, основания развернувшихся вай и корнеподобные структуры одеты густыми однорядными многоклеточными трихомами светло-коричневого цвета, до 5 мм дл. и до 16 мкм шир. К. Prantl (1875) называл подобные образования у Hymenophyllaceae ризинами (Rhizinen), J. G. Wessels Boer (1962) – ризоидами. Изредка встречаются более короткие волоски шириной до 55 мкм. Н. Shneider (2000), опираясь на классификацию трихом гименофилловых, предложенную J. G. Duckett et al. (1996), считает, что у видов семейства можно выделить два типа трихом: 1) корневые волоски; 2) трихомы на ризомах и вайях: а) долгоживущие, многоклеточные однорядные или звездчатые, б) короткоживущие, булабовидные двухклеточные, железистые, в) волоски, названные им «адгезивными», которые помогают корнеподобным ризомам и главному ризому (иногда черешку и рахису вай) прикрепляться к субстрату. Автор полагает, что среди них могут встречаться трихомы с хлоропластами, о которых писал J. G. Duckett et al. (1996). Нами такие трихомы не обнаружены.

Боковые ризомеры закладываются на главной оси редко, нерегулярно, максимально приближаясь к филлоподиям вай, и занимают почти «пазушное» положение (рис. 2D). Таким образом, *C. latealatum* принадлежит к акрогенно ветвящимся папоротникам в понимании К. Goebel (1928) и W. Troll (1937) и, в соответствии с точкой зрения последнего автора, имеет модификацию *Davallia*-типа ветвления, которое им оценивается как переходный вариант к аксиллярному ветвлению. По представлениям R. Imaichi (2008), это экстра-аксиллярное ветвление у папоротников.

На основании сказанного можно заключить, что биоморфы средневозрастных спорофитов – это безрозеточные, длинно-тонкокорневищные,

ползучие, дорсивентральные, вечнозеленые, травянистые многолетники, неявно полицентрические, слабо вегетативно разрастающиеся, неэффективно вегетативно размножающиеся гемикриптофиты.

**Анатомия.** Если по своей морфологии ризом дорсивентрален, то на поперечном срезе через «междоузлие» он явно радиального строения и лишь слегка сжат по высоте (рис. 2C). По всему периметру, как было отмечено ранее, он одет многоклеточными однорядными трихомами. Под эпидермой обнаруживаются тонкостенные клетки основной паренхимы, кольцо одревесневших волокон склеренхимы из 3–4-х слоев и вновь клетки паренхимы и эндодерма. Иногда одревесневшие слои клеток примыкают к стеле. Это так называемая гетерогенная кора, характерная для гименофилловых, ведущих колониальный образ жизни (Dubuisson et al., 2011). Проводящая система ризома представлена протостелой.

G. Karsten (1895) обратил внимание на то, что виды сем. Hymenophyllaceae не поедаются улитками, поскольку утолщенные наружные стенки их клеток инкрустированы кремнеземом. Ссылаясь на исследования G. Mettenius (1864) и К. Prantl (1875), он показал, что покровные клетки ("Deckzellen"), выполняют подобную роль, только если располагаются, например, тяжами в ризоме близко к поверхности под эпидермой. Подобные структуры, называемые иначе "stegmata" (Wessels, 1962), нами не обнаружены.

По анатомическому строению вайи *Crepidomanes latealatum* (как и других гименофилловых) уникальны. Такой тип строения не встречается у других папоротников и не свойствен цветковым растениям. Отличительная особенность этих вай – отсутствие кутикулы, устьиц и межклетников (рис. 2E). Пластинка вайи на поперечном срезе состоит из одного слоя паренхимных клеток разнообразной формы. В мацерированном материале они округло-треугольные или многогранные, слегка вытянутые параллельно жилкам. Минимальная толщина однослойных пластинок вай у *Crepidomanes latealatum* – 69,3 мкм важна в сильно затененных местах. Для сравнения: *Polypodium vulgare* – 261,0 мкм, *Pyrrosia petiolosa* – 556,6 мкм (Derzhavina, 2008). У этих однослойных вай минимален и сухой вес единицы площади (74,1 мг/дм<sup>2</sup>). Для сравнения: у мезофита *Polypodium vulgare* – 412,8 мг/дм<sup>2</sup>, у субксерофита *Pyrrosia petiolosa* – 1200 мг/дм<sup>2</sup> (Derzhavina, 2008).

Все клетки однослойного мезофилла с хлоропластами, причем хлоропласты занимают апо-

строфное (параллельное верхней периклиальной стенке) и эпистрофное (параллельно нижней периклиальной стенке) положение, максимально экспонируясь свету. Среднее их число в 1 клетке – невелико (49,7), зато объем одного хлоропласта (98,2 мкм<sup>3</sup>) превышает более чем в 2 раза объем одного хлоропласта, например, у мезофита *Polypodium vulgare* (44,4 мкм<sup>3</sup>). Интересной особенностью вида является гомойохлорофитизм: хлоропласты при обезвоживании сохраняются и не изменяют цвет.

Жилки состоят из трахеид прото- и метаксилемы, ситовидных клеток и клеток паренхимы. Механические ткани имеются только в ризомах и черешках.

Черешок под пластинкой вайи и в основании на поперечном срезе имеет разную форму (рис. 2F, G). В основании он либо овальный (слегка сжат по высоте), либо несет два небольших выроста (рис. 2G). Под пластинкой вайи овальная форма сохраняется, но два «крыловидных» выроста увеличиваются в размере (рис. 2F). При детальном рассмотрении поперечного среза черешка обнаруживается крупноклеточная эпидерма с хлоропластами, субэпидермальное кольцо волокон склеренхимы из 3–4-х слоев клеток, основная паренхима из тонкостенных многогранных клеток без межклетников, эндодерма без утолщений на внутренних тангентальных и антиклинальных стенках и протостела (меристела). Проводящие элементы ксилемы расположены V-образно. Это узкопросветные кольчатые и спиральные, а также сравнительно широкопросветные лестничные, сетчатые и пористые трахеиды – моностелический Нуменофиллацеа-тип черешка (Ogura, 1972).

### Заключение

Папоротнику *Crepidomanes latealatum* на разных уровнях организации вегетативного тела свойственны адаптивные механизмы, дающие возможность осваивать специфические экологические ниши, в которых он образует устойчивые самоподдерживающиеся популяции.

На организменном и функциональном уровнях это биоморфа, характеризующаяся сравнительно длинными ветвящимися ризомами, располагающимися как на плоских поверхностях камней, так и на основаниях стволов с небольшим количеством нанесенного на них перегноя (олиготрофия); ажурность вай, обеспечивающая максимальную поверхность соприкосновения

с окружающей средой, что способствует влагообеспеченности и увеличению интенсивности фотосинтеза; вечнозеленость вай, позволяющая фотосинтезировать круглогодично в условиях крайне затененных микробиотопов; полифункциональность трихом, густое расположение которых не только является защитным приспособлением, препятствующим избыточному испарению, но и способствует поглощению и удержанию влаги и закреплению растения в почве; способность впадать в криптобиоз и обитание в моховых синузиях, решающие проблему обезвоживания в течение короткого периода в условиях экстремальной гидратуры среды.

На клеточно-тканевом уровне отмечена крайняя, до одного слоя, редукция мезофилла вай, которая имеет адаптивное значение в местообитаниях с чрезвычайно сниженной освещенностью и позволяет эффективно усваивать свет низкой интенсивности, чему способствует также апо-строфное и эпистрофное положение хлоропластов в клетках. Чрезвычайно низкая интенсивность фотосинтеза в условиях затенения компенсируется столь же низкой интенсивностью дыхания, в результате складывается положительный баланс фотосинтеза, позволяющий папоротнику накапливать биомассу.

В ходе адаптивной эволюции *Crepidomanes latealatum* смог подняться на высокий уровень морфологической и экологической специализации. В результате редукции сформировались структуры, компенсирующие слабое освещение и повышенную гидратуру, произошло стирание границ между органами и их трансформация в новые структуры со сменой функций. Эффективной оказалась тактика избегания засухи, поскольку этот папоротник занимает достаточно сырые даже в сезонном климате аazonальные местообитания в моховых синузиях – скалы и камни вблизи источников воды, специфические микрониши на комлях стволов и др. В условиях же водного стресса он способен впадать в криптобиоз и восстанавливать гидратуру клеток при наступлении благоприятных условий.

### Благодарности

Выражаю искреннюю признательность докторам биологических наук, профессорам Н. И. Шориной и К. Кондо за предоставленный для исследования материал, профессорам К. Кондо и И. В. Татаренко – за возможность принять участие в организованной ими экспедиции.

## REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Barykina R. P., Veselova T. D., Devyatov A. G., Dzhaililova H. H., Ilina G. M., Chubatova N. V.** 2004. *Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody* [Reference book on botanical microtechnology. Bases and methods]. Izdatelstvo MGU, Moscow, 312 pp. [In Russian]. (**Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Десятков А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В.** Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.).
- Benzing D. H.** 1987. Vascular epiphytism: taxonomic Participation and adaptive diversity. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 74(2): 183–204.
- Cenopopulyacii rasteniy (osnovnyye ponyatiya i struktura)* [Cenopopulation of plants: (basic concepts and structure)]. 1976. Eds. A. A. Uranov, T. I. Serebryakova. Nauka, Moscow, 216 pp. [In Russian]. (*Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)*). Под ред. А. А. Уранова, Т. И. Серебряковой. М.: Наука, 1976. 216 с.).
- Derzhavina N. M.** 2008. Types of mesophyll in fern fronds and variants of their structural variability. In: *Perspectives in Pteridophytes*. Eds. S. C. Verma, S. P. Khullar, H. K. Cheema. Bishen Singh Mahendra Pal Singh, Dehradun, India, 227–241 pp.
- Derzhavina N. M.** 2010. Ecological classification of vascular epiphytes. *Indian Fern J.* 27: 32–52.
- Dubuisson J.-Y., Hennequin S., Bary S., Ebihara A., Boucheron-Dubuisson E.** 2011. Anatomical diversity and regressive evolution in trichomanoid filmy ferns (Hymenophyllaceae): a phylogenetic approach. *Comptes Rendus Biologies* 334: 880–895.
- Dubuisson J.-Y., Hennequin S., Rakotonrainibe F., Schneider H.** 2003. Ecological diversity and adaptive tendencies in the tropical fern *Trichomanes* L. (Hymenophyllaceae) with special reference to climbing and epiphytic habits. *Botanical Journal of the Linnean Society* 142: 41–63.
- Dubuisson J.-Y., Rouhan G., Gralla A., Hennequin S., Senterre B., Pynee K., Ebihara A.** 2013. New insights into the systematics and evolution of the filmy fern genus *Crepidomanes* (Hymenophyllaceae) in the Mascarene Archipelago with a focus on dwarf species. *Acta Botanica Gallica: Botany Letters* 160(2): 173–194. DOI: 10.1080/12538078.2013.819294.
- Duckett J. G., Russel A. J. and Ligrone R.** 1996. Trichomes in the Hymenophyllaceae. In: *Pteridology in Perspective*. Eds. J. M. Camus, M. Gibby, R. J. Johns. Royal Botanic Gardens, Kew, 511–514 pp.
- Ebihara A., Dubuisson J.-Y., Iwatsuki K., Hennequin S., Ito M.** 2006. A taxonomic revision of Hymenophyllaceae. *Blumea* 51: 221–280. DOI: 10.3767/000651906X622210.
- Ebihara A., Iwatsuki K., Ito M., Hennequin S., Dubuisson J.-Y.** 2007. A global molecular phylogeny of the fern genus *Trichomanes* (Hymenophyllaceae) with special reference to stem anatomy. *Botanical Journal of the Linnean Society* 155: 1–27. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2007.00684.x>.
- Farrar D. R.** 1993. Hymenophyllaceae. In: *Flora of North America North of Mexico*. Flora of North America Editorial Committee, Oxford University Press, New York, 2: 19–197.
- Goebel K.** 1928. *Verzweigung der Farne. Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen*. Fischer, Jena, 1: 25–100.
- Gureyeva I. I.** 2001. *Ravnosporovye paprotniki yuzhnoj Sibiri. Sistematika, proiskhozhdeniye, biomorfologiya, populyacionnaya biologiya* [Homosporous ferns of South Siberia (taxonomy, origin, biomorphology, population biology)]. Tomsk University Publishers, Tomsk, 156 pp. [In Russian] (**Гуреева И. И.** Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. 156 с.).
- Hennequin S., Schuettpelz E., Pryer K. M., Ebihara A., Dubuisson J.-Y.** 2008. Divergence times and the evolution of epiphytism in filmy ferns (Hymenophyllaceae) revisited. *International Journal of Plant Sciences* 169: 1278–1287. DOI: <https://doi.org/10.1086/591983>
- Hietz P., Briones O.** 1998. Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia* 114: 305–316.
- Imaichi R.** 2008. Meristem organization and organ diversity. In: *Biology and evolution of ferns and lycophyte*. Eds. T. A. Ranker, C. H. Haufler. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 75–103 pp. DOI: 10.1017/CBO9780511541827
- Karsten G.** 1895. Morphologische und biologische Untersuchungen über Epiphytenformen der Molukken. *Ann. Jard. Bot. Buitenz.* 12: 117–195.
- Kramer K. U., Lellinger D. B.** 1990. Hymenophyllopsidaceae. In: *The families and genera of vascular plants. Vol. 1. Pteridophytes and gymnosperms*. Eds. K. U. Kramer, P. S. Green. Springer-Verlag, Berlin, 163–164 pp.
- Lellinger D. B.** 1984. Hymenophyllopsidaceae (Filicales). In: *The botany of the Guayana Highland. Part XII*. B. Maguire and collaborators. Memoirs of the New York Botanical Gardens 38: 2–9. URL: <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&q=%0A%09%09%09%09%09%09Lellinger%2C++D.+B.+1984.+Hymenophyllopsidaceae+%28Filicales%29+in+B.+Maguire+and+collaborators%2C+The+botany+of+the+Guayana+Highland.+Part+XII.+Memoirs+of+the+New+York+Botanical+Gardens.+38%3A2%E2%80%939>.

- Lyubarskij E. L.** 1963. The role of long-root species in the addition of grass stand in connection with soil moisture. *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 48(3): 403–405 [In Russian]. (**Любарский Е. Л.** Роль длиннокорневищных видов в сложении травостоя в связи с влажностью почвы // Бот. журн. 1963. Т. 48, № 3. С. 403–405).
- Mettenius G.** 1864. Über die Hymenophyllaceae. *Abh. Konig. Sachs. Gesellschaf. Wiss.* 7(2): 401–501.
- Mokronosov A. T.** 1978. Mesostructure and functional activity of photosynthetic apparatus. In: *Mezostrukтура i funkcionalnaya aktivnost fotosinteticheskogo apparata*. Izdatelstvo Uralskogo gosudarstvennogo universiteta, Sverdlovsk, 5–30 pp. [In Russian]. (**Мокроносоев А. Т.** Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Изд-во Урал. гос. ун-та, 1978. С. 5–30).
- Mokronosov A. T., Borzenkova R. A.** 1978. Method of quantitative evaluation of the structure and functional activity of photosynthetic tissues and organs. In: *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii VNIИ rasteniyevodstva [Proceedings of Applied Botany, Genetics and Selection. All-Russian Research Institute of Plant Industry]*. Leningrad, 61: 119–133 [In Russian]. (**Мокроносоев А. Т., Борзенкова Р. А.** Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции ВНИИ растениеводства. Л., 1978. Т. 61. С. 119–133).
- Nitta J. H.** 2006. *Distribution, ecology, and systematics of the filmy ferns (Hymenophyllaceae) of Moorea, French Polynesia*. UC Berkeley, Student Research Papers, Digital Library University of California, 26 pp. URL: <https://cloudfront.escholarship.org/dist/prd/content/qt6vt6p2w8/qt6vt6p2w8.pdf>
- Ogura Y.** 1972. *Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes*. Borntraeger, Berlin–Stuttgart, 502 pp.
- Prantl K.** 1875. Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen. I Heft. *Die Hymenophyllaceen, die niedrigste Entwicklungsreihe der Farne*. Engelmann, Leipzig, 73 s.
- Pryer K. M., Smith A. R., Hunt J. S., Dubuisson J.-Y.** 2001. RbcL data reveal two monophyletic groups of filmy ferns (Filicopsida: Hymenophyllaceae). *Amer. J. Bot.* 88: 1118–1130.
- Rao A. R., Khare P.** 1965[1966]. Studies on Indian Hymenophyllaceae. VII. Contribution to our knowledge of *Pleromanes Kurzii* (Bedd.). *Copeland. Proc. nat. Inst. Sci., India B.* 31(5–6): 167–174.
- Schneider H.** 2000. Morphology and anatomy of roots in the filmy fern tribe *Trichomaneeae* H. Schneider (Hymenophyllaceae, Filicatae) and the evolution of rootless taxa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 132: 29–46. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2000.tb01853.x
- Sharma U.** 1960. Studies on Indian Hymenophyllaceae. Part I. Contributions to our knowledge of *Crepidomanes latealatum* (v. d. B) Copeland. *Proc. natn. Inst. Sci. India* 26: 339–351.
- Surova T. D.** 1978. Hymenophyllaceae. In: *Zhizn rasteniy [Plant life]*. Ed. by A. L. Takhtajan. Vol. 4. Prosveshcheniye, Moscow, 218–222 pp. [In Russian]. (**Сурова Т. Д.** Hymenophyllaceae // Жизнь растений. Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Т. 4. М.: Просвещение, 1978. С. 218–222).
- Troll W.** 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Phflanzen. Berlin. Borntraeger, 1(1): 309–516.
- Vareschi V.** 1969. Hymenophyllopsidaceae. In: *Flora de Venezuela*. Vol. I, 1. Ed. T. Lasser. Instituto Botánico, Caracas, 254–258 pp. URL: <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&q=%0A%09%09%09%09%09%09Vareschi%2C++V.+1969.+Hymenophyllopsidaceae.+Pp.+254%E2%80%93258in%0A%09%09%09%09%09%09Lasser%2C++T.+%28ed.%29Flora+de+Venezuela+I%2C+1.+Caracas%3A+Instituto+Bot%C3%A1nico>.
- Wessels Boer J. G.** 1962. The new World species of *Trichomanes* sect. *Dydimoglossum* and *Microgonium*. *Acta Botanica Neerlandica* 11: 277–330.
- White R. A., Turner M. D.** 2017. The Comparative Anatomy of *Hymenophyllopsis* and *Cyathea* (Cyatheaceae): a Striking Case of Heterochrony in Fern Evolution. *American Fern Journal* 107(1): 30–57. DOI: <https://doi.org/10.1640/0002-8444-107.1.30>