

УДК 58.035:581.4:582.746.51

І. В. Косаківська¹, Л. М. Бабенко¹, М. М. Щербатюк¹,
О. В. Вашека²

**ОСОБЛИВОСТІ РОСТУ І МІКРОСТРУКТУРА
ПОВЕРХНІ ВЕГЕТАТИВНИХ І РЕПРОДУКТИВНИХ
ОРГАНІВ ВОДНОЇ ПАПОРОТІ *SALVINIA NATANS****

Проаналізовано особливості росту і розвитку дикорослої водної папороті *Salvinia natans* (L.) All. За допомогою сканувальної електронної мікроскопії досліджено мікроструктуру поверхні вегетативних і репродуктивних органів спорофіту. Встановлено, що успішність існування на межі повітряного і водного середовищ забезпечується поряд з іншими пристосувальними ознаками специфічною мікроструктурою плаваючих вай. Показано, що будова оболонки мега та мікросорусів сприяє проходженню річного літньо-зеленого феноритму, забезпечуючи занурення на дно водою восени і підняття на поверхню води весною.

Ключові слова: *Salvinia natans* (L.) All., плаваюча вая, занурена вая, спорангій, мікроструктура.

Серед сучасних вищих спорових рослин папороті (Polypodiopsida) є найчисельнішою групою, що налічує 10 578 видів [2, 19, 26]. Незважаючи на давність походження, сучасне різноманіття цієї групи рослин виникло переважно впродовж останніх 100 млн. років [25], що збігається у часі з еволюцією і розповсюдженням покритонасінних [26]. Конкурентна боротьба за ресурси із квітковими рослинами виявилась для папоротей еволюційним фактором, що призвів до диверсифікації екологічних ніш, спеціалізації видів, спалаху біологічного різноманіття і підвищення адаптивного рівня багатьох таксонів.

Виділені основні причини, що лімітують широке розселення папоротей порівняно з квітковими, і переваги, які дозволяють вигравати конкурентну боротьбу за певні типи місцезростань [24]. Перші охоплюють наявність у папоротей незалежної фази гаметофіту, необхідність води для здійснення статевого процесу, відсутність контролю розмноження, обмежений і повільний ріст спорофіту, неможливість існування у широкому діапазоні умов, слабкий контроль за транспірацією. Серед переваг наводяться, зокрема,

* Робота виконана в рамках наукового проекту НАН України «Гормональний контроль росту та розвитку спорових рослин». Автори статті висловлюють подяку к. б. н., с. н. с. Інституту ботаніки НАН України Л.В. Войтенко за надані фотографії.

здатність до фотосинтезу при низькій інтенсивності освітлення, високу стійкість до надмірного зволоження, толерантність до субстрату, бідного на мінеральні речовини, стійкість спор до пошкоджень у повітряному середовищі, пойкилогідричність гаметофітів деяких видів, потенційну довговічність спорофітів, міксотрофію, поліплоїдію [24]. Результатом адаптації до умов існування стала поява життєвих форм папоротей, які різняться за будовою і фізіологічними особливостями, у тому числі і виникнення вторинних водних форм, відомості про які з'являються у палеонтологічному літописі з крейдяного періоду та базуються переважно на знахідках ізольованих мегаспор [7, 9, 15, 18, 20, 24, 25].

Водна папороть *Salvinia natans* (L.) All. існує на межі повітряного і водного середовищ і належить до однорічних гідрофітів із літньо-зеленим фено-ритмотипом [5, 6, 10—12]. У межах температурно-меридіонального ареалу [21] вид зустрічається спорадично. Розповсюджений у мезоевтрофних і евтрофних прісних замкнених або слабопроточних водоймах, що добре прогріваються. У межах України трапляється у заплавних водоймах Дніпра, Десни, Сіверського Дінця, Південного Бугу, Дністра, Дунаю, Ужа, Латориці, Боржави, а також у ставках Лісостепу та Степу [2, 3].

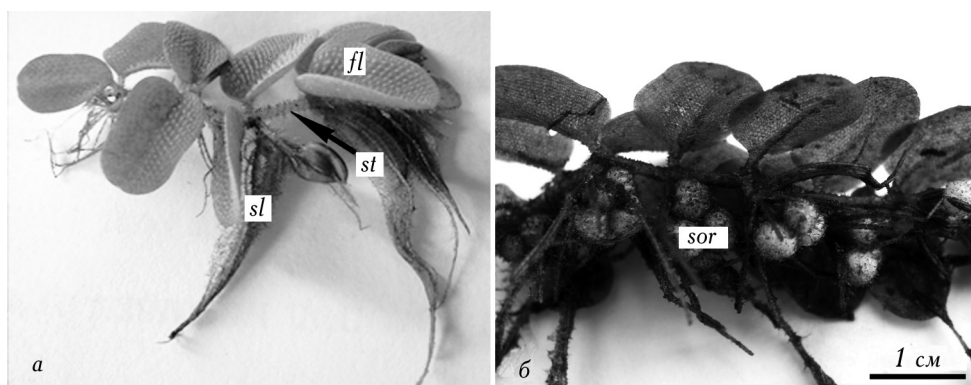
У наших дослідженнях ми виходили з припущення, що адаптованість *S. natans* до існування на межі водного і повітряного середовищ має бути зумовлена, серед інших чинників, особливостями будови поверхні вегетативних і репродуктивних органів. Незважаючи на значну кількість публікацій, присвячених будові поверхні вай *S. natans* [5, 6, 10—12], порівняльні дослідження структури вегетативних та репродуктивних органів спорофіту папороті не проводилися.

Метою роботи було вивчення особливостей росту та аналіз мікроструктури плаваючих і занурених вай і структури поверхні репродуктивних органів спорофіту *S. natans*.

Матеріал і методика досліджень. *S. natans* має розгалужене стебло задовжки від 3 до 8 см, на якому ваї розташовані кільцями у шість або більше рядів (рис. 1). Кожне кільце містить по три ваї, з яких дві — цілнокраї плаваючі (надводні), а третя (підводна), розсічена на 9—14 часток, занурена у воду, виконує функцію кореня і водночас містить асиміляційні тканини, хлоропласти яких активно фотосинтезують на початкових етапах вегетації рослини у червні та липні [1, 10—12].

Рослини збирали влітку 2014—2016 р. у штучних водоймах Деснянського району м. Києва, починаючи з червня з інтервалом в один місяць. Вимірювали довжину та масу окремих вай і рослини (клону) впродовж вегетації.

Річний цикл розвитку *S. natans* складається з чергування фаз гаметофіта (включно з діапauзою) і спорофіта (рис. 2). Розвиток гаметофіта починається навесні з моменту проростання спор, які піднімаються на поверхню води одразу після танення льоду (зазвичай у третій декаді березня). Повідомлялося, що проростання спор та формування ювенільного спорофіту відбувається за температури води $12,4 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ [12]. Цю фазу розвитку ми не спостерігали.



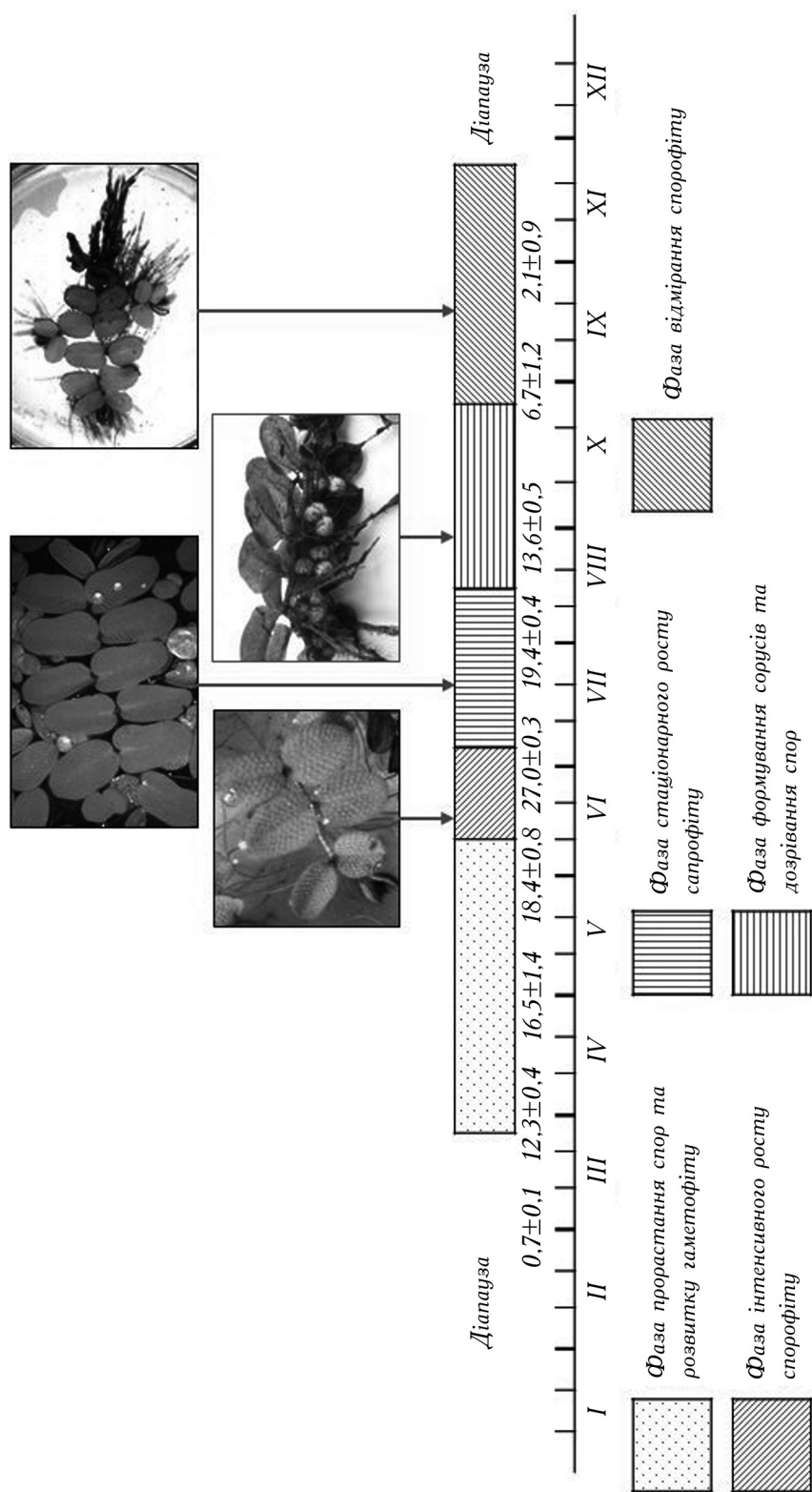
1. Будова спорофіту *Salvinia natans*: а — загальний вигляд спорофіту (плаваюча (fl) та занурена (sl) вая, стебло (st)); б — абаксiальна поверхня рослини із сорусами (sor).

Нами були визначені наступні фенологічні фази: інтенсивного росту спорофіту (10 червня — 06 липня), стаціонарного росту (06 липня — 18 серпня), формування сорусів та дозрівання спор (18 серпня — 25 вересня), відмирання спорофіту (25 вересня — 25 листопада). Під час останньої фази соруси занурювалися на дно водойми. Слід зазначити, що розвиток *Salvinia natans* пов'язаний не з календарними датами, а визначається насамперед умовами навколишнього середовища, зокрема, температурою води і освітленістю. Вказані часові межі фенологічних фаз є усередненим за кілька років спостережень.

Середньомісячна температура повітря в період відбору зразків у червні становила 21°C, липні — 25°C, серпні — 26°C, вересні — 16°C. Середньомісячна води — відповідно 19°C, 20°C, 20°C і 11°C. Освітленість на поверхні водойми у полудень становила 10,8—13,5 kLux. Гідрохімічні показники у досліджуваній водоймі: рН 8,2, загальна твердість 139,1 мг/дм³, вміст розчиненого кисню 5,2 мг/дм³, HCO₃⁻ — 90,3 мг/дм³, Cl⁻ — 28,0 мг/дм³, SO₄²⁻ — 49,4 мг/дм³, Mg²⁺ — 14,6 мг/дм³, Na⁺ і K⁺ — 25,3 мг/дм³. Хімічний склад води протягом фенологічних фаз, що припадали на літо істотно не змінювався.

Вивчення ультраструктури проводили за допомогою сканувального електронного мікроскопу JEOL JSM-6060 LA (Японія). Матеріал зневоднювали у розчинах етилового спирту зростаючої концентрації. Після обробки абсолютним спиртом переносили і наклеювали на латунні предметні столики за допомогою адгезивної стрічки, заморожували у рідкому азоті та висушували до повітряно-сухого стану у ліофільній сушці, для надання кондуктивності покривали шаром золота в іонному напилювачі. Розміри структур на мікрофотографіях визначали за допомогою програми UTHSCSA Image Tool 3.0, використовуючи задану приладом на зображенні лінійку-шкалу.

Досліди проводили у двох біологічних та трьох аналітичних повторях. Для кожної біологічної повторності відбирали по 40 рослин. Статистичну об-



2. Феноспектр річного циклу *Salvinia natans*.

робку результатів проводили з використанням t -критерію Ст'юдента, статистично достовірною вважали різницю при $p \leq 0,05$.

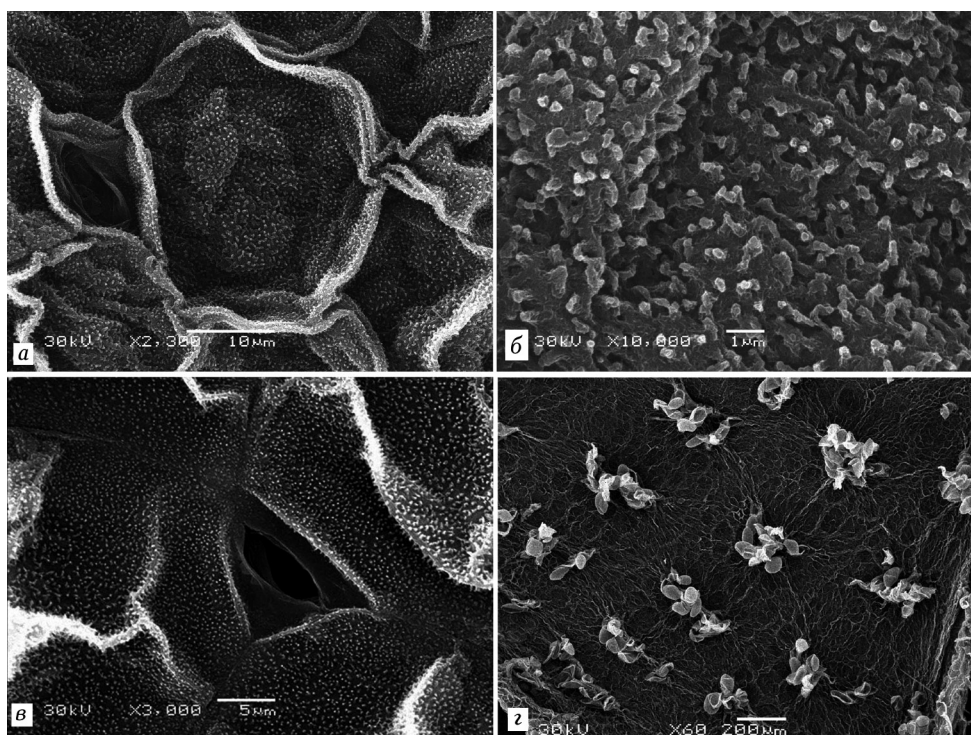
Результати досліджень та їх обговорення

Дорослі спорофіти сальвінії характеризувались клональною будовою, сформованою під час утворення нових модулів, які розвивались навколо центральної (найстарішої) частини рослини радіально. Складність структури клону визначалась його віком. Розростання модулів клону відбувається подібно до росту бічних гілок у судинних рослин [14]. Розростання клону спостерігали у червні — серпні за температури води $+19—22^{\circ}\text{C}$. Розпад клону на окремі модулі збігався з появою і розвитком сорусів та зниженням температури води до $+18^{\circ}\text{C}$ і нижче (третя декада серпня — початок вересня).

Дослідження поверхні показали, що продихи знаходилися лише на адаксіальній (верхній) поверхні плаваючих вай. Адаксіальний епідерміс складався з гексагональних клітин (рис. 3, а), вкритих значним шаром епікутикулярного воску (див. рис. 3, б), занурених продихів (див. рис. 3, а, в) і багатоклітинних трихом (див. рис. 3, г). Середній діаметр продихової щілини становив $8,1 \pm 0,3$ мкм (рис. 4, в). Кількість продихів на 1 мм^2 поверхні досягала $142,00 \pm 7,1$. Згідно з літературними даними, кожна трихома *S. natans* складається із чотирьох однорядних восьмиклітинних волосоподібних структур, розміщених на вип'ячуванні заввишки в середньому 1300 мкм. Така конструкція утримує повітря і надає адаксіальній поверхні листка гідрофобних властивостей [6]. На жаль, у нашому досліді багатоклітинні трихоми були частково зруйновані під час підготовки препаратів для СЕМ (див. рис. 4, г). Великі поодинокі продихи у гігрофітів, зазвичай, знаходяться на адаксіальній поверхні листка [8].

Абаксіальна (нижня) епідерма вай була значно густіше вкрита трихомами, ніж адаксіальна. Тут повністю відсутні продихи і практично не розвинена кутикула (див. рис. 4). Трихоми були волосоподібними, членистими, мали загострені кінчики та складалися з 3—4 клітин (див. рис. 4, б). Завдяки трихомам площа контакту абаксіальної поверхні з водою значно збільшується, що стабілізує флотацію рослини.

Занурена частина спорофіту *S. natans* представлена ваями специфічної анатомічної будови, які за морфологією нагадують корені. Деякі дослідники вважали їх додатковими коренями [7, 28] або сегментами однієї перисторозсіченої ваї, що має надводні та підводні сегменти [13]. Однак було встановлено, що занурені ваї закладаються апікальною меристемою стебла, як одна з чотирьох листових бруньок (примордіїв) на кожному вузлі (мутовці) стебла. Два листові примордії розвиваються у плаваючі ваї, третій дає початок латеральній бруньці, а четвертий формує дихотомічно розгалужену коренеподібну структуру [10—12, 20]. Завдяки розгалуженням та багатоклітинним волоскам зростає площа контакту зануреної ваї з водою та стабілізується флотація.

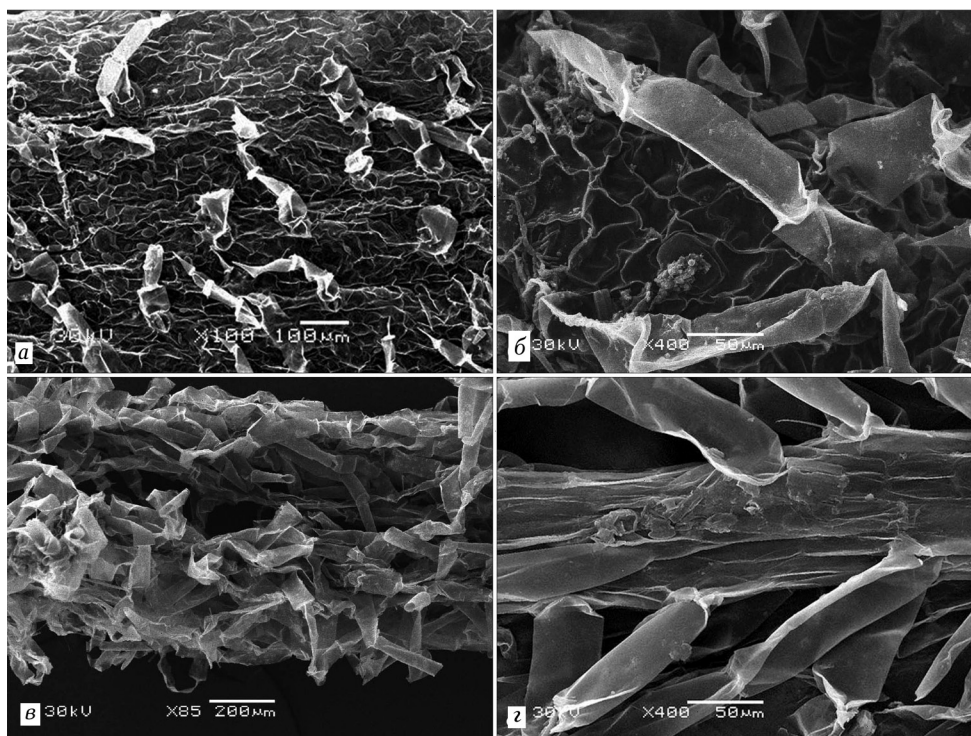


3. Адаксіальна поверхня плаваючої ваї *Salvinia natans*: а — епідерміс; б — епікутикулярний віск; в — занурений прорих з відкритою прориховою щілиною; г — трихоми.

Епідерма видозмінених занурених вай сформована з клітин із тонкими стінками без кутикули та воскових відкладень, що забезпечує виконання ними поглинальної функції (див. рис. 4, в, г). На її поверхні відсутні прорихи, що характерно для підводних листків квіткових рослин із чітко вираженою гетерофілією [17, 23]. На початкових етапах онтогенезу у фазу інтенсивного росту занурені ваї здатні фотосинтезувати, хоча вміст фотосинтетичних пігментів у них вдвічі менший, ніж у плаваючих. В них формуються невеликі за розміром хлоропласти із незначним вмістом крохмалю у стромі. На наступних етапах онтогенезу ці ваї втрачають фотосинтетичну функцію і виконують в основному функцію поглинання [1].

Життєвий цикл *S. natans* проходить у воді, а репродуктивні органи є зануреними. Це спонукало нас до вивчення мікроструктури їх поверхні та пошуку адаптаційних пристосувань, пов'язаних з існуванням у водному середовищі.

Папороть *S. natans* належать до групи гетероспорових, її репродуктивні структури утворюються на відгалуженні підводних вай. Розгалужені не сплюснені осі, що несуть вкриті індузіями соруси, називають сорофором [15, 22]. Соруси сферичні та виключно роздільностатеві, тобто всередині сорусу утворюються або мікроспорангії, або мегаспорангії. Часто в літературі ці

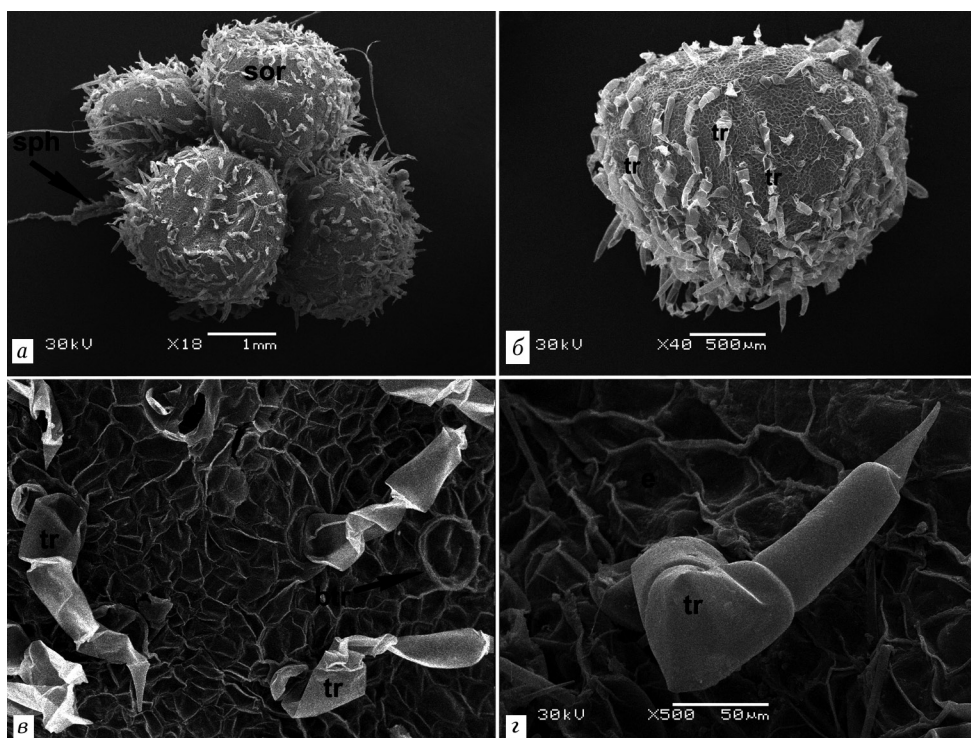


4. Абаксіальна поверхня плаваючої (а, б) та зануреної вай (в, г) *Salvinia natans*: а — абаксіальна поверхня вкрита членистими однорядними трихомами; б — фрагмент членистої трихоми; в — фрагмент зануреної вай, вкритої трихомами; г — прикріплення трихом до зануреної вай.

структури називають спорокарпіїми. Проте показано, що термін «спорокарпій» доцільно застосовувати лише до структур, які мають сорофор зі спорангіями, оточеними спільним покривалом (як, наприклад, у *Marsilea* або *Pilularia*) [22]. Оскільки у *S. natans* загальна оболонка (покривало) відсутня, то спороносні органи представлені лише сорусами (вкритими індузіями спорангіями), що зібрані у групи по 3—8 біля основи занурених вай (див. рис. 1, б, рис. 5, а). Зовні соруси вкриті подвійною оболонкою (індузієм) (рис. 6, а). Зовнішній та внутрішній індузій з'єднані радіальними перетинками, між якими утворюється повітряносна порожнина.

У *S. natans* діаметр мега- та мікросорусів досягав 2,5—3,0 мм і достовірно не відрізнявся (див. рис. 5, а). Їх поверхня також не відрізнялась за скульптурою, яка була чарункового типу і вкрита чисельними багатоклітинними однорядними апікально загостреними трихомами (див. рис. 5).

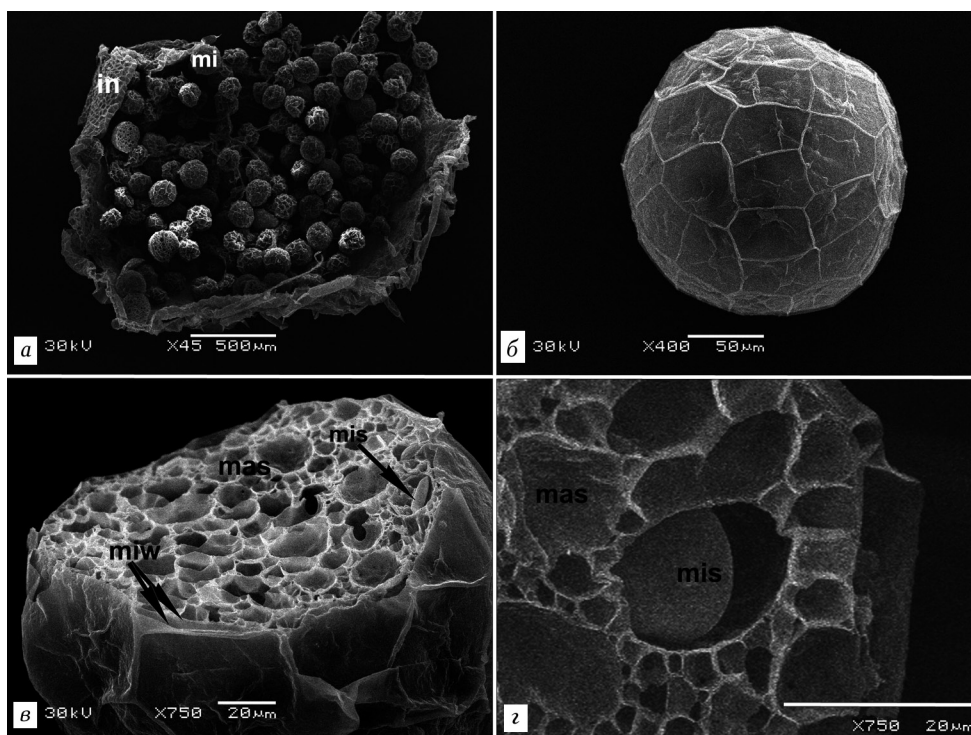
У середині мікросорусів на рецептакулах у великій кількості утворювались дрібні кулясті мікроспорангії на довгих ніжках (див. рис. 6, а), тоді як в мегасорусах утворювалась невелика кількість (до 25) крупніших овальних мегаспорангіїв на коротких ніжках (рис. 7, а).



5. Замкнені соруси *Salvinia natans*: а — група сорусів (*sor*) на відгалуженні сорофору (*sph*); б — окремий сорус, вкритий трихомами (*tr*); в — поверхня соруса із трихомами (*tr*), видно основу трихоми, що відпала (*btr*); г — окрема багатоклітинна однорядна апікально-загострена трихома (*tr*) та епідермальні клітини (*e*).

Мікроспорангії округлі, $181 \pm 7,5$ мкм у діаметрі. Поверхня їх стінок сформована епідермальними клітинами з щільним покриттям з епікутикулярного воску та зовні вкрита тонкими ребрами, які утворювали сітчасто-комірчасту структуру (див. рис. 6, б). На поперечному перерізі видно, що стінки мікроспорангію (*miw*) склались з порожнистих клітин із товстими стінками (див. рис. 6, в). У місцях розміщення ребер стінка мікроспорангію двохшарова, а всередині комірок складається із одного шару. Ймовірно, така структура може сприяти плавучості окремого мікроспорангію. Під стінкою розташований ряд клітин вистилаючого шару (тапетуму), який у процесі розвитку перетворюється на пінисту речовину (масулу). При дозріванні масула (*mas*) твердне і утворює порожнисту тверду речовину, що тісно прилягає до стінок мікроспорангію (див. рис. 6, в). Мікроспори (*mis*) розміщуються у порожнинах масули (див. рис. 6, б, г). Відомо, що мікроспорангій містить 64 мікроспори [18].

Мегаспорангії (див. рис. 7) мають значно більші розміри (500 ± 14 мкм в діаметрі), відрізняються за характеристиками скульптури стінки, однак подібні за особливостями її будови. Ребра, що вкривають поверхню мегаспорангію, значно потужніші ($7,2 \pm 0,1$ мкм) і формують сітчасто-комірчасту

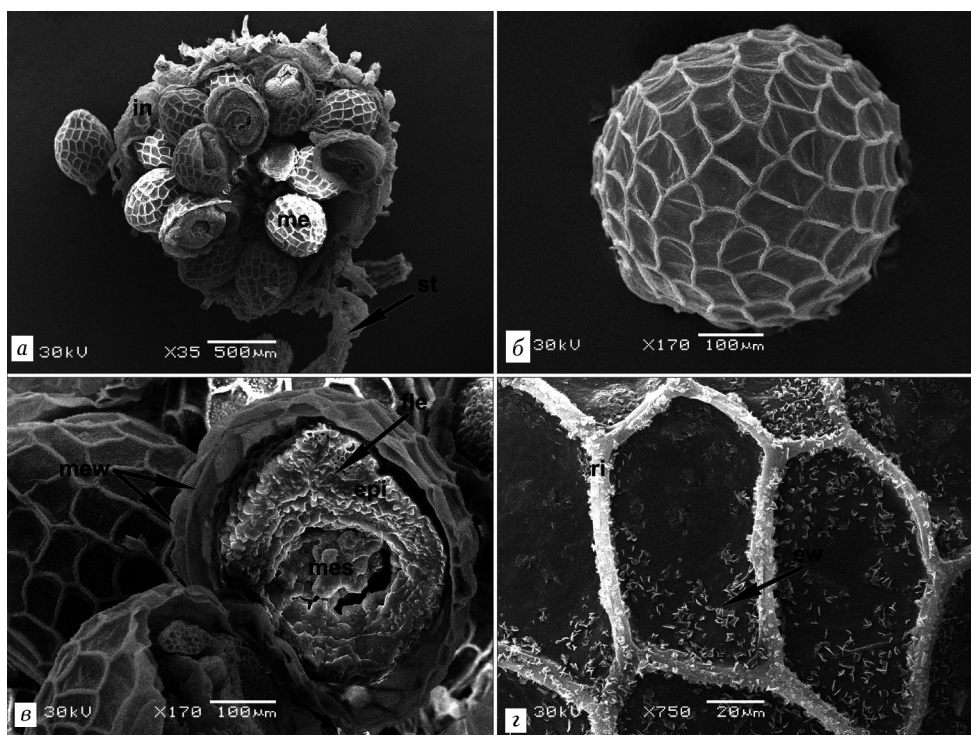


6. Мікросорус та мікроспорангії *Salvinia natans*: а — розкритий мікросорус з чисельними мікроспорангіями (*mi*) та індузієм (*in*); б — окремий мікроспорангій; в — мікроспорангій у розрізі, пориста масула (*mas*) тісно прилягає до стінок спорангію (*miw*) та містить мікроспору (*mis*); г — деталі будови масули (*mas*) з мікроспорою (*mis*) в лакуні.

структуру із приблизно вдвічі більшою кількістю комірок, ніж на поверхні мікроспорангію (див. рис. 7 б, в).

Відомо, що спочатку у середині мегаспорангію утворюється 32 мегаспори, з яких повного розвитку досягає лише одна, а решта відмирають. Мегаспори, що відмирають, разом із тканиною тапетуму утворюють периплазмодій, який іде на живлення мегаспори, а потім твердне, формуючи епіспорій, або перину [18, 26]. Як видно на рис. 8, в, ця зовнішня найтовстіша оболонка спори складається з пінистої щільної речовини, яка не прилягає до стінок мегаспорангію. Товщина епіспорію різниться в різних ділянках і максимальна у дистальній частині, де формує виступ (сосочок). Вважають, що епіспорій відіграє роль плавального пристосування як для мегаспори, так і для жіночого гаметофіту, який розвивається навесні [12].

Восени спорофіт відмирає, а спорокарпії опадають на дно. Впродовж зимової діапаузи *S. natans* перебуває у вигляді сорусів та спорангіїв, які знаходяться на дні водойм. Навесні оболонка спорангіїв руйнується, вони піднімаються на поверхню водойм, де і відбувається подальший розвиток гаметофітів. Після запліднення на поверхні води починається розвиток молодого спорофіту [12].



7. Мегасорус та мегаспорангії *Salvinia natans*: а — розкритий мегасорус на ніжці (st) з мегаспорангіями (me) та індузієм (in); б — окремий мегаспорангій (me); в — мегаспорангій у розрізі: пористий епіспорій (epi) оточує мегаспору (mes), утворюючи в дистальній частині клапаноподібний виступ (fle), епіспорій не прилягає до стінок мегаспорангію (mew); з — скульптура стінки мегаспорангію з ребрами (ri) та кристалами епікутикулярного воску (ew).

Висновки

Мікроструктура адаксіальної і абаксіальної поверхонь плаваючих вай водної папороті *S. natans* адаптована для існування на межі повітряного і водного середовищ. На адаксіальній поверхні вай є добре розвинена кутикула, продихові щілин розташовані нижче рівня епідерми, а архітектура трихом сприяє утриманню пухирців повітря, що запобігає змочуванню вай. Клітини абаксіальної поверхні плаваючих вай відзначаються тонкими стінками та нитчастими членистими трихомами, які не перешкоджають контакту із водою. Епідерма занурених вай містить численні ниткоподібні трихоми, які забезпечують ефективне мінеральне живлення. Будова підводних вай, клітини епідерми яких мають тонкі клітинні стінки без кутикули, сприяє поглинанню світла у товщі води в умовах затінення, спричиненого плаваючими ваями. Така гетерофілія є адаптивним пристосуванням, що сприяє розвитку і розповсюдженню рослини. Будова мікро- і мегасорусів забезпечує успішне проходження річного літньо-зеленого феноритму, оскільки саме завдяки властивостям їх оболонок, відбувається занурення сорусів на дно восени, тоді як після руйнування оболонок впродовж зими мега- і мікроспорангії вивільняються і навесні піднімаються на поверхню. Проростання спор та утворення чоловічого та жіночого гаметофітів відбувається безпосередньо всередині спорангіїв.

**

Проанализированы особенности роста и развития дикорастущего водного папоротника *Salvinia natans* (L.) All., с использованием сканирующей электронной микроскопии изучена микроструктура поверхности вегетативных и репродуктивных органов. Показано, что существование на границе воздушной и водной сред обеспечивается специфической микроструктурой плавающих вай. Абаксиальная поверхность плавающих вай и подводные вайи имеют тонкие клеточные стенки эпидермиса и многочисленные нитевидные выросты эпидермальных клеток. Строение оболочки спорокарпия способствует прохождению годового летне-зеленого фено ритма, обеспечивая погружение на дно водоема осенью и поднятие мега- и микроспорангиев на поверхность воды весной.

**

The peculiarities of growth and development of water fern *Salvinia natans* (L.) All., the surface microstructure of vegetative and reproductive organs was analyzed using the scanning electron microscopy. Its existence at the edge the water and air phase is ensured by the specific microstructure of floating fronds. Abaxial surface of floating and submerged fronds has thin cell walls of the epidermis and numerous filamentary outgrowths in epidermal cells. Sporocarp membrane structure contributes to the annual summer-green phenorhythm, promotes mega- and micro-sporangia submerging to the bottom in autumn and their rising to the water surface in spring.

**

1. Бабенко Л.М., Щербатюк М.М., Косаківська І.В. Структурно-функціональні особливості водної папороті *Salvinia natans* // *Studia Biologica*. — 2016. — Т. 10, № 2. — С. 149—162.
2. Вашека О.В., Безсмертна О.О. Атлас папоротей флори України. — К.: Паливода, 2012. — 160 с.
3. Дубина Д.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Жмуг О.І. та ін. Дунайський біосферний заповідник. — К.: Фітосоціоцентр, 2003. — 272 с.
4. Холодный Н.Г. О метаморфозе пластид в волосках подводных листьев у *Salvinia natans* // Избр. тр. Т. 1. Работы по физиологии растений. — Киев: Изд-во АН УССР, 1956. — С. 264—278.
5. Barthlott W., Schimmel T., Wiersch S. et al. The *Salvinia* paradox: superhydrophobic surfaces with hydrophilic pins for air retention under water // *Adv. Mater.* — 2010. — Vol. 22. — P. 2325—2328.
6. Barthlott W., Wiersch S., Čolić Z., Koch K. Classification of trichome types within species of the water fern *Salvinia*, and ontogeny of the egg-beater trichomes // *Botany*. — 2009. — Vol. 87. — P. 830—836.
7. Bonnet A. L-M. Contribution a` l'etude des Hydropte ridees: recherches sur *Salvinia auriculata* // *Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Veg.* — 1955. — Vol. 16. — P. 529—600.
8. Catian G., Scremin-Dias E. Compared leaf anatomy of *Nymphaea* (Nymphaeaceae) species from Brazilian flood plain // *Braz. J. Biol.* — 2013. — Vol. 73, N 4. — P. 809—817.

9. Collinson M. E. A new multiple-floated *Azolla* from the Eocene of Britain with a brief review of the genus // *Palaeontology*. — 1980. — Vol. 23. — P. 213—229.
10. Croxdale J.G. *Salvinia* leaves. I. Origin and early differentiation of floating and submerged leaves // *Can. J. Botan.* — 1978. — Vol. 56. — P. 1982—1991.
11. Croxdale J.G. *Salvinia* leaves. II. Morphogenesis of the floating leaf // *Ibid.* — 1979. — Vol. 57. — P. 1951—1959.
12. Croxdale J.G. *Salvinia* leaves. III. Morphogenesis of the submerged leaf // *Ibid.* — 1981. — Vol. 59. — P. 2065—2072.
13. De la Solla E.R. On the nature of the "submerged organ" in the fern genus *Salvinia* // *Abstr. of the Fifteenth International Botanical Congress*. — 1999. — P. 13—22.
14. Gółka A., Szmeja J. Phenology of the aquatic fern *Salvinia natans* (L.) All. in the Vistula Delta in the context of climate warming // *Limnologica*. — 2013. — Vol. 43. — P. 100—105.
15. Gardenal P., Morbelli M.A., Giudice G.E. Spore morphology and ultrastructure in species of *Salvinia* from South America // *Palynology*. — 2008. — Vol. 32, N 1. — P. 143—156.
16. Hall J.W. Cretaceous Salviniaceae // *Ann. Missouri Bot. Gard.* — 1974. — Vol. 61. — P. 354—367.
17. Kordyum E., Klimenko E. Chloroplast ultrastructure and chlorophyll performance in the leaves of heterophyllous *Nuphar lutea* (L.) Smith. plants // *Aquatic Botany*. — 2013. — Vol. 110. — P. 84—91.
18. Kovach W.L., Batten D.J. Diversity changes in lycopsid and aquatic fern occurrences of Mesozoic and Tertiary megaspores // *Paleobiology*. — 1993. — Vol. 19. — P. 28—42.
19. Lawalrée A. Salviniaceae // *Flora Europaea. Lycopodiaceae to Platanaceae*. — Cambridge: Cambridge University Press, 1993. — P. 32.
20. Lemon G.D., Posluszny U. Shoot morphology and organogenesis of the aquatic floating fern *Salvinia molesta* D. S. Mitchell, examined with the aid of laser scanning confocal microscopy // *Intern. J. Plant Sci.* — 1997. — Vol. 158. — P. 693—703.
21. Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. — Jena: Gustav Fischer Verlag, 1965. — 456 p.
22. Nagalingum N.S., Schneider H., Pryer K.M. Comparative morphology of reproductive structures in heterosporous water ferns and a reevaluation of the sporocarp // *Int. J. Plant Sci.* — 2006. — Vol. 167. — P. 805—815.
23. Nedukha O.M. Anatomical, ultrastructural and biochemical signs of *Trapa natans* leaves adaptation to submergence in natural water habitats // *Plant functions under environmental stress*. — Kraków: Polish Acad. Sci., 2012. — P. 61.
24. Page C. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview // *Rev. Palaeobot. Palynol.* — 2002. — Vol. 119. — P. 1—33.
25. Pryer K.M., Schuettpelz E. Ferns (Monilophyta) // *The timetree of life* / Eds. S.B. Hedges, S. Kumar. — Oxford: Univer. Press, 2009. — P. 153—156.

26. *Pteridophyte Phylogeny Group*. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns // J. Systematics and Evolution. — 2016. — Vol. 28, N 1. — P. 113—123.
27. *Tryon A.F., Lugardon B.* Spores of the Pteridophyta. Surface, wall structure and diversity based on electron microscope studies. — New York: Springer-Verlag, 1991. — 648 p.
28. *White R.A., Turner M.D.* Anatomy and development of the fern sporophyte // Bot. Rev. — 1995. — Vol. 6. — P. 281—305.

¹ Інститут ботаніки НАН України, Київ

² Київський національний університет
ім. Тараса Шевченка

Надійшла 06.09.18