

Эндемичные виды рода *Thymus*: эколого-ценотическое и фитохимическое исследование

© 2025. Е. С. Богданова, к. б. н., с. н. с.,
О. А. Розенцвет, д. б. н., г. н. с.,
В. Н. Нестеров, к. б. н., с. н. с., зав. лабораторией,
В. А. Розенцвет, д. х. н., в. н. с.,
Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН,
445003, Россия, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10,
e-mail: cornales@mail.ru

В настоящей работе изучены эколого-ценотические и фитохимические особенности эндемичных видов растений *Thymus cretaceus*, *T. dubjanskyi* и *T. taliievii*, произрастающих в разных ботанико-географических условиях. Ареал распространения менялся в направлении с северных широт к южным: *T. taliievii* > *T. dubjanskyi* > *T. cretaceus*. Растения произрастали на кальций-содержащих субстратах и различались по эколого-ценотическому окружению. Листья растений северных широт содержали больше влаги, фосфолипидов, но меньше нейтральных липидов, гликолипидов и ненасыщенных жирных кислот. Различия в содержании и соотношении фотосинтетических пигментов связаны с видовой принадлежностью растения. Эндемизм изученных растений обеспечивается как за счёт географического положения, климатических и эдафических условий, так и своеобразие фитоценоза, физиологических и биохимических процессов.

Ключевые слова: *Thymus cretaceus*, *Thymus dubjanskyi*, *Thymus taliievii*, липиды, жирные кислоты, фотосинтетические пигменты.

Endemic species of the genus *Thymus*: ecological, coenotic and phytochemical study

© 2025. E. S. Bogdanova ORCID: 0000-0002-2445-1952*
O. A. Rozentsvet ORCID: 0000-0001-6312-3620*
V. N. Nesterov ORCID: 0000-0002-3590-7097*
V. A. Rozentsvet ORCID: 0000-0002-1826-9636*
Samara Federal Research Scientific Center RAS
Institute of Ecology of Volga River Basin RAS,
10, Komzin St., Togliatti, Russia, 445003,
e-mail: cornales@mail.ru

The article examines the ecological-coenotic and phytochemical features of endemic plant species *Thymus cretaceus*, *T. dubjanskyi* and *T. taliievii*, growing in different botanical and geographical conditions. Plant material (fresh leaves) was collected in the Orenburg, Ulyanovsk and Volgograd regions. The water content in plant leaves was determined by the calibration method after they were dried. Photosynthetic pigments were analyzed in acetone extract by spectrophotometer. Lipids from plant tissues were extracted with organic solvents after their complete destruction. Separation of lipids was carried out by thin layer chromatography using various solvent systems. Fatty acids were analyzed as their methyl esters. It is shown that the range of distribution of the studied species changed from northern to southern latitudes: *T. taliievii* > *T. dubjanskyi* > *T. cretaceus*. The plants grew on calcium-containing substrates and differed in their ecological and coenotic environment. Leaves of plants from northern latitudes contained more moisture than more southerly ones. The content of lipids and fatty acids changed sideways, a decrease in glycolipids and an increase in phospholipids and unsaturated fatty acids as the plants moved from north to south. Differences in the content and ratio of photosynthetic pigments are more related to the species of the plant than to the place of growth. The endemism of the studied plants is ensured by the geographical location, climatic and edaphic conditions, and the peculiarity of the phytocenosis. Habitat conditions affected physiological and biochemical processes.

Keywords: *Thymus cretaceus*, *Thymus dubjanskyi*, *Thymus taliievii*, lipids, fatty acids, photosynthetic pigments.

Род *Thymus* (тимьян) является одним из самых многочисленных в семействе Lamiaceae [1]. Он представлен как вечнозелёными, так и полувечнозелёными кустарничками, а также травянистыми многолетними растениями. Большинство видов *Thymus* распространено в Евразии, в Северной Африке, на Канарских и достигающих северо-запада Гренландии островах. В целом род характеризуется космополитичностью, но принято считать, что центр разнообразия находится в Средиземноморье. На территории России растения *Thymus* встречаются от западных до восточных границ, всего насчитывается около 160 видов. Среди растений рода *Thymus* встречаются эндемичные виды, которые произрастают преимущественно на меловых обнажениях [2].

Представители рода *Thymus* давно привлекают внимание исследователей как источники лекарственного и пищевого сырья [3]. Химический состав растений, как правило, варьирует в зависимости от видовых особенностей, зоны выращивания и погодных условий [4]. Например, содержание карвакрола и тимола – главных фенольных соединений тимьянов – существенно различается. В частности, в различных видах северных широт содержится больше карвакрола, чем тимола [5].

Растительные липиды и жирные кислоты (ЖК) широко используются в медицине (коррекция метаболических процессов), косметологии (формирование липосом), пищевой промышленности (биологически активные добавки) [6]. Однако липиды в растениях рода *Thymus* мало изучены. Отметим также, что липидам и их ЖК отводится ведущая роль в регулировании внутриклеточных процессов и адаптационной взаимосвязи клетки и внешней среды [7].

Фотосинтетические пигменты интегрированы в биологические мембраны, функционирование которых напрямую зависит от состава липидов. Эффективное поглощение света и преобразование его энергии хлорофиллом существенно зависит от организации внутренних мембранных структур хлоропластов [7, 8]. Главными структурными элементами мембран хлоропластов являются гликолипиды (ГЛ): моно-, и дигалактозилдиацилглицерины ((МГДГ и ДГДГ) и сульфохиновозилдиацилглицерин (СХДГ). Липидный матрикс экстраплазматических мембран клеток представлен фосфолипидами (ФЛ) – фосфатидилхолином (ФХ), фосфатидилэтаноламином (ФЭ), фосфатидилглицерином (ФГ), а также минорными компонентами, фосфатидной кислотой

(ФК), фосфатидилинозитом (ФИ) и дифосфатидилглицерином (ДФГ).

Цель работы – изучение эколого-ценотических и фитохимических особенностей трёх эндемичных видов растений *Thymus cretaceus* Klokov et Des.-Shost., *Thymus dubjanskyi* Klokov et Des.-Shost. и *Thymus talijevii* Klokov et Des.-Shost.

Материалы и методы исследования

Растительный материал отбирали в период наиболее интенсивной вегетации растений (июнь–июль) в 2015, 2017 и 2021 гг. в Оренбургской, Ульяновской и Волгоградской областях. Исследованные виды тимьянов являются эндемиками, в частности: *T. talijevii* – средне- и южноуральский лесостепной вид [11], *T. dubjanskyi* – средне-волжский лесостепной вид [12], а *T. cretaceus* – средне- и нижнедонский лесостепной и степной вид [13].

Данные основных метеорологических условий районов исследования предоставлены сайтом <https://nuipogoda.ru>.

Для анализов использовали свежие полностью сформированные листья среднего яруса с 15–20 растений в пределах одного экотопа. В полевых условиях листья измельчали, из усреднённой биомассы составляли три биологических пробы по 0,2–2,0 г сырой массы и хранили в жидком азоте.

Почвенный субстрат отбирали в корнеобитаемом слое на глубине 10–15 см для определения кислотности и влажности почв [9].

Оводнённость листьев растений определяли после их высушивания при 60 °С до постоянной массы, и рассчитывали как разницу между сырой и сухой массой, выражали в %.

Содержание пигментов определяли в ацетоновой вытяжке (90%) на спектрофотометре ПЭ-3000 УФ (ПромЭкоЛаб, Россия). Концентрацию хлорофиллов *a* и *b* (Хл *a* и *b*) измеряли при $\lambda=662$ и 645 нм соответственно, каротиноидов (К) – при 470 нм. Расчёт концентрации выделенных пигментов производили по методу [10].

Липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола (1:2, об./об.) с одновременным механическим разрушением тканей. Гликолипиды разделяли методом одномерной тонкослойной хроматографии (ТСХ) в системе органических растворителей ацетона:бензола:воды (91:30:8, об.). Хроматограммы анализировали с помощью программного обеспечения Sorbfil TLC View (Sorbfil,

Россия), используя в качестве стандарта МГДГ. Для идентификации отдельных компонентов ГЛ использовали стандарты ДГДГ и СХДГ (Sigma-Aldrich, США). Фосфолипиды разделяли двумерной ТСХ с использованием систем растворителей в первом направлении – хлороформ:метанол:бензол:аммиак (130:60:20:12, об./об.), во втором – хлороформ:метанол:бензол:ацетон:уксусная кислота (140:60:20:10:8, об./об.). Нейтральные липиды (НЛ) разделяли также с помощью ТСХ с последовательным применением систем растворителей – толуол:гексан:муравьиная кислота (70:30:0.5, об./об.) и гексан:диэтиловый эфир:муравьиная кислота (60:40:1, об.). Количество НЛ определяли денситометрически, в качестве стандарта для построения калибровочных кривых использовали трипальмитат (Sigma, США) [8].

Состав ЖК анализировали в виде их метиловых эфиров. Метилирование проводили кипячением растительного экстракта в 5%-ном растворе HCl в метаноле в течение 1 ч. После охлаждения полученные эфиры экстрагировали гексаном и очищали с помощью ТСХ. Метиловые эфиры анализировали на газовом хроматографе Хроматэк Кристалл 5000.1 (Хроматэк, Россия) в изотермическом режиме с использованием капиллярной колонки длиной 105 м и диаметром 0,25 мм (RESTEK, США). Температура колонки – 180 °С, испарителя и детектора – 260 °С, скорость тока газа-носителя (гелий) – 2 мл/мин.

Статистическую обработку результатов анализов проводили с использованием программ STATISTICA 6.0 для Windows, Microsoft Excel 2007. Данные представлены как средние арифметические из трёх биологических и трёх аналитических повторностей и их стандартные ошибки.

Результаты и обсуждение

Согласно полученным данным, все виды тимьяна географически удалены друг от друга (табл. 1). Их ареал меняется в направлении от северных широт к южным в следующей последовательности *T. talijevii* > *T. dubjanskyi* > *T. cretaceus*. Исследованные виды предпочитают селиться в каменистых степях, на меловых и мергелистых обнажениях. Приуроченность группировок тимьянников к меловым обнажениям свидетельствует об их приспособленности к специфическим условиям обитания, которые характеризуются своеобразием фитоценоза (табл. 1).

Условия произрастания тимьянов различались по температурному режиму и количеству выпавших осадков. Самую низкую среднесуточную температуру, с наибольшим количеством осадков отмечали в районе произрастания вида *T. talijevii* в сравнении с условиями, в которых росли *T. dubjanskyi* и *T. cretaceus* (табл. 1). Субстрат, на котором произрастали растения, не различался по кислотности. В то же время меловой почвенный субстрат, на котором произрастал *T. dubjanskyi*, содержал на 12% больше влаги, чем субстраты под другими видами тимьянов.

Необходимо отметить, что виды тимьянов по режиму увлажнения относятся к ксерофитам. Благодаря развитию мелких суховатых с хорошо развитыми механическими тканями листьев и мощной корневой системе в сочетании с высоким осмотическим давлением растения получают воду даже из сухих почв и переносят длительный дефицит почвенного увлажнения [14]. Результаты анализа уровня общей обводнённости листьев показали, что в листьях растений *T. dubjanskyi* содержание воды составило 70,0%, в листьях *T. talijevii* – 68,4%, а в *T. cretaceus* – 60,4%. Таким образом, произрастающие на более увлажнённой почве растения *T. talijevii* и *T. dubjanskyi* имели листья более обводнённые в сравнении с *T. cretaceus*.

Изменения температуры и влажности среды могут вызывать сдвиги в пигментном составе листьев растений, сигнализируя о физиологическом состоянии растений и их фотосинтетического аппарата [11]. Повышенное содержание Хл *a* отмечено для растений *T. dubjanskyi* (2,1 мг/г сухой массы) (рис. 1). Листья растений *T. talijevii* больше накапливали Хл *b* (2,0 мг/г), в то время как в листьях растений *T. cretaceus* содержание Хл *a* и Хл *b* было практически равным (1,6 и 1,7 мг/г сухой массы). Содержание К составляло 0,6–0,7 мг/г сухой массы. Судя по полученным данным, различия в содержании и соотношении фотосинтетических пигментов в большей степени связаны с видовой принадлежностью растения, чем с местом произрастания.

Количественное содержание суммарных липидов (СЛ) в листьях растений *T. dubjanskyi* составляло 98,7 мг/г сухой массы, что в 1,5 и 2,0 раз больше, чем в растениях *T. talijevii* и *T. cretaceus* (рис. 2А).

В составе СЛ трёх видов преобладали НЛ (24,5–72,5 мг/г сухой массы). В листьях *T. dubjanskyi* содержание НЛ составляло более 70% от суммарного содержания липидов

Таблица 1 / Table 1

Климатические и эдафические условия районов исследования
Climatic and edaphic conditions of the study areas

Характеристики Characteristics	<i>Thymus talijevii</i>	<i>Thymus dubjanskii</i>	<i>Thymus cretaceus</i>
Координаты Coordinates	53°40'38.7" с. ш. 53°34'11.1" в. д. 53°40'38.7" N 53°34'11.1" E	52°74'58" с. ш. 47°47'23" в. д. 52°74'58" N 47°47'23" E	49°71'53" с. ш. 44°36'.89" в. д. 49°71'53" N 44°36'.89" E
Экологическая приуроченность Ecology	обнажения мергелистые пестроцветные глины в сообществах [<i>Stipa korshinskyi</i> + <i>Herbae stepposae</i>] outcrops of marly variegated clays in communities of stony steppes	мергелисто-меловые обнажения в сообществах [<i>Herbae stepposae</i> + <i>Helictotrichon desertorum</i>] marl chalk outcrops in communities of stony steppes	меловые обнажения в сообществах [<i>Thymus cretaceus</i>] chalk outcrops in stony steppe communities
Экологическая группа Ecological group	ксерофит / xerophyte		
Среднесуточная температура воздуха (июнь и июль), °C Average daily air temperature (June and July), °C	16,7	22,0	24,5
Сумма осадков, мм The amount of precipitation, mm	151,0	52,0	140,0
Влажность почвы, % Soil moisture, %	11,0	12,0	10,6
pH _{H₂O}	8,2	8,6	8,4

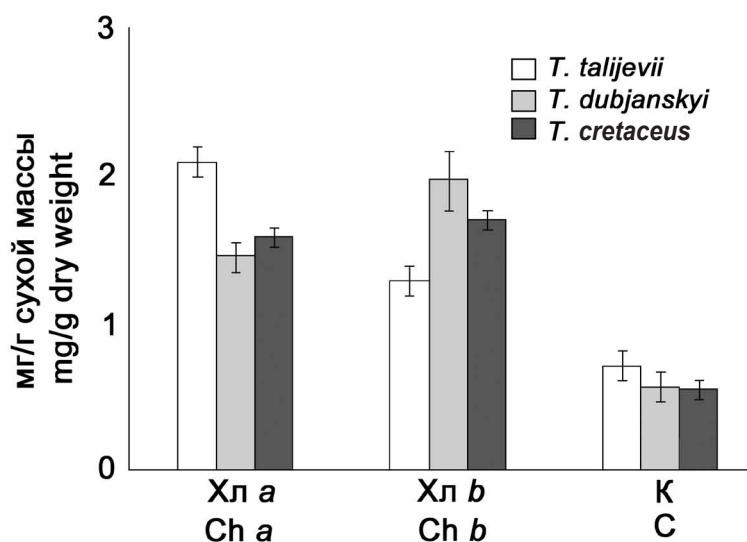


Рис. 1. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях тимьянов (мг/г сухой массы).

Хл а, Хл б – хлорофиллы а и б, соответственно; К – каротиноиды

Fig. 1. Photosynthetic pigments content in thyme leaves (mg/g dry weight).

Ch a, Ch b – chlorophylls a and b, respectively; C – carotenoids

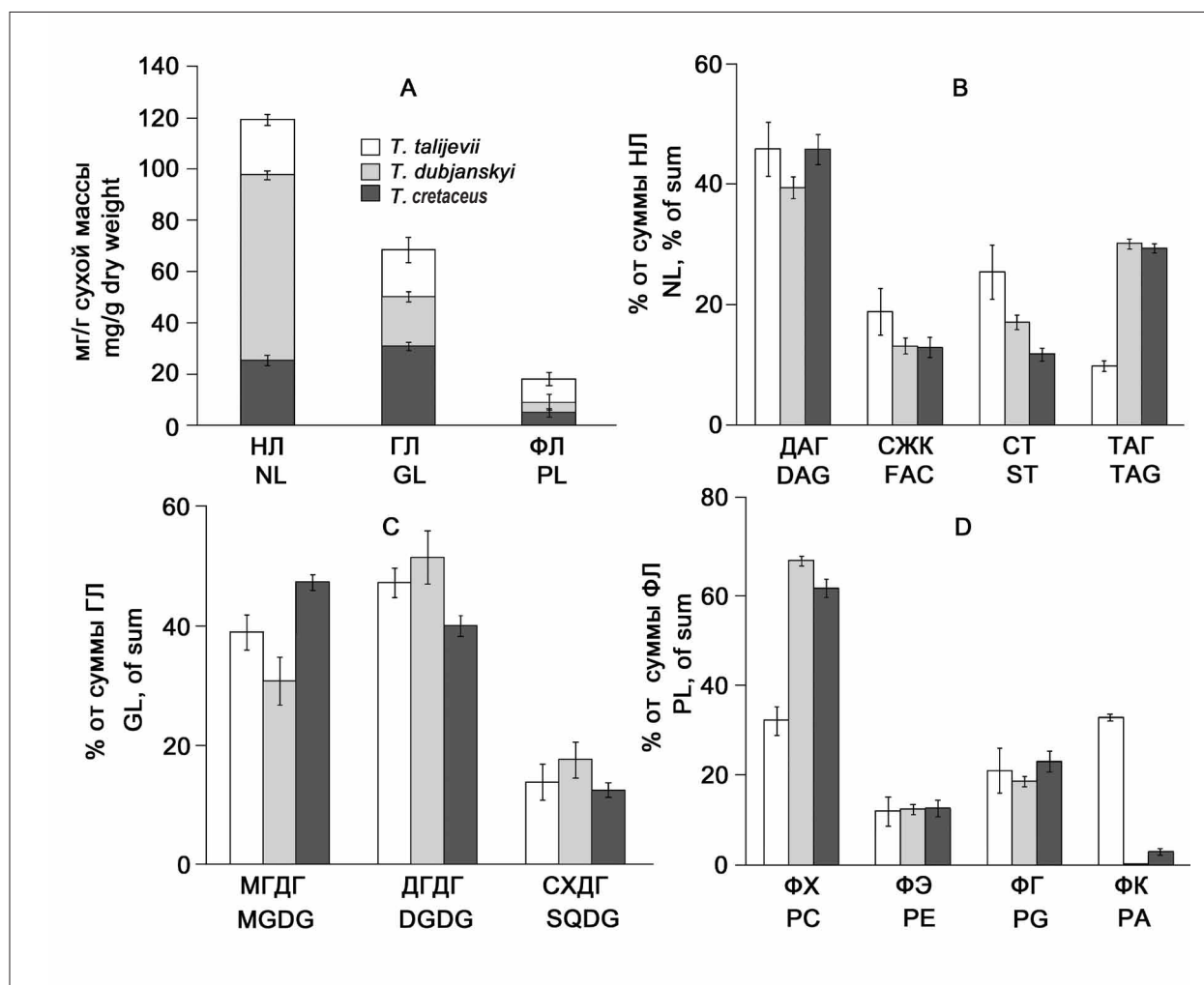


Рис. 2. Состав и содержание индивидуальных классов и липидных групп в листьях тимьянов. НЛ – нейтральные липиды, ГЛ – гликолипиды, ФЛ – фосфолипиды, ДАГ – диацилглицерол, СЖК – свободные жирные кислоты, СТ – стерины, ТАГ – триацилглицерол, МГДГ – моно-галактозилдиацилглицерин, ДГДГ – дигалактозилдиацилглицерин, СХДГ – сульфохиновозилдиацилглицерин, ФХ – фосфатидилхолин, ФЭ – фосфатидилэтаналамин, ФГ – фосфатидилглицерол, ФК – фосфатидная кислота

Fig. 2. Composition and content of individual classes and lipid groups in thyme leaves. NL – neutral lipids, GL – glycolipids, PL – phospholipids, DAG – diacylglycerol, FFA – free fatty acid, ST – sterols, TAG – triacylglycerol, MGDG – monogalactosyldiacylglycerol, DGDG – digalactosyldiacylglycerol, SQDG – sulfoquinovosyldiacylglycerol, PC – phosphatidylcholine, PE – phosphatidylethanolamine, PG – phosphatidylglycerol, PA – phosphatidic acid

(рис. 2А), в то время как в растениях *T. talijevii* и *T. cretaceus* этот показатель был в 2,8 и 3,3 раз ниже. Второе место по вкладу в СЛ принадлежит ГЛ, за которыми следуют ФЛ. Доля ГЛ в составе СЛ снижалась в ряду *T. talijevii* > *T. dubjanskyi* > *T. cretaceus* (30,9, 19,3 и 18,2 мг/г сухой массы соответственно) по мере продвижения растений с севера на юг. В отношении ФЛ обнаружена противоположная закономерность: в растениях *T. talijevii* и *T. dubjanskyi* содержание ФЛ фиксировали на уровне 4,0 и 5,1 мг/г, а в *T. cretaceus* – 9,0 мг/г сухой массы.

Основной вклад в пул ГЛ для видов *T. talijevii* и *T. dubjanskyi* вносят ДГДГ (47,3 и

51,6% от суммы ГЛ) (рис. 2В). Уровень СХДГ в этих же растениях соответствовал значениям 13,8 и 12,5% от суммы ГЛ. У вида *T. cretaceus*, произрастающего в более южном регионе, был обнаружен классический состав ГЛ, а именно МГДГ > ДГДГ > СХДГ. Поскольку МГДГ и ДГДГ являются главными мембранообразующими компонентами тилакоидов, изменение их соотношения является важным показателем адаптивности растений к экологическим условиям [15]. Соотношение МГДГ/ДГДГ менялось в зависимости от направления продвижения с севера на юг в ряду 0,8 > 0,6 > 1,2. Предполагается, что снижение доли МГДГ

и увеличение ДГДГ в растениях *T. talijevii* связано с низкими среднесуточными температурами, а в случае с *T. dubjanskii* – недостаточным увлажнением почвенного субстрата.

Среди ФЛ преобладающим липидом был ФХ. Однако в листьях растений *T. dubjanskii* и *T. cretaceus* его относительное содержание составляет 67,9 и 61,8% от суммы ФЛ, а у *T. talijevii* – только 39% (рис. 2С). В отношении других ФЛ достоверных отличий не выявлено. Следовательно, наиболее значимые различия среди изученных видов тимьянов на уровне состава ФЛ связаны с двумя липидами – ФХ и ФК. Физиологическая роль ФХ в растительном организме заключается не только в структурировании мембран, но и в регулировании их текучести, а ФК считается ключевой молекулой в передаче сигналов [16]. Их разнонаправленное изменение вероятнее всего связано с климатическими условиями произрастания растений вида *T. talijevii*.

В группе НЛ вне зависимости от места произрастания доминировал дигалактозилдиацилглицерин (ДАГ) (39,5–45,8% от суммы НЛ) (рис. 2Д). Далее в ряду убывания следовали триацилглицерин (ТАГ) > стерин (СТ) > свободные жирные кислоты (СЖК). Известно, что ДАГ является предшественником синтеза ГЛ и промежуточным звеном в синтезе ТАГ [17]. В растениях *T. dubjanskii* и *T. cretaceus* содержание ТАГ, которые являются основным энергетическим депо клетки, было в 3 раза выше, чем в растениях *T. talijevii*. В то же время в листьях *T. talijevii* существенно больше накапливалось СТ и СЖК (25,4 и

18,8% от суммы соответственно). В ассимилирующих тканях растений ТАГ содержатся в небольших количествах, однако различные стрессовые факторы, включая дефицит почвенной влаги, резкие температурные колебания могут способствовать их накоплению. Это связано как с утилизацией СЖК, так и с высвобождением ТАГ из липидных капель для образования полиненасыщенных ЖК. Более высокое содержание ТАГ в растениях *T. dubjanskii* и *T. cretaceus*, по сравнению с *T. talijevii*, по-видимому, связано с более высокими среднесуточными температурами воздуха на участках произрастания первых двух видов. В последних нами обнаружено более высокое содержание СТ, которые участвуют во многих физиологических процессах от регуляции роста и развития до стрессоустойчивости за счёт изменения их состава и количественного содержания [18]. Обнаруженное снижение содержания СТ в тимьянах в продвижении их произрастания с севера на юг, скорее всего, связано с поддержанием мембранного гомеостаза за счёт уплотнения мембранных структур [18].

Основные ЖК, участвующие в метаболических процессах растений, представлены на рисунке 3А.

В составе ЖК насыщенные ЖК (НЖК) варьировали от 24,1 до 29,1%, ненасыщенные ЖК (ННЖК) – 70,8–75,8% от суммы ЖК. При этом у всех видов среди НЖК преобладала пальмитиновая (С16:0) (18,8–21,2%), а в составе ННЖК С18:2n6 (12,1–18,7%) и С18:3n3 (41,6–52,0%) кислоты. Нами отмечено, что

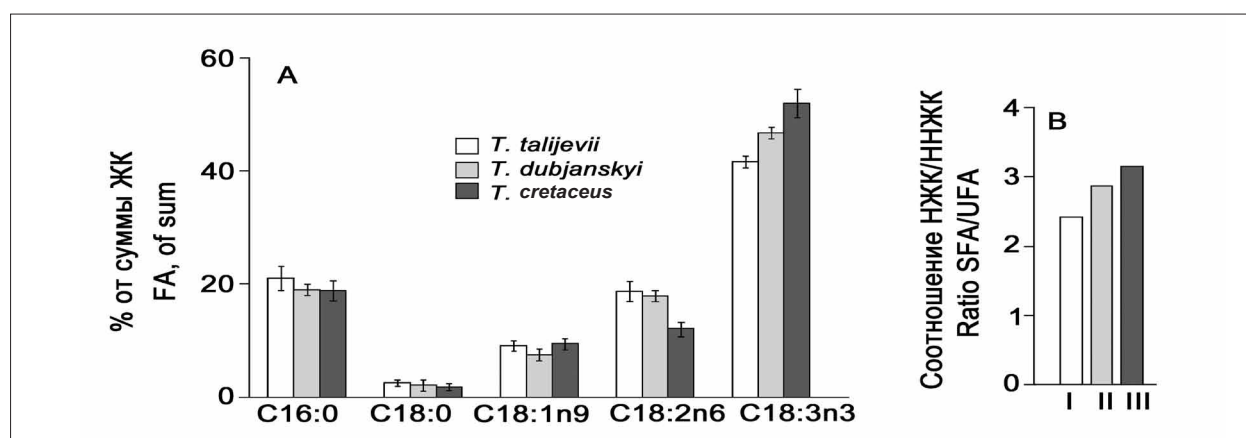


Рис. 3. Содержание и соотношение жирных кислот (ЖК) в листьях тимьянов. С16:0 – пальмитиновая ЖК, С18:0 – стеариновая ЖК, С18:1n9 – олеиновая ЖК, С18:2n6 – линолевая ЖК, С18:3n3 – линоленовая ЖК; НЖК – насыщенные жирные кислоты, ННЖК – ненасыщенные жирные кислоты, I – *T. talijevii*, II – *T. dubjanskii*, III – *T. cretaceus*

Fig. 3. The content and ratio of the main fatty acids (FA) in thyme leaves. С16:0 – palmitic FA, С18:0 – stearic FA, С18:1n9 – oleic FA, С18:2n6 – linoleic FA, С18:3n3 – linolenic FA; SFA – saturated fatty acids, UFA – unsaturated fatty acids, I – *T. talijevii*, II – *T. dubjanskii*, III – *T. cretaceus*

в зависимости от ботанико-географических зон произрастания растений происходило существенное изменение соотношения НЖК/ННЖК. Так, уровень ННЖК увеличивался в ряду *T. talijevii* (2,4) → *T. dubjanskii* (2,8) → *T. cretaceus* (3,1) (рис. 3В), что, очевидно, связано с совокупностью условий произрастания. Изменение данного соотношения происходило за счёт взаимосвязанного снижения уровня С16:0 и С18:2n6 с одновременным увеличением содержания С18:3n3.

Заключение

Исследованиями трёх эндемичных видов тимьянов *T. cretaceus*, *T. dubjanskii* и *T. talijevii*, развивающихся на карбонатных субстратах в разных эколого-географических условиях, установлена большая оводнённость листьев растений северных широт, большее содержание МГДГ и СТ. Обнаружено снижение содержания ГЛ на фоне увеличения количества ФЛ и доли ННЖК по мере продвижения зон произрастания растений с севера на юг. Параметрами, связанными с особенностями вида, оказались состав пигментов и состав индивидуальных классов липидов. Полученные результаты не только расширяют представления об эндемизме растений, который обеспечивается как за счёт географического положения, климатических и эдафических условий, так и своеобразия фитоценоза и физиолого-биохимических процессов, но и могут служить основой для охраны редких видов растений.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по теме: «Комплексная оценка состояния биологических ресурсов и мониторинг природных экосистем Волжского бассейна», № 1024032600230-5-1.6.19.

Литература

1. Быструшкин А.Г. Состояние уникальной для Пермского края популяции уральского субэндемика *Thymus bashkiriensis* Klok. et Shost. на северном пределе ареала в историко-природном комплексе «Ледяная гора и Кунгурская ледяная пещера» // Вестник Пермского университета. Сер.: Биология. 2018. № 1. С. 1–7. doi: 10.17072/1994-9952-2018-1-1-7
2. Сагалаев В.А. Эндемизм аридной флоры степей и пустынь Юго-Востока европейской части России // Известия Волгоградского гос. педагогич. ун-та. 2005. № 4. С. 79–88.
3. Zaïri A., Nour S., Zarrouk A., Haddad H., Khélifa A., Achour L., Tangy F., Chaouachi M., Trabelsi M. Chemical

composition, fatty acids profile and biological properties of *Thymus capitatus* (L.) Hoffmanns, essential oil // Sci. Rep. 2019. V. 9. No. 1. Article No. 20134. doi: 10.1038/s41598-019-56580-y

4. Quílez M., Ferreres F., López-Miranda S., Salazar E., Jordán M.J. Seed oil from Mediterranean aromatic and medicinal plants of the Lamiaceae family as a source of bioactive components with nutritional // Antioxidants. 2020. V. 10. No. 9. Article No. 510. doi: 10.3390/antiox9060510

5. Jaouadi R., Silva A.M.S., Boussaid M., Yahia I.B.H., Cardoso S.M., Zaouali Y. Differentiation of phenolic composition among Tunisian *Thymus algeriensis* Boiss. et Reut. (Lamiaceae) populations: correlation to bioactive activities // Antioxidants. 2019. V. 8. No. 11. Article No. 515. doi: 10.3390/antiox8110515

6. Богданова Е.С., Нестеров В.Н., Сенатор С.А., Васюков В.М., Розенцвет О.А. Липиды, жирные кислоты и пигменты листьев *Dictamnus caucasicus* Fisch. ex Grossh (Rutaceae) // Химия растительного сырья. 2020. № 3. С. 233–238. doi: 10.14258/jcprm.2020036635

7. Reszczyńska E., Hanaka A. Lipids composition in plant membranes // Cell Biochem. Biophys. 2020. V. 78. No. 4. P. 401–414. doi: 10.1007/s12013-020-00947-w

8. Bogdanova E., Ivanova L., Yudina P., Semenova G., Nesterov V., Rozentsvet O. Seasonal dynamics of functional parameters of wintergreen steppe relict *Globularia punctata* Lapeyr // Flora. 2022. V. 289. Article No. 152037. doi: 10.1016/j.flora.2022.152037

9. Розенцвет О.А., Богданова Е.С., Табаленкова Г.Н., Розина С. Н. Морфологические и физиолого-биохимические особенности адаптации кальцефитов рода *Hedysarum* // Сибирский экологический журнал. 2021. Т. 28. № 5. С. 580–589. doi: 10.15372/SEJ20210507

10. Иванова Т.В., Майорова О.В., Орлова Ю.В., Кузнецова Э.И., Халилова Л.А., Мясоедов Н.А., Балнокин Ю.В., Цыдендамбаев В.Д. Ультраструктура и жирнокислотный состав липидов клеток вегетативных органов *Chenopodium album* L. в условиях солевого стресса // Физиология растений. 2016. Т. 63. № 6. С. 783–795. doi: 10.7868/S0015330316060051

11. Дымова О.В., Головки Т.К. Фотосинтетические пигменты в растениях природной таёжной зоны европейской части северо-востока России // Физиология растений. 2019. Т. 66. № 3. С. 198–206. doi: 10.1134/S0015330319030035

12. Тетерюк Н.А., Широкова Н.А. Онтогенез, структура и самоподдержание ценопопуляций *Thymus talijevii* Klok. et Schost. (Lamiaceae) на Южном Тимане // Известия СамНЦ РАН. 2010. Т. 12. № 1. С. 822–826.

13. Саксонов С.В., Васюков В.М., Сенатор С.А. Виды растений, рекомендуемые для включения во второе издание Красной книги Российской Федерации // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2017. № 11. С. 86–97.

14. Королюк А.Ю., Сенатор С.А., Васюков В.М., Зибзеев Е.Г. Синтаксономия некоторых сообществ меловых обнажений малой излучины Дона (Волгоградская область) // Ботанический журнал. 2021. Т. 106. № 2. С. 166–176. doi: 10.31857/S000681362102006X

15. Таймусов М.А., Магомадова Р.С., Абдуракова А.С., Астамирова М.А., Хасуева Б.А., Ханаева Х.Р., Исраилова С.А. Классификация ксерофитов Российского Кавказа по морфолого-физиологическим признакам и схема их деления // Научное обозрение. Биологические науки. 2015. № 1 [Электронный ресурс] <https://science-biology.ru/ru/article/view?id=431> (Дата обращения: 22.05.2024)

16. Wag S., Uddin M.I., Tanaka K., Yin L., Shi Z., Qi Y., Mano J., Matsui K., Shimomura N., Sakaki T., Deng X., Zhang S. Maintenance of chloroplast structure and function by overexpression of the rice monogalactosyldiacylglycerol synthase gene leads to enhanced salt tolerance in tobacco // Plant Physiol. 2014. V. 165. No. 3. P. 1144–1155. doi: 10.1104/pp114.238899

17. Lu J., Xu Y., Wang J., Singer S.D., Chen G. The role of triacylglycerol in plant stress response // Plants. 2020. V. 9. No. 4. Article No. 472. doi: 10.3390/plants9040472

18. Rogowska A., Szakiel A. The role of sterols in plant response to abiotic stress // Phytochem. Rev. 2020. V. 19. P. 1525–1538. doi: 10.1007/s11101-020-097-2

References

1. Bystrushkin A.G. Estimation of the unique Perm territory Uralian subendemics *Thymus bashkiriensis* Klok. et Shost. population at northern limit range in the historical-natural complex “Ice hill and Kungur ice cave” // Bulletin of Perm University. Biology. 2018. No. 1. P. 1–7 (in Russian). doi: 10.17072/1994-9952-2018-1-1-7

2. Sagalaev V.A. Endemism of the arid flora of the steppes and deserts of the South-East of the European part of Russia // Izvestiya Volgogradskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. 2005. No. 4. P. 79–88 (in Russian).

3. Zaïri A., Nouir S., Zarrouk A., Haddad H., Khélifa A., Achour L., Tangy F., Chaouachi M., Trabelsi M. Chemical composition, fatty acids profile and biological properties of *Thymus capitatus* (L.) Hoffmanns, essential oil // Sci. Rep. 2019. V. 9. No 1. Article No. 20134. doi: 10.1038/s41598-019-56580-y

4. Quílez M., Ferreres F., López-Miranda S., Salazar E., Jordán M.J. Seed oil from Mediterranean aromatic and medicinal plants of the Lamiaceae family as a source of bioactive components with nutritional // Antioxidants. 2020. V. 10. No. 9. Article No. 510. doi: 10.3390/antiox9060510

5. Jaouadi R., Silva A.M.S., Boussaid M., Yahia I.B.H., Cardoso S.M., Zaouali Y. Differentiation of phenolic composition among Tunisian *Thymus algeriensis* Boiss. et Reut. (Lamiaceae) populations: correlation to bioactive activities // Antioxidants. 2019. V. 8. No. 11. Article No. 515. doi: 10.3390/antiox8110515

6. Bogdanova E.S., Nesterov V.N., Senator S.A., Vasjukov V.M., Rozentsvet O.A. Lipids, fatty acids and pigments of leaves *Dictamnus caucasicus* Fisch. ex Grossh (Rutaceae) // Chemistry of plant raw material. 2020. No. 3. P. 233–238 (in Russian). doi: 10.14258/jcprm.2020036635

7. Reszczyńska E., Hanaka A. Lipids composition in plant membranes // Cell Biochem. Biophys. 2020. V. 78. No. 4. P. 401–414. doi: 10.1007/s12013-020-00947-w

8. Bogdanova E., Ivanova L., Yudina P., Semenova G., Nesterov V., Rozentsvet O. Seasonal dynamics of functional parameters of wintergreen steppe relict *Globularia punctata* Lapeyr // Flora. 2022. V. 289. Article No. 152037. doi: 10.1016/j.flora.2022.152037

9. Rozentsvet O.A., Bogdanova E.S., Tabalenkova G.N., Rozina S.N. Morphological, physiological, and biochemical characteristics of adaptation of calciphytes of the genus *Hedysarum* // Sibirskij ekologicheskij zhurnal. 2021. V. 28. No. 5. P. 580–589 (in Russian). doi: 10.15372/SEJ20210507

10. Ivanova T.V., Maiorova O.V., Orlova Y.V., Kuznetsova E.I., Khalilova L.A., Myasodov N.A., Balnokin Yu.V., Tsyndambaev V.D. Cell ultrastructure and fatty acid composition of lipids in vegetative organs of *Chenopodium album* L. under salt stress conditions // Russian Journal Plant Physiology. 2016. V. 63. No. 6. P. 783–795 (in Russian). doi: 10.7868/S0015330316060051

11. Dymova O.V., Golovko T.K. Photosynthetic pigments in native plants of the taiga zone at the European Northeast Russia // Russian Journal Plant Physiology. 2019. No. 66. P. 384–392 (in Russian). doi: 10.1134/S0015330319030035

12. Teteryuk N.A., Shirokova N.A. Ontogenesis, structure and self-maintenance of coenopopulations of *Thymus taliyevii* Klok. et Schost. (Lamiaceae) on Southern Timan // Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 2010. V. 12. No. 1. P. 822–826 (in Russian).

13. Saksonov S.V., Vasjukov V.M., Senator S.A. Plant species recommended for inclusion in the second edition of the Red Book of the Russian Federation // Phytodiversity of Eastern Europe. 2017. No. 11. P. 86–97 (in Russian).

14. Korolyuk A.Yu., Senator S.A., Vasyukov V.M., Zibzeev E.G. Syntaxonomy of some calcareous communities in the Lesser Bend of the Don River (Volgograd Region) // Botanicheskii zhurnal. 2021. V. 106. No. 2. P. 166–176 (in Russian). doi: 10.31857/S000681362102006X

15. Taymusov M.A., Magomadova R.S., Abdurzakova A.S., Astamirova M.A., Khasueva B.A., Khanaeva H.R., Israilova S.A. Classification of xerophytes of the Russian Caucasus according to morphological and physiological characteristics and patterns of their division // Scientific review. Biological Science. 2015. No. 1 (in Russian) [Internet resource] <https://science-biology.ru/ru/article/view?id=431> (Accessed: 22.05.2024).

16. Wag S., Uddin M.I., Tanaka K., Yin L., Shi Z., Qi Y., Mano J., Matsui K., Shimomura N., Sakaki T., Deng X., Zhang S. Maintenance of chloroplast structure and function by overexpression of the rice monogalactosyldiacylglycerol synthase gene leads to enhanced salt tolerance in tobacco // Plant Physiol. 2014. V. 165. No. 3. P. 1144–1155. doi: 10.1104/pp114.238899

17. Lu J., Xu Y., Wang J., Singer S.D., Chen G. The role of triacylglycerol in plant stress response // Plants. 2020. V. 9. No. 4. Article No. 472. doi: 10.3390/plants9040472

18. Rogowska A., Szakiel A. The role of sterols in plant response to abiotic stress // Phytochem. Rev. 2020. V. 19. P. 1525–1538. doi: 10.1007/s11101-020-097-2