



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.05.369>

Морфологічні особливості квіток, пилкових зерен і плодів *Valeriana tuberosa* (Valerianaceae)

Ольга М. ЦАРЕНКО, Зоя М. ЦИМБАЛЮК, Олена В. БУЛАХ, Людмила М. НИЦЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

Tsarenko O.M., Tsybalyuk Z.M., Bulakh O.V., Nitsenko L.M. 2020. **Morphological peculiarities of flowers, pollen grains and fruits of *Valeriana tuberosa* (Valerianaceae).** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(5): 369–377.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

tsarenko_olga@ukr.net

palynology@ukr.net

anemone@ukr.net

Abstract. The results of the study of flowers, pollen grains and fruits of *Valeriana tuberosa* (sect. *Tuberosae*, Valerianaceae) are presented. Materials of the National Herbarium of the M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine (KW) were studied. The morphological structures of flowers, pollen grains and fruits were examined using both light microscopy and scanning electron microscopy; detailed descriptions of the elements of the flower, pollen grains and fruits were made and their specific features were established. The morphological features of the inflorescence, bracteoles, and the elements of the hermaphrodite flowers have been clarified. The pollen grains of *V. tuberosa* are 3-colpate, suboblate to subprolate (P/E = 0.85–1.33), medium- or large-sized. Their outline in equatorial view is elliptic, rarely circular, in polar view slightly trilobate or trilobate. Exine sculpture is echinate-microechinate with verrucae. The known and new carpological features are specified. In particular, papillate growth of periclinal walls of exocarp with stroke-shaped, jet and warty cuticular formations of the surface were noted the first time; details of exocarp stomatal system were revealed; features of trichomes and their cuticular structure on fruit wall are described. The obtained data are important additional characters for identification of the species and for the issues of taxonomy and phylogeny.

Keywords: exine sculpture, flower, fruit, microstructure, pollen grains, scanning electron microscopy

Submitted 12 May 2020. Published 31 October 2020

Царенко О.М., Цимбалюк З.М., Булах О.В., Ниценко Л.М. 2020. **Морфологічні особливості квіток, пилкових зерен і плодів *Valeriana tuberosa* (Valerianaceae).** *Український ботанічний журнал*, 77(5): 369–377.

Реферат. Представлено результати дослідження квіток, пилкових зерен і плодів *Valeriana tuberosa* (секція *Tuberosae*, Valerianaceae). За допомогою світлової та сканувальної електронної мікроскопії були досліджені морфологічні особливості квіток, пилкових зерен і плодів, складені їхні детальні описи та встановлені специфічні ознаки. Уточнено морфологічні ознаки суцвіття, приквітничків та елементів двостатевих квіток. Встановлено, що пилкові зерна *V. tuberosa* 3-борозні, сплющено-сфероїдальні або майже еліпсоїдальні за формою (П/Е = 0,85–1,33), середніх та великих розмірів, в обрисі з екватора еліптичні, зрідка округлі, в обрисі з полюса слабко 3-лопатеві або 3-лопатеві. Скульптура екзини шипувато-шипикувата з бородавками. Уточнено відомі та виявлено нові ознаки плодів. Уперше відзначено сосочкоподібні папілозні вирости периклінальних стінок екзокарпа зі штрихоподібними, струменястими та бородавчастими кутикулярними утворами поверхні, виявлено особливості продихового апарату екзокарпу, описано особливості трихом, кутикулярної структури плодів. Отримані дані є важливим джерелом додаткових ознак при ідентифікації виду та подальшого їхнього використання у вирішенні питань таксономії та філогенії.

Ключові слова: квітка, мікроструктура, пилкові зерна, плід, сканувальний електронний мікроскоп, скульптура екзини

Вступ

Рід *Valeriana* L. (*Valerianaceae* Batsch) представлений у світовій флорі близько 200 видами, які поширені у Європі, центральних і північних частинах Азії, у Північній та Південній Америці та Північній Африці (Grubov, 1958; Katina, 1961, 1987; Ockendon, 1976; Voroshilov, 1978; Takhtajan, 1987, 2009; Gorbunov, 2002). Для флори України наведено десять видів роду (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), одним із яких є *V. tuberosa* L. Загальний ареал виду охоплює південні та центральні території Європи, Середземноморський регіон, Середню Азію та Північну Африку (Grubov, 1958; Katina, 1961, 1987; Ockendon, 1976; Voroshilov, 1978; Gorbunov, 2002). В Україні *V. tuberosa* поширений на півдні Лісостепу, в Степу та Криму (східна частина), типові його місця зростання включають степові та солонцеві луки, пасовища, береги водойм, галявини лісових масивів, рівнини та пасовища низьких гір, кам'яністі схили (Katina, 1961, 1987).

Valeriana tuberosa заслуговує на особливу увагу, оскільки включений до Червоного списку Міжнародного союзу охорони природи (МСОП) (Rankou et al., 2015) із наданням статусу LC та до списків регіонально рідкісних рослин Дніпропетровської, Запорізької, Харківської, Полтавської областей України (Andrienko, Peregrum, 2012). Популяції цього виду у вищезазначених областях є малочисельними, рослини мають вузьку екологічну амплітуду, слабку конкурентоздатність порівняно з іншими видами в угрупованнях та знаходяться під надмірним рекреаційним навантаженням (туризм, розвиток інфраструктури та урбанізація), тому потребують охорони (Andrienko, Peregrum, 2012). Як і більшість представників роду, *V. tuberosa* широко використовується в народній медицині завдяки численним біологічним властивостям, однак в останні роки не допускається збір його рослин як лікарської сировини (Minarchenko, Tymchenko, 2002). На нашу думку, для запобігання знищенню виду потрібна чітка його діагностика.

Valeriana tuberosa – єдиний вид флори України, що належить до секції *Tuberosae* (Hoesck) Grub. роду *Valeriana*, унікальною рисою представників якої є наявність підземних яйцеподібних або майже кулястих кореневих бульб. Діагностичними критеріями секції є також наявність головчастого суцвіття, трубчастого віночка з вузьким відгином та плодами з потовщеними краями (обляміркою) і щетинистим

опушенням з боків (Grubov, 1958; Katina, 1961; Ockendon, 1976; Voroshilov, 1978; Gorbunov, 2002). *Valeriana tuberosa* – це багаторічна рослина з голим стеблом 12–50 см завв., з цілісними прикореневими листками, ліроподібними, пірчаторозсіченими стебловими листками з лінійними бічними сегментами, щільним головчастим суцвіттям, яке під час плодоношення розростається, із трикутно-ланцетними, голими або іноді з поодинокими війками, приквітничками; віночок квітки світло-рожевий, 4–6 мм завд. (Grubov, 1958; Katina, 1961; 1987; Ockendon, 1976; Voroshilov, 1978; Gorbunov, 2002).

Морфологічні ознаки квітки в межах роду *Valeriana* визнавались досить подібними, тому критерії структури її елементів майже не використовувались для вирішення спірних питань таксономії роду. Морфологічні ознаки плодів рідко залучалися для діагнозів та обмежено використовувалися в ключах при визначенні видів роду, іноді враховувалися форма, розміри та опушення плодів (Grubov, 1958; Katina, 1961, 1987; Ockendon, 1976; Voroshilov, 1978). Існує низка публікацій, присвячених дослідженню карпологічних особливостей видів роду *Valeriana*, метою яких було виявлення діагностичних критеріїв для цілей таксономії та філогенії (Voroshilov, 1978; Gorbunov, 1978, 2002, 2014; Jacobs et al., 2010; Vakulenko et al., 2016). Паліноморфологічні особливості *V. tuberosa* досліджували з використанням світлового мікроскопу (Pyltsevoy analiz, 1950; Kupriyanova, Aleshina, 1978) та сканувального електронного мікроскопу (Clarke, Jones, 1977; Diez, 1984).

З огляду на вищезазначене, метою нашої роботи було дослідити морфологічні ознаки квіток, пилкових зерен і плодів *V. tuberosa* та уточнити особливості їхньої будови, систематизувати та надати детальну характеристику, виявити додаткові критерії для точнішої ідентифікації та подальшого використання цих ознак у вирішенні питань таксономії та філогенії.

Матеріали та методи

Для дослідження квіток, пилкових зерен і плодів був використаний матеріал з Національного гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW). Етикетки гербарних зразків цитуються мовою оригіналу, за необхідності наведені уточнення щодо сучасних назв адміністративних

регіонів. Морфологічні особливості квіток та плодів досліджували під біокуляром МБС-9. Плоди також вивчали під сканувальним електронним мікроскопом (SEM, JEOL JSM-6060 LA), зразки яких фіксували на столиках та напилювали шаром золота. Описи проводили з використанням термінології, узагальненої в літературі (Fedorov, Artyushenko, 1975; Barthlott, 1981; Artyushenko, Fedorov, 1986; Plisko, 2000; Zuman et al., 2004). Для складання описів плодів залучені також рекомендації М.М. Кадена та С.А. Смирнкової (Kaden, Smirnova, 1974). У мікроморфологічних дослідженнях екзодерми зосереджували увагу на загальних обрисах клітин у парадермальній площині, формі зовнішніх периклінальних стінок клітин, звивистості антиклінальних стінок клітин та структурних особливостях кутикулярних утворів їхньої поверхні. Виміри розмірів елементів плодів (довжина та ширина тіла плоду, ширина облямівки, довжина волосків і чубка, розмір папіл) виконано з використанням програми AxioVision Rel.4.8. Виміри розмірів суцвіть, приквітничків та елементів квіток (довжина та ширина віночка оцвітини і зав'язі маточки, довжина тичинок, стовпчика та приймочки) – за допомогою масштабної лінійки біокуляра МБС-9. Пилкові зерна вивчали з використанням світлового мікроскопу (СМ, Biolar ×700) та SEM. Для дослідження під СМ матеріал попередньо обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом (Erdtman, 1952). Для встановлення розмірів у 20 пилкових зерен кожного зразка вимірювали полярну вісь (P), екваторіальний діаметр (E) і товщину екзини, у 10 пилкових зерен – діаметр апокольпуму, діаметр мезокольпуму, ширину борозни та окантовки. Постійні препарати пилкових зерен передані на зберігання в паліотеку Національного гербарію України KW-P (Bezusko, Tymbalyuk, 2011). Для дослідження під сканувальним електронним мікроскопом сухі пилкові зерна фіксували 96%-м етанолом та напилювали шаром золота за стандартною методикою (Tymbalyuk et al., 2018, 2019a, b). Виміри розмірів шипів та шипиків проводили з використанням програми AxioVision Rel.4.8.2. Описували пилкові зерна за термінологією Punt et al. (2007) та Halbritter et al. (2018).

Досліджені зразки квітки: 1. Сталинская [Донецька] обл., Володарський р-н, с. Назарівка, заповідник "Каменные могилы". 05.V 1953. Собр. Колесников, опр. Кузнецова (KW, s.n.). 2. Каменська [Тернопільська] обл., Чортківський р-н, Чортківський лісгосп, ур. "Нагольне", кв. № 93, галявина в

байрачному дубовому лісі. 20.IV 1954. Доброчаєва (KW, s.n.). 3. [Харківська обл.] Окр. с. Борки, Змиєвського уезда, степные склоны, у опушки леса по верховьям балки "Глубокой". 06.V 1923. Котов (KW, s.n.). 4. Миколаївська обл., Первомайський р-н, граніти на лівому березі р. Південний Буг, між Южноукраїнським та селищем Бузьким. 05.04.1990. Крицька, Деркач (KW00105685). 5. Україна, Луганська обл., Лутугинський р-н, між с. Шовкова Протока та с. Волнухіне, степові схили по лівому березі р. Луганчик. 29.04.2003. Перегрим (034281, KW, s.n.).

Досліджені зразки пилкових зерен: 1. Ворошиловградская [Луганська] область, Меловской район, заповідник "Стрелецкая степь", плато. 02.V 1955. 3. Сарычева (KW, s.n.). 2. Донецька обл., Володарський р-н, окол. с. Назарівка, "Кам'яні могили", у степу, звичайно. 29.IV 2013. В.П. Коломійчук (KW00107777). 3. Herbar de Georges Desplantes. À Flavigny sur Ozerain (Côte-d'Or). France. Côte-d'Or: Gevrey, plateau de château Renard. Calciare – alt. 320 mm. Mai 1930. G. Desplantes (KW, s.n.).

Досліджені зразки плодів: 1. Distr. Melitopol, Новотроїцький район, уч. 64, окр. с. Ново-Михайловки, Сладкий под. 15.V 1928. Левина N.c.: *V. tuberosa* 09.IV 1952. Катина (KW, s.n.). 2. Сталинская [Донецька] обл., Буденовський район, заповідник "Хомутовская степь". 25.V 1956. Ф. Гринь (KW, s.n.). 3. Ворошиловградская [Луганська] обл., Меловской район, х. Ежачий, заповідник "Стрелецкая степь". 06.V 1953. Г. Кузнецова (KW, s.n.).

Результати та обговорення

За результатами опрацювання літератури та власних досліджень морфологічних ознак нами складені уточнені характеристики суцвіття, приквітничків та елементів двостатевих квіток *V. tuberosa*. Суцвіття щільне, напівкулясте чи кулясте, 0,8–4,5 × 1,0–5,5 см, при плодах розростається і подовжується в пухку, китицеподібну волоть, гілки якої розсіяно опушені короткими щетинистими волосками. При основі суцвіття наявні листки обгортки, які супротивні, голі, майже до основи розсічені на п'ять вузьких лопатей, центральна з них найдовша, 5–8 мм. Приквітнички 1–2 × 0,5–0,75 мм, супротивні, плівчасті, трикутно-ланцетні, при основі розширені, на верхівці загострені, коротші за квітку та плід, голі або з поодинокими війками і залозками по

краях. Чашечка з 8–11 опушеними остями, які під час цвітіння загорнуті всередину. Віночок рожевий, після закінчення цвітіння опадає, $4,5\text{--}6,0 \times 2\text{--}3$ мм, голий, за формою вузький, трубчастолійкоподібний, при основі з невеликою опуклістю з одного боку, де розміщені нектароносні клітини, на верхівці з вузьким відгином, діаметр якого близько 2 мм, з п'ятьма овальними лопатями, $1\text{--}2 \times 0,7\text{--}1$ мм. Лопаті майже рівні між собою. Свого часу на цю особливість для видів роду вказував Ю.М. Горбунов (Gorbunov, 2002: 106), на відміну від раніше наведених в літературі даних щодо неправильно п'ятилопатевого відгину віночка (Grubov, 1958; Katina, 1961, 1987; Voroshilov, 1978). Тичинок три, прикріплені до основи трубочки віночка, $5\text{--}6(6,5)$ мм завд., за довжиною дещо перевищують віночок, з тонкими тичинковими нитками та широкоеліпсоїдальними пиляками, які прикріплені до ниток посередині (рухливі), $0,5\text{--}0,7$ мм завд. Зав'язь маточки $2\text{--}4 \times 0,5\text{--}1,0$ мм, видовженояйцеподібна, плоска, ребриста, її верхівка з декількома остями (8–11 од.), загорнутими всередину, зав'язь по гранях, інколи і по ребрах густо опушена жорсткими волосками ($0,1\text{--}0,3$ мм завд., при плодах подовжуються); стовпчик ниткоподібний, $4\text{--}6$ мм завд., за довжиною він дорівнює віночку; приймочка трилопатева.

За результатами дослідження складено характеристику пилоквих зерен *V. tuberosa* (рис. 1, А–D, рис. 2, А–D).

СМ. Пилкові зерна 3-борозні, сплющено-сфероїдальні або майже еліпсоїдальні за формою ($P/E = 0,85\text{--}1,33$), в обрисі з полюса слабко 3-лопатеві або 3-лопатеві, з екватора еліптичні, зрідка округлі (рис. 2, А–D); середніх або великих розмірів, $P = 39,9\text{--}61,18$ мкм, $E = 35,9\text{--}51,87$ мкм. Борозни середньої довжини, $4,0\text{--}10,6$ мкм завш., з хвилястими краями, загостреними або притупленими кінцями та тонкою окантовкою, $0,6\text{--}1,0$ мкм, що оточує борозну (рис. 2, В, D). Борозні мембрани гранулярні. Ширина мезокольпумів $29,3\text{--}33,2$ мкм, діаметр апокольпумів $11,9\text{--}22,6$ мкм. Екзина $2,7\text{--}4,0$ мкм завт. Покрив дуже тонкий, у 1,5 раза тонший за стовпчиковий шар. Стовпчики чіткі. Скульптура екзини чітка, шипувата, шипи по краю зерна мало помітні.

СЕМ. Скульптура екзини шипувато-шипикувата (рис. 1, С, D). Шипи і шипики подібні за формою, з рівними або опуклими краями і гострою верхівкою. Шипи $0,9\text{--}1,1$ мкм завв., $0,8\text{--}1,1$ мкм при основі, розташовані рідко; шипики $0,2\text{--}0,3$ мкм завв., $0,3\text{--}0,4$ мкм при основі, більш чисельні; поверхня

між шипами шершава з рідко розташованими перфораціями. Борозні мембрани гранулярні (рис. 1, С).

А.М. Покровська (Pyltsevoy analiz, 1950), досліджуючи пилкові зерна *V. tuberosa*, відзначала, що вони мають характерну будову, яка відрізняє їх від таких у будь-якої іншої трав'яної рослини. Дослідниця надала схематичний рисунок пилоквих зерен *V. tuberosa*, який цілком узгоджується з нашими спостереженнями, за винятком типу апертур, які на рисунку показано як 3-борозно-орові з виразною округлою орою. Однак отримані нами дані та дослідження інших авторів (Clark, Jones, 1977; Kupriyanova, Aleshina, 1978; Diez, 1984) доводять, що тип апертур у *V. tuberosa* 3-борозний.

Отримані розміри пилоквих зерен *V. tuberosa* ми порівняли з такими з літературних джерел. Розміри пилку наведені як $P = E = 56\text{--}59(60)$ мкм (Pyltsevoy analiz, 1950) як $P = (54,0)55,2\text{--}57,6$ мкм, $E = 58,8\text{--}61,2$ мкм (Kupriyanova, Aleshina, 1978), як $P = 40\text{--}54$ мкм, $E = 43\text{--}53$ мкм (Clark, 1977) та як $P = 30\text{--}52$ мкм, $E = 20\text{--}44$ мкм (Diez, 1984). За даними А.М. Покровської (Pyltsevoy analiz, 1950) і Л.А. Купріянової та Л.А. Альшиної (Kupriyanova, Aleshina, 1978), пилкові зерна мали більші розміри порівняно з такими, які наводили інші автори (Clark, 1977; Diez, 1984). Дослідження трьох зразків показали, що для *V. tuberosa* ($39,9\text{--}61,18 \times 35,9\text{--}51,87$ мкм) характерні пилкові зерна середніх та великих розмірів. Можливо, деякі відмінності у розмірах пов'язані з різною методикою приготування препаратів і незначною вибіркою зразків. У пилку *V. tuberosa* висота шипів більш-менш дорівнює їхній ширині при основі, що добре спостерігається на СЕМ мікрофотографіях та узгоджується з даними інших дослідників (Clark, Jones, 1977).

На підставі порівняльного аналізу паліно-морфологічних особливостей *V. tuberosa*, отриманих раніше (Pyltsevoy analiz, 1950; Clark, Jones, 1977; Kupriyanova, Aleshina, 1978; Diez, 1984), ми уточнили тип апертур, розмір пилоквих зерен та шипів, їхню форму та наявність шипиків і бородавочок.

В ході критичного опрацювання літературних даних нами з'ясовано, що морфологічні особливості плодів представників роду *Valeriana* мають важливе значення для діагностики видів (Gorbunov, 1978, 2002, 2014; Vakulenko et al., 2016). Плід *V. tuberosa* (агтедула) нижній, сухий, нерозкривний, із здерев'янілим ендокарпом, утворений трьома плодолистками, з яких один фертильний, подібний до плодів більшості

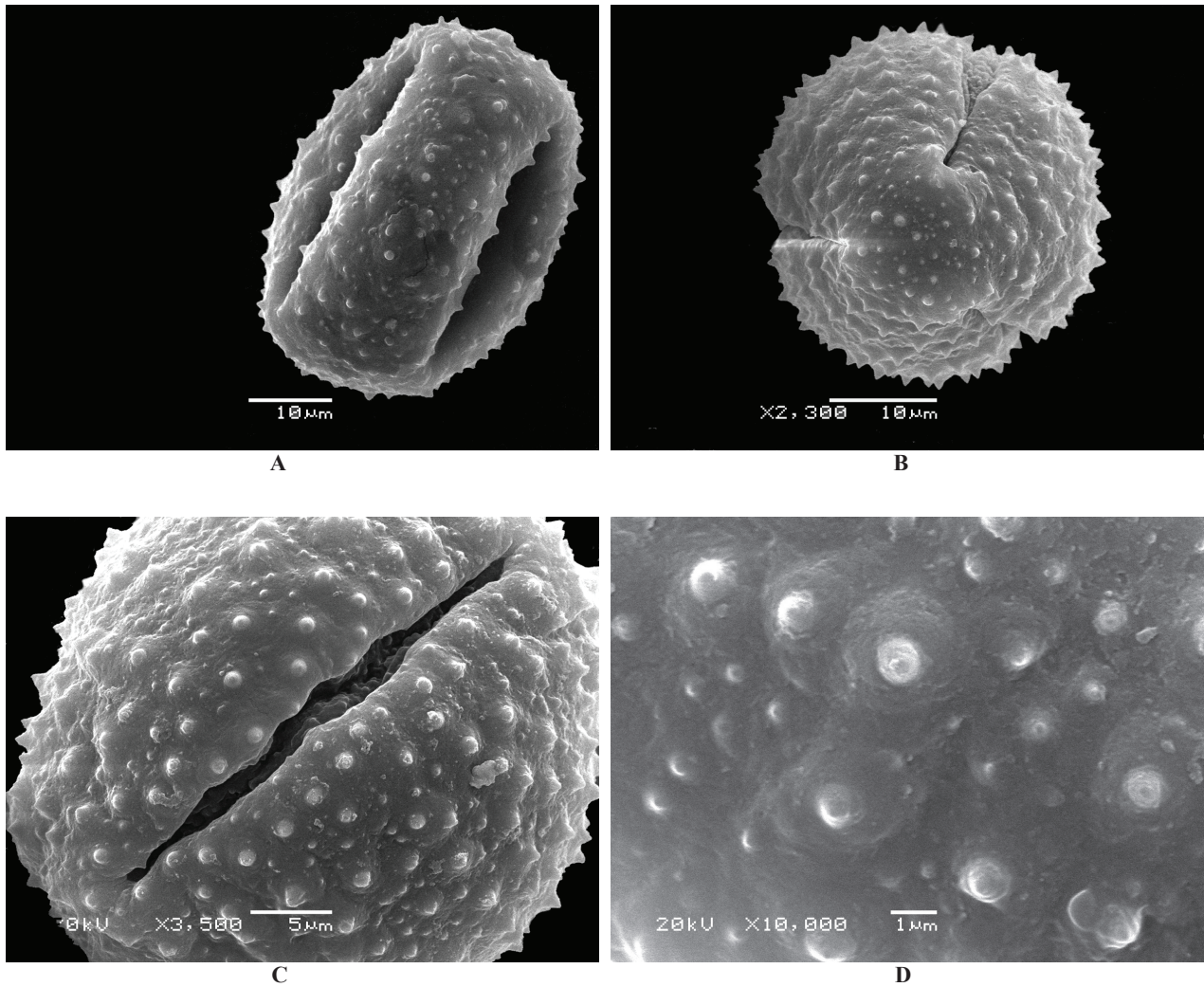


Рис. 1. Пилкові зерна *Valeriana tuberosa* (сканувальний електронний мікроскоп). А: вигляд з екватора; В: вигляд з полюса; С: борозна; D: скульптура екзини

Fig. 1. Pollen grains of *Valeriana tuberosa* (scanning electron microscopy). A: equatorial view; B: polar view; C: colpus; D: exine sculpture

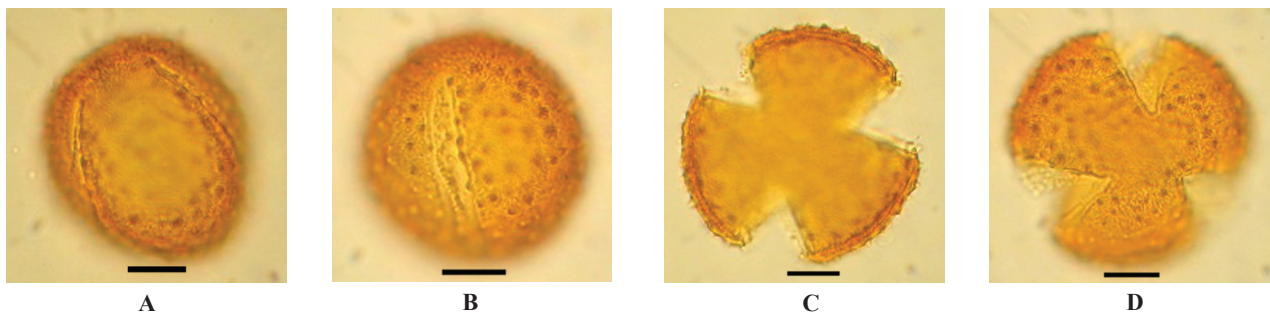


Рис. 2. Пилкові зерна *Valeriana tuberosa* (світловий мікроскоп). А, В: вигляд з екватора; В: борозна; С, D: вигляд з полюса. Масштабна лінійка: 10 мкм

Fig. 2. Pollen grains of *Valeriana tuberosa* (light microscopy). A, B: equatorial view; B: colpus; C, D: polar view. Scale bars: 10 μm

видів роду (Katina, 1961; Grubov, 1958; Plisko, 2000; Gorbunov, 1978, 2002). За зовнішньою формою він дещо сплюснутий, здебільшого видовженояйцеподібний, 3,4–4,6 мм завд., 1,2–1,8 мм завш., за кольором тьмяно-коричневий. Верхівка плоду видовжена, основа заокруглена та дещо розширена, з ледь помітним заглибленням посередині, де розміщений карпоподіум з базальним плодовим рубчиком (рис. 3, А). На верхівці плоду розташована лютючка, яка утворилася внаслідок розростання чашечки та перетворення її на білий пірчастий утвір – чубок, схожий на папус, з декількома довгими товстими шкірястими остями та численними волосоподібними виростами. Ці ості зросли між собою біля основи у вигляді плівчастої корони (рис. 3, В). У недозрілих плодів, як і у маточок квіток, ості з білими довгими м'якими волосками згорнуті донизу та розгортаються лише після дозрівання. На нижній поверхні плоду розташовано три ребра – центральне пряме, по боках від нього по одному дугоподібно зігнутому, на верхній – одне пряме. З обох боків плоду розвинена облямівка – виріст до 0,5 мм завш., він заповнений паренхімною тканиною з поздовжнім судинним пучком.

Поверхня плоду з верхнього та нижнього боків (за виключенням облямівки) опушена між ребрами, а інколи і по ребрах простими відстовбурченими жорсткими довгими (до 0,3–0,4 мм) стрічкоподібними, сплюсненими або трубчастими від основи та округлими на верхівці волосками (рис. 3, А–С, F).

Чубок 3,7–6,9 мм завд., з 8–11 остями. Ості опушені довгими стрічкоподібними, часто перекрученими, звивистими волосками. Рубчик округлий, білуватий, базальний (рис. 3, А, В).

Слід зазначити, що в літературних джерелах щодо роду *Valeriana* ми не знайшли інформації про мікроморфологічні особливості для плодів *V. tuberosa* (Grubov, 1958; Katina, 1961; Ockendon, 1976; Gorbunov, 1978, 2002, 2014; Voroshilov, 1978). Використання СЕМ у нашому дослідженні дозволило виявити суттєві ознаки мікроструктури поверхні плоду цього виду та вперше скласти її детальну характеристику. Поверхня плоду горбкувата, межі між клітинами чіткі; на ребрах та міжреберних ділянках клітини екзокарпію розташовані вздовж поздовжньої осі; на ребрах клітини довгасті, з опуклими зовнішніми периклінальними стінками, на міжреберних ділянках вони округлі, кутасті, з опуклими периклінальними стінками, з бородавчастими або штрихоподібними кутикулярними утворами. Антиклінальні стінки

прямі, округлі або хвилясті, деякі клітини екзокарпію мають сосочкоподібно видовжені утвори або представлені папілами до 30–40 мкм завв. На міжреберних ділянках розташовані продихи, замикаючі клітини яких мають гладеньку кутикулярну структуру поверхні та оточені радіально розміщеними п'ятьма-шістьма бічними клітинами, кутикулярна структура яких переважно струменястого типу, продихові щілини паралельні поздовжній осі плоду (рис. 3, D). Поверхня волосків має бородавчасті, штрихоподібні або видовжені утвори кутикули (рис. 3, F).

Таким чином, у результаті детального аналізу морфологічних особливостей суцвіття, елементів двостатевих квіток, пилкових зерен і плодів нами уточнено відомі літературні дані та для пилкових зерен і плодів виявлено нові специфічні ознаки *V. tuberosa*.

Уточнено тип апертур та розмір пилкових зерен *V. tuberosa*. Детальніший аналіз елементів скульптури екзини пилкових зерен з використанням СЕМ дозволив уточнити розмір і форму шипів та наявність шипиків і бородавок.

За допомогою СЕМ виявлено нові мікроморфологічні ознаки плодів, зокрема, вперше відзначено сосочкоподібні папілозні вирости периклінальних стінок екзокарпу з штрихоподібними, струменястими та бородавчастими кутикулярними утворами поверхні, описано особливості волосків, якими опушені плоди, специфіку кутикулярної структури їхньої поверхні та особливості продихового апарату екзокарпу.

Висновки

За результатами аналізу комплексного морфологічного дослідження квіток, пилкових зерен і плодів *V. tuberosa*, складено їхні детальні характеристики, уточнено відомі та виявлено нові морфологічні особливості, які є важливими додатковими ознаками для точнішої ідентифікації виду та для їхнього подальшого використання у вирішенні питань таксономії та філогенії.

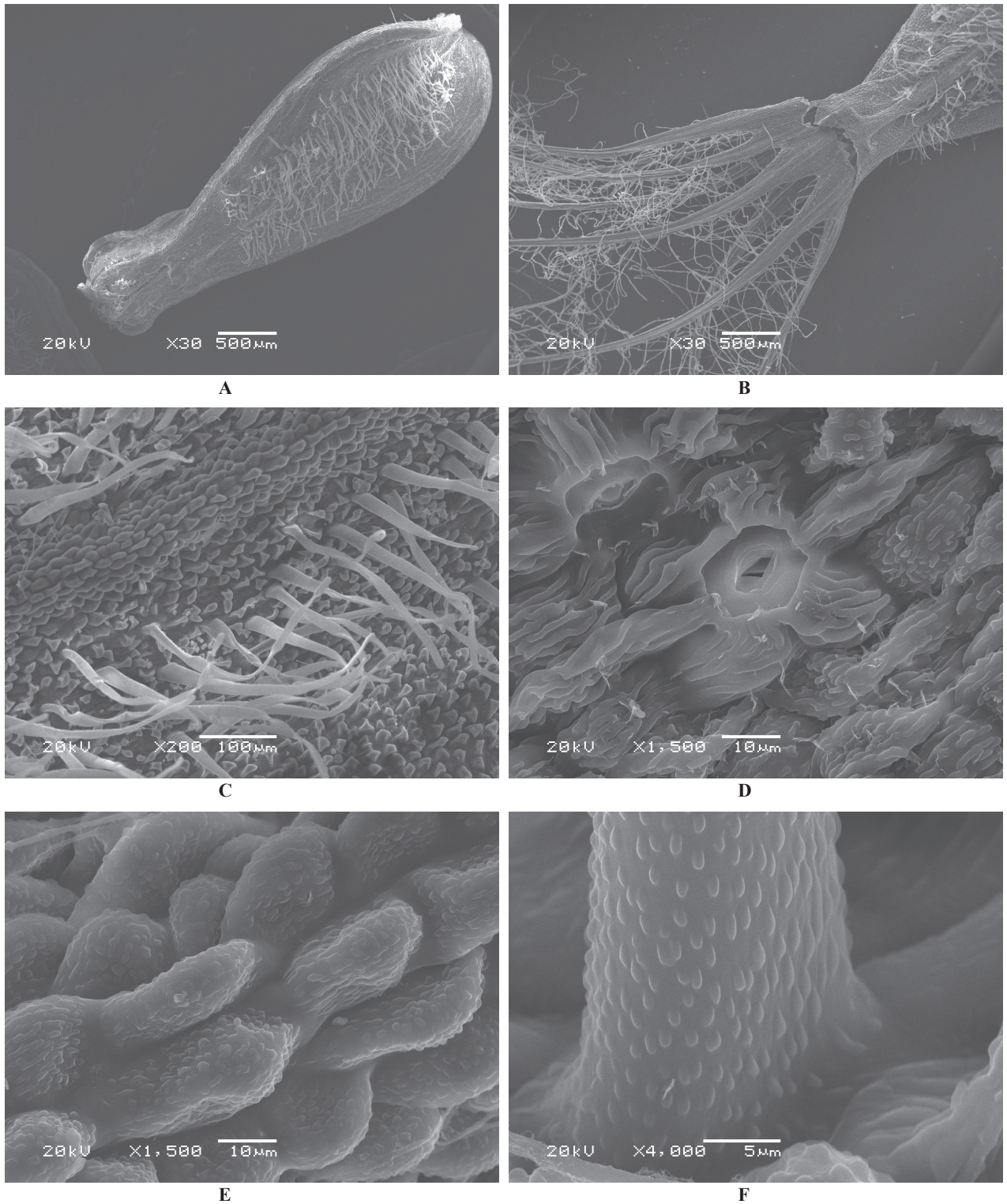


Рис. 3. Плоди *Valeriana tuberosa* (SEM). А: загальний вигляд; В: чубок; С: фрагмент поверхні з волосками; D: фрагмент поверхні з продином; Е: окремі клітини поверхні; F: поверхня волоска

Fig. 3. Fruits of *Valeriana tuberosa* (SEM). A: general view; B: pappus-like calyx; C: fragment of the surface with hairs; D: fragment of the surface with stoma; E: individual surface cells; F: surface of the hair

Список послань

- Andrienko T.L., Peregrym M.M. 2012. *Official lists of regional rare plants of administrative territories of Ukraine (reference book)*. Kyiv: Alterpress, 148 pp. [Андрієнко Т.Л., Перегрим М.М. 2012. *Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України (довідкове видання)*. Київ: Альтерпрес, 148 с.].
- Artyushenko Z.T., Fedorov Al.A. 1986. *Atlas po opisatelnoi morfologii vysshikh rasteniy: Plod*. Leningrad: Nauka, 392 pp. [Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. 1986. *Атлас по описательной морфологии высших растений: Плод*. Ленинград: Наука, 392 с.].
- Barthlott W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic Journal of Botany*, 1(3): 345–355.
- Bezusko L.G., Tsybalyuk Z.M. 2011. Palynothesca of the M.H. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine. In: *Herbaria of Ukraine. Index Herbariorum Ucrainicum*. Ed. N.M. Shiyan. Kyiv: Alterpress, pp. 138–141. [Безузько Л.Г., Цимбалюк З.М. 2011. Палінотека Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. В кн.: *Гербарії України. Index Herbariorum Ucrainicum*. Ред. Н.М. Шиян. Київ: Альтерпрес, с. 138–141].
- Clarke G.C.S., Jones M.R. 1977. The Northwest European Pollen Flora: 16. *Valerianaceae*. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 24: 155–179. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(77\)90038-0](https://doi.org/10.1016/0034-6667(77)90038-0)
- Diez M.J. 1984. Contribucion al atlas palinologico de Andalucia Occidental. V. *Valerianaceae*. *Anales de la Asociacion de Palinologos de Lengua Española (A.P.L.E.)*, 1: 49–58.
- Erdtman G. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 539 pp.
- Fedorov Al.A., Artyushenko Z.T. 1975. *Atlas po opisatelnoi morfologii vysshikh rasteniy. Tsvetok*. Leningrad: Nauka, 350 pp. [Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. *Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок*. Ленинград: Наука, 350 с.].
- Gorbunov Yu.N. 1978. *Vyulleten Glavnogo botanicheskogo sada AN SSSR*, 108: 30–37. [Горбунов Ю.Н. 1978. Морфология плодов кавказских видов валерианы. *Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР*, 108: 30–37].
- Gorbunov Yu.N. 2002. *Valeriany flory Rossii i sopredelnykh gosudarstv: Morfologiya, sistematika, perspektivy ispolzovaniya*. Moscow: Nauka, 207 pp. [Горбунов Ю.Н. 2002. *Валерианы флоры России и сопредельных государств: Морфология, систематика, перспективы использования*. Москва: Наука, 207 с.].
- Gorbunov Yu.N. 2014. *Karpologiya vidov roda Valeriana L. flory Rossii i sopredelnykh stran. Memorialnyi kadenovskiy sbornik*. Eds L.I. Lotova, A.K. Timonin. Moscow: MAKSS Press, 248 pp. [Горбунов Ю.Н. 2014. *Карпология видов рода Valeriana L. флоры России и сопредельных стран. Мемориальный каденовский сборник*. Ред. Л.И. Лотова, А.К. Тимонин. Москва: МАКС Пресс, 248 с.].
- Grubov V.I. 1958. *Valeriana L*. In: *Flora URSS*, vol. 23. Moscow; Leningrad: Editio Acad. Sci. URSS, pp. 594–640. [Грубов В.И. 1958. *Valeriana L*. В кн.: *Флора СССР*, т. 23. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, с. 594–640].
- Halbritter H., Ulrich S., Grímsson F., Weber M., Zetter R., Hesse M., Buchner R., Svojtka M., Frosch-Radivo A. 2018. *Illustrated Pollen Terminology*. Ed. 2. Cham, Switzerland: Springer International Publishing. <http://doi.org/10.1007/978-3-319-71365-6>
- Jacobs B., Bell Ch., Smets E. 2010. Fruits and seeds of the *Valeriana* clade (*Dipsacales*): diversity and evolution. *International Journal of Plant Sciences*, 171(4): 421–434. <http://doi.org/10.1086/651243>
- Kaden N.N., Smirnova S.A. 1974. *K metodike sostavleniya karpologicheskikh opisaniy. Sostavlenie opredelitelnykh rasteniy po plodam i semenam*. Kiev: Naukova Dumka, pp. 54–67. [Каден Н.Н., Смирнова С.А. 1974. *К методике составления карпологических описаний. Составление определителей растений по плодам и семенам*. Киев: Наукова думка, с. 54–67].
- Katina Z.F. 1961. *Valeriana L*. In: *Flora URSS*, vol. 10. Kyiv: Editio Acad. Sci. URSS, pp. 314–337. [Катина З.Ф. 1961. *Valeriana L*. В кн.: *Флора УРСР*, т. 10. Київ: Вид-во АН УРСР, с. 314–337].
- Katina Z.F. 1987. *Valeriana L*. In: *Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*. Kiev: Naukova Dumka, pp. 251. [Катина З.Ф. 1987. *Valeriana L*. В кн.: *Определитель высших растений Украины*. Киев: Наукова думка, с. 251].
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1978. *Pylytsa dvudolnykh rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR. Lamiaceae – Zygophyllaceae*. Leningrad: Nauka, 184 pp. [Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1978. *Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Lamiaceae – Zygophyllaceae*. Ленинград: Наука, 184 с.].
- Minarchenko V.M., Tymchenko I.A. 2002. *Atlas likarskykh roslyn Ukrainy (khorolohiya, resursy ta okhorona)*. Kyiv: Phytosociocentr, 172 pp. [Мінарченко В.М., Тимченко І.А. 2002. *Атлас лікарських рослин України (хорологія, ресурси та охорона)*. Київ: Фітосоціоцентр, 172 с.].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, xxiii + 345 pp.
- Ockendon D.J. 1976. *Valeriana L*. In: *Flora Europaea*, vol. 4. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 52–56.
- Plisko M.A. 2000. *Caprifoliaceae*. In: *Anatomia seminum comparativa. Dicotyledones. Rosidae II*, vol. 6. Ed. A.L. Takhtajan. St. Petersburg: Nauka, pp. 367–383. [Плиско М.А. 2000. *Caprifoliaceae*. В кн.: *Сравнительная анатомия семян. Двудольные. Rosidae II*, т. 6. Ред. А.Л. Тахтаджян. СПб: Наука, с. 367–383].
- Punt W., Hoen P.P., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review*

- of *Palaeobotany and Palynology*, 143: 1–81. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.06.008>
- Pylytsevoy analiz*. 1950. Ed. A.N. Pokrovskaya. Moscow: Gos. izd-vo geol. lit., 571 pp. [*Пыльцевой анализ*. 1950. Гл. ред. А.Н. Покровская. Москва: Гос. изд-во геол. л-ры, 571 с.]
- Rankou H., Ouhammou A., Taleb M., Martin G. 2015. *Valeriana tuberosa*. The IUCN Red List of Threatened Species, e.T53785801A53798747. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T53785801A53798747.en>
- Takhtajan A.L. 1987. *Sistema magnoliofitov*. Leningrad: Nauka, 439 pp. [Тахтаджян А.Л. 1987. *Система магнолиофитов*. Ленинград: Наука, 439 с.]
- Takhtajan A. 2009. *Flowering Plants*. Ed. 2. New York: Springer-Verlag, 871 pp. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9609-9>
- Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Nitsenko L.M. 2019a. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(1): 9–23. [Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Ниценко Л.М. 2019а. Паліноморфологія видів роду *Dipsacus* (*Dipsacaceae*) флори України: значення для цілей систематики та спорово-пилкового аналізу. *Український ботанічний журнал*, 76(1): 9–23]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.01.009>
- Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.G., Nitsenko L.M. 2018. *Ukrainian Botanical Journal*, 75(3): 248–259. [Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г., Ниценко Л.М. 2018. Паліноморфологічні особливості видів роду *Knautia* (*Dipsacaceae*) флори України: оцінка для цілей систематики та спорово-пилкового аналізу. *Український ботанічний журнал*, 75(3): 248–259]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.03.248>
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Nitsenko L.M. 2019b. Taxonomic significance of pollen morphology in *Succisa* and *Succisella*. *Biodiversity Research and Conservation*, 55: 1–6. <https://doi.org/10.2478/biorc-2019-0010>
- Vakulenko T.B., Loya V.V., Kayutkina T.M. 2016. In: *Vital issues of the carpatian flora research: Retrospective and present state*. Uzhhorod, pp. 18–19. [Вакуленко Т.Б., Лоя В.В., Каюткіна Т.М. 2016. Діагностичне значення карпологічних ознак деяких видів роду *Valeriana* L. У зб.: *Vital issues of the carpatian flora research: Retrospective and present state* (Ужгород, 8–9 грудня 2016 р.). Ужгород, с. 18–19].
- Voroshilov V.N. 1978. *Valeriana* L. In: *Flora Evropeyskoy chasti SSSR*, vol. 3. Leningrad: Nauka, pp. 32–36. [Ворошилов В.Н. 1978. *Valeriana* L. В кн.: *Флора Европейской части СССР*, т. 3. Ленинград: Наука, с. 32–36].
- Zyman S.M., Mosyakin S.L., Bulakh O.V. 2004. *Illustrated guide to the morphology of flowering plants*. Uzhhorod: Medium, 156 pp. [Зиман С.М., Мосякін С.Л., Булах О.В. 2004. *Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин*. Ужгород: Медіум, 156 с.]

Рекомендує до друку М.М. Федорончук