УДК 582:577.2:575.1

CC BY 4.0

ВЗАИМОСВЯЗЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ *ZIZIPHORA TENUIOR* L.

[1]Мирзаева С. Т., [2]Каримов Б. А., [2]Тоштемиров Ж. Г., [2]Юсупов З. О.

[1]Андижанский государственный университет, Андижан, Узбекистан;
[2]Институт ботаники Академии наук Республики Узбекистан, Ташкент, Узбекистан, e-mail: ziyo-nur87@mail.ru

Настоящее исследование посвящено анализу взаимосвязей между экологическими градиентами, морфологической изменчивостью и генетической адаптацией у девяти природных популяций *Ziziphora tenuior* L., произрастающих на территории Узбекистана. Изученные популяции обитают в разнообразных экологических условиях, различающихся по высоте над уровнем моря (738–1346 м), средней годовой температуре (10,11–16,24 °C) и количеству осадков (294–797 мм). Эти экологические различия связаны с выраженной фенотипической вариабельностью, включая степень ветвления побегов, размеры листьев, окраску цветков и плотность соцветий, что отражает фенотипическую пластичность и локальную адаптацию. Секвенирование пластидного гена *matK* выявило высокий уровень его консервативности: в восьми популяциях обнаружен идентичный гаплотип, тогда как в популяции Хаятсай (Z7) – единственная уникальная однонуклеотидная замена (SNP), указывающая на локальную генетическую дифференциацию. Распределение 16 генов, ассоциированных с ответом на стресс, носило выраженный мозаичный характер. Популяция Z1 была преимущественно связана с солеустойчивостью (ген NHX2), тогда как популяция Z7 продемонстрировала наибольший адаптивный потенциал, обладая 12 стресс-ассоциированными генами. Напротив, популяции Z5, Z8 и Z9 не выявили детектируемых стресс-ответных генов и характеризовались более низкой устойчивостью. В целом полученные результаты показывают, что экологические градиенты формируют как фенотипическое разнообразие, так и популяционно-специфическую генетическую адаптацию *Z. tenuior,* подчеркивая популяцию Z7 как ценный генетический ресурс для сохранения и медицинского использования.

Ключевые слова: *Ziziphora tenuior*, **морфологические признаки, экологические градиенты, высота над уровнем моря, количество осадков, температура, ген** *matK*, **отвечающие на стресс, фенотипическая адаптация к условиям окружающей среды, гены**

THE RELATIONSHIP BETWEEN ECOLOGICAL FACTORS AND MORPHOLOGICAL TRAITS IN POPULATIONS OF *ZIZIPHORA TENUIOR* L.

[1]Mirzaeva S. T., [2]Karimov B. A., [2]Toshtemirov Dh. G., [1]Yusupov Z. O.

[1]Andijan State University, Andijan, Uzbekistan;
[2]Institute of Botany of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, Tashkent, Uzbekistan, e-mail: ziyo-nur87@mail.ru

This study explores the relationships between ecological gradients, morphological variation, and genetic adaptation in nine natural populations of *Ziziphora tenuior* L. across Uzbekistan. The populations inhabit diverse environments differing in altitude (738–1346 m), mean annual temperature (10.11–16.24 °C), and precipitation (294–797 mm). These ecological differences are associated with distinct phenotypic variation in stem branching, leaf size, flower color, and inflorescence density, reflecting phenotypic plasticity and local adaptation. Sequencing of the plastid *matK* gene revealed high conservation, with eight populations sharing an identical haplotype and a single unique SNP detected in the Khayotsoy population (Z7), indicating localized genetic differentiation. The distribution of 16 stress-responsive genes showed a pronounced mosaic pattern among populations. The Z1 population was mainly associated with salt tolerance (NHX2), whereas Z7 exhibited the highest adaptive potential, possessing 12 stress-related genes. In contrast, populations Z5, Z8, and Z9 lacked detectable stress-responsive genes and appeared less resilient. Overall, the results demonstrate that ecological gradients shape both phenotypic diversity and population-specific genetic adaptation in *Z. tenuior*, highlighting Z7 as a valuable genetic resource for conservation and medicinal use.

Keywords: *Ziziphora tenuior*, **morphological traits, ecological gradients, altitude, precipitation, temperature,** *matK* **gene, stress-responsive genes, phenotypic adaptation**

Введение

Экологические факторы (высота над уровнем моря, температура воздуха, количество осадков и др.) оказывают существенное влияние на морфологические признаки популяций растений. Вдоль высотных и климатических градиентов у растений происходят клинальные изменения в строении листьев, стеблей и цветков, что хорошо задокументировано и отражает адаптации на уровне вида и фенотипическую пластичность. В качестве общих тенденций отмечается, что температурные и влажностные факторы связаны с изменениями размеров листьев, плотности устьиц, ветвления стебля и структуры соцветий [1].

Предыдущие исследования рода *Ziziphora* также показали, что морфологическая

изменчивость внутри популяций связана с экологическими условиями. Так, морфологические анализы *Ziziphora clinopodioides* и родственных видов показали, что морфологическая дифференциация между популяциями часто соответствует местным экологическим условиям, включая высотные и микроклиматические различия [2].

Ziziphora tenuior также характеризуется рядом специфических особенностей, проявляя химическую (эфирные масла) и морфологическую изменчивость. В нескольких исследованиях показано, что состав и количество эфирных масел в популяциях *Z. tenuior* варьируют в зависимости от региональных различий, что вместе с морфологическими и микроморфологическими признаками может служить индикатором экологических адаптаций [3].

В условиях глобального изменения климата такие факторы, как засуха, засоление, высокая температура и окислительный стресс, оказывают сильное влияние на выживание и распространение растительных популяций [4, 5]. В связи с этим изучение механизмов устойчивости растений к стрессам на молекулярном уровне, выявление адаптивных генетических маркеров и оценка разнообразия популяций стали ключевыми направлениями современной экологии, ботаники и геномики.

Ziziphora tenuior L. (Lamiaceae) – лекарственное растение, богатое эфирными маслами, широко распространенное в Центральной Азии и используемое в народной медицине в качестве седативного, антисептического и противовоспалительного средства [6]. Данный вид обычно встречается в полупустынных и аридных районах, что указывает на его естественную устойчивость к различным стрессовым факторам. Однако распределение генов, связанных со стрессоустойчивостью, и их молекулярные механизмы на популяционном уровне остаются недостаточно изученными.

Пластидные гены, связанные с фотосинтетическим аппаратом, в частности ген *matK*, характеризуются высокой скоростью мутаций и широко используются в качестве маркеров в филогенетических и популяционных исследованиях [7]. В связи с этим анализ последовательностей matK у популяций *Ziziphora tenuior* важен для оценки их филогенетических взаимоотношений и генетического разнообразия.

Кроме того, наличие генов, отвечающих за стрессовые реакции, играет ключевую роль в понимании адаптивных стратегий популяций. Так, CSP3 участвует в формировании холодоустойчивости; CYP707A задействован в адаптации к засухе и засолению посредством катаболизма абсцизовой кислоты; GST и CAT функционируют в системе антиоксидантной защиты; NHX2 регулирует ионный гомеостаз; а PP2C и SAPK2 являются ключевыми компонентами сигнальных путей, связанных с абиотическим стрессом [8].

Цель исследования – системный анализ взаимосвязей между основными экологическими факторами, такими как высота над уровнем моря, среднегодовая температура и количество осадков, и морфологическими признаками (ветвление стебля, размер листьев, окраска цветков и плотность соцветий) у девяти изученных популяций *Z. tenuior*.

Наша гипотеза заключается в том, что экологические градиенты (в особенности высота над уровнем моря и количество осадков) приводят к клинальным изменениям морфологических фенотипов; например, в сухих и теплых местообитаниях листья могут уменьшаться в размерах или увядать, а степень ветвления увеличиваться, тогда как во влажных и холодных условиях могут наблюдаться специфические тенденции в изменении размеров листьев, окраски цветков или плотности соцветий.

Материалы и методы исследования

Были изучены девять природных популяций *Z. tenuior*, распространенных на территории Узбекистана. Они расположены от Ферганской долины (север) до районов Байсун и Гузар (юг) и характеризуются значительными экологическими различиями по высоте над уровнем моря, среднегодовой температуре и количеству осадков (таблица).

Результаты исследования и их обсуждение

Диапазон высот. Изученные популяции распространены на высотах от 738 м (Z1, Фергана) до 1346 м (Z4, Чодак), при среднем значении высоты 995,7 м. Популяции, расположенные на более низких высотах (например, Z1 – Фергана, Z3 – Гузар, Z8 – Тангимуш), развиваются в теплых и засушливых условиях, тогда как популяции высокогорных районов (Z4 – Чодак, Z5 – Хумсон, Z6 – Заркенд) – в относительно более холодной и влажной среде.

Температурный градиент. Среднегодовая температура в изученных популяциях варьировала от 10,11 °C (Z5, Хумсон) до 16,24 °C (Z8, Тангимуш), при общем среднем значении 13,1 °C. Между высотой над уровнем моря и температурой выявлена выраженная отрицательная корреляция ($r = –0,64$), что подтверждает снижение температуры с увеличением высоты.

Некоторые экологические характеристики местообитаний девяти популяций *Ziziphora tenuior* L.

Гербарный образец	Ареал распространения популяций	GPS	Высота над уровнем моря (м)	Среднегодовая температура (°C)	Среднегодовое количество осадков (мм)
Z1	Фергана	40.590838, 72.631190	738	12,72	294
Z2	Байсун	38.11550921, 67.22220658	942	14,71	379
Z3	Гузар	38.50390129, 66.34358483	770	15,59	356
Z4	Чодак	40.99200371, 70.78167529	1346	12,08	368
Z5	Хумсон	41.68871005, 69.94606287	1087	10,11	797
Z6	Заркент	41.4051887, 71.6875435	1166	10,22	378
Z7	Хайотсой	40.518024, 66.760226	1098	11,40	378
Z8	Тангимуш	38.05099325, 67.44568893	805	16,24	320
Z9	Боботог	38.11991134, 68.14501283	1009	14,98	389

Примечание: составлена авторами на основе полученных данных в ходе исследования.

Наиболее теплые условия отмечены в южных равнинных популяциях (Z3, Z8, Z9), тогда как самые холодные условия характерны для северных горных популяций (Z5, Z6).

Градиент осадков. Среднегодовое количество осадков в изученных популяциях варьировало от 294 мм (Z1, Фергана) до 797 мм (Z5, Хумсон), при среднем значении 406,6 мм. Большинство популяций произрастают в полуаридных условиях (320–389 мм), тогда как популяция Z5 существенно выделяется почти двукратным увеличением количества осадков. Между высотой над уровнем моря и количеством осадков выявлена слабая положительная корреляция (r = +0,30), тогда как между температурой и осадками установлена умеренная отрицательная корреляция (r = –0,51).

Различия между популяциями. Популяция Z1 (Фергана, 738 м) расположена на наименьшей высоте и характеризуется наиболее сухими и теплыми условиями. Популяция Z8 (Тангимуш, 805 м) отличается самой высокой среднегодовой температурой (16,24 °C), что типично для сухой и теплой среды. Популяция Z4 (Чодак, 1346 м) приурочена к наибольшей высоте и характеризуется пониженной температурой (12,08 °C) и умеренным количеством осадков (368 мм). Популяция Z5 (Хумсон, 1087 м) резко отличается от остальных: для нее характерны очень высокое количество осадков (797 мм) и самая низкая температура (10,11 °C), что отражает уникальные микроклиматические условия. Популяции Z2 (Байсун), Z3 (Гузар), Z6 (Заркент), Z7 (Хайотсой) и Z9 (Боботог‘) занимают промежуточные высоты и характеризуются относительно сходными значениями температуры (11,4–15,6 °C) и осадков (356–389 мм).

В целом полученные результаты свидетельствуют о том, что высота над уровнем моря оказывает существенное влияние на климатические условия произрастания популяций *Z. tenuior*. Изученные популяции отличаются высокой экологической неоднородностью и охватывают спектр условий от теплых и засушливых равнин до холодных и влажных горных склонов. В частности, популяции Z1, Z5 и Z8 представляют собой экологически «экстремальные» варианты и могут отличаться от остальных популяций по уровню фенотипических или генетических адаптаций (рис. 1).

Морфологические наблюдения девяти популяций *Ziziphora tenuior* выявили значительные различия во внешних признаках, соответствующие экологическим условиям произрастания. Популяция Z1 (Фергана) отличается сильным ветвлением, большим числом боковых побегов, мелкими и густо расположенными листьями и стелющимся габитусом, близким к поверхности почвы. Популяция Z2 (Байсун) характеризуется прямостоячим и компактным стеблем, толстыми и прямыми листьями, фиолетовыми цветками и плотным соцветием. Популяция Z3 (Гузар) сходна с Z2, но менее ветвистая; листья у нее несколько удлиненные, цветки фиолетовые, что отражает адаптацию к засушливым условиям. Популяция Z4 (Чодак) произрастает на каменистых склонах и имеет прямостоячий стебель, более тонкие листья, фиолетовые цветки и более разреженное соцветие. Популяция Z5 (Хумсон) является наиболее морфологически отличающейся и характеризуется бе-

лыми цветками, более широкими листьями и компактным стеблем. Популяция Z6 (Заркент) отличается вытянутым и тонким стеблем, узкими и длинными листьями, а также длинным и плотным соцветием. Популяция Z7 (Хайотсой) имеет прямостоячий стебель, разделенный на две основные ветви, с мелкими и редко расположенными листьями. Популяция Z8 (Тангимуш) характеризуется плотным соцветием, фиолетовыми цветками и подсыханием листьев, вероятно обусловленным сухими и теплыми условиями среды.

В ходе исследования были проведены морфологические сравнения девяти популяций *Z. tenuior*, между ними были выявлены выраженные различия во внешнем облике растений (рис. 2).

Популяция Z9 (Боботог) характеризуется компактным стеблем, более широкими темно-зелеными листьями и плотным соцветием с фиолетовыми цветками.

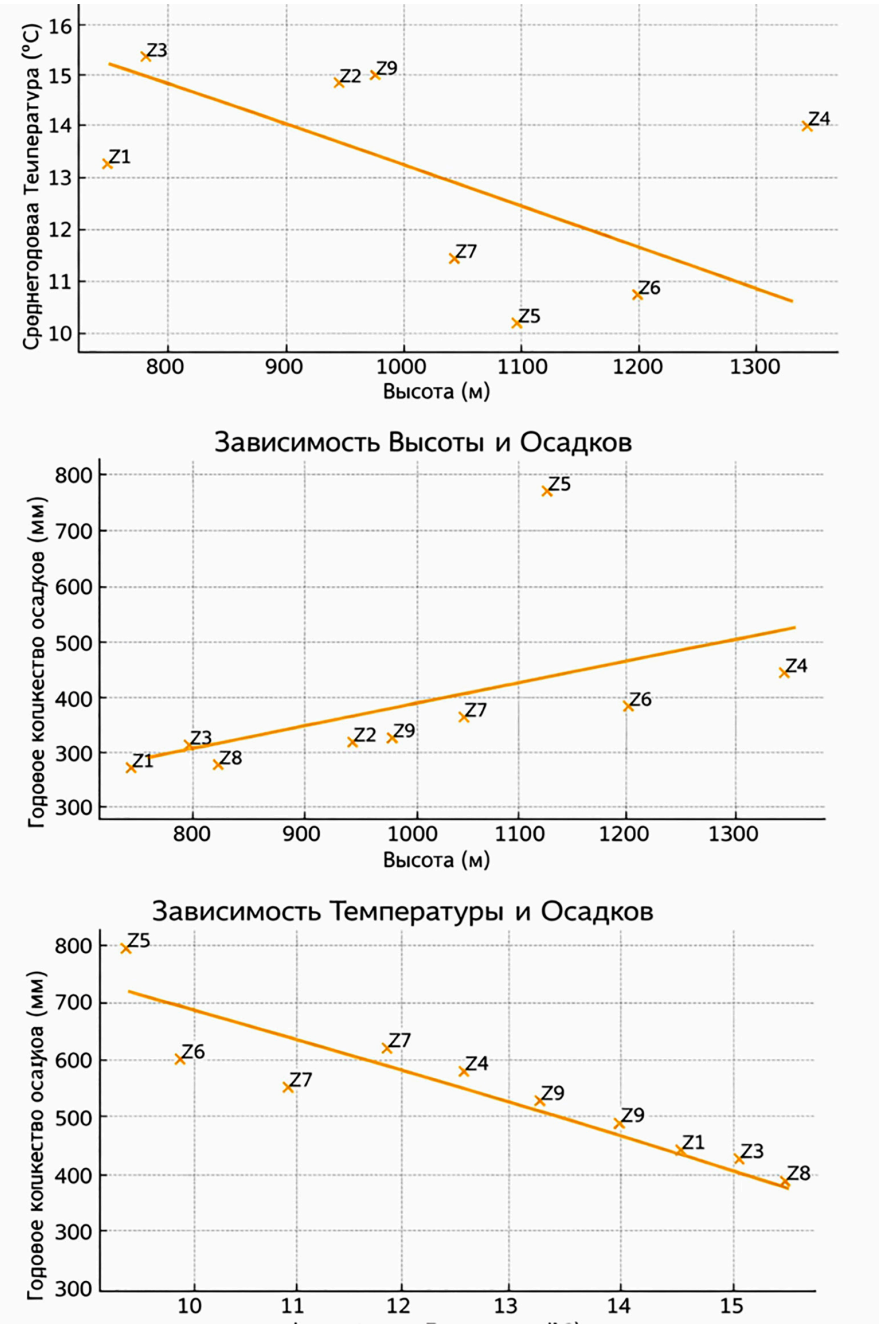


Рис. 1. Взаимосвязи между экологическими факторами: высотой над уровнем моря, температурой и количеством осадков
Примечание: составлен авторами по результатам данного исследования

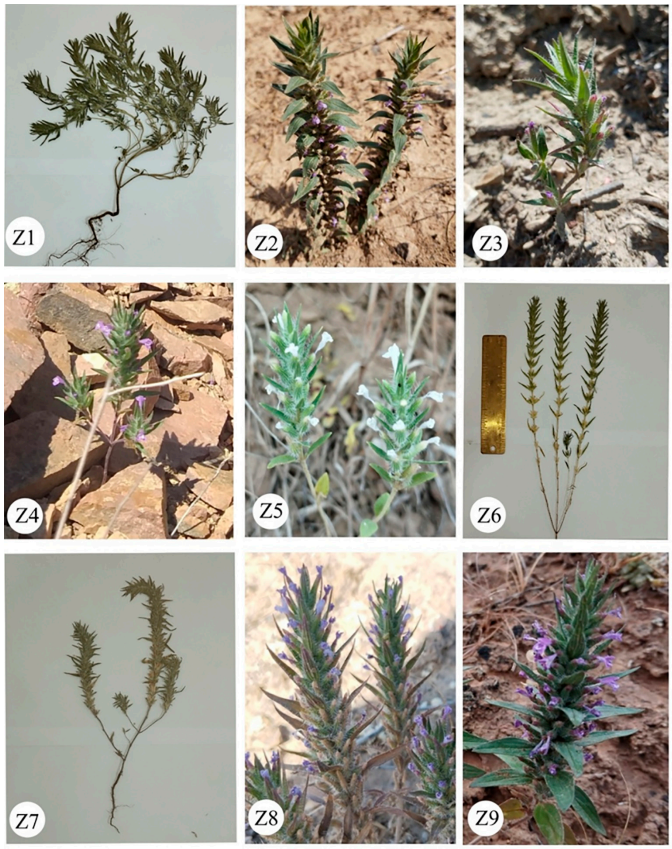


Рис. 2. Сравнение основных морфологических признаков девяти популяций Ziziphora tenuior
Примечание: составлен авторами по результатам данного исследования

Выраженные различия между популяциями включают сильное ветвление у Z1, белую окраску цветков у Z5, вытянутый стебель у Z6 и подсыхание листьев у Z8. Для большинства остальных популяций характерны фиолетовые цветки, однако также отмечены различия в форме стебля, размере листьев и плотности соцветий. Экологические условия, по-видимому, существенно влияют на формирование этих морфологических признаков: во влажных условиях (Z5, Хумсон, 797 мм осадков) отмечаются белые цветки и более широкие листья; сухие и теплые условия (Z8, Тангимуш, 16,2 °C, 320 мм осадков) соответствуют подсыханию листьев и плотным соцветиям; низкое количество осадков (Z1, Фергана, 294 мм) связано с сильным ветвлением, возможно как стратегией увеличения площади поверхности для эффективного водообеспечения; а высокогорные условия (Z6, Заркент, 1166 м) ассоциируются с вытянутыми соцветиями и узкими листьями.

В этом контексте в настоящем исследовании были секвенированы последовательности гена matK у девяти популяций *Ziziphora tenuior*, а также с использованием электрофореза изучено наличие 16 генов стрессового ответа. Такой подход позволяет получить ценную информацию для оценки генетического и функционального разнообразия популяций *Z. tenuior* и для более глубокого понимания механизмов их устойчивости к стрессовым факторам.

Генетическая изменчивость гена *matK* у популяций *Ziziphora tenuior*. Ген *matK* был успешно амплифицирован у всех девяти популяций *Z. tenuior*, и был секвенирован фрагмент длиной 671 п.н. (табл. X). Сравнение полученных последовательностей показало, что восемь популяций (Z1, Z2, Z3, Z4, Z5, Z6, Z8 и Z9) обладали идентичными последовательностями *matK*, что свидетельствует о высокой консервативности данного пластидного маркера. Лишь популяция Хайотсой (Z7) продемонстрировала наличие однонуклеотидного полиморфизма (SNP) в позиции 517 (рис. 3).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что ген *matK* у популяций *Z. tenuior* является высоко консервативным и характеризуется крайне низким уровнем последовательностной изменчивости.

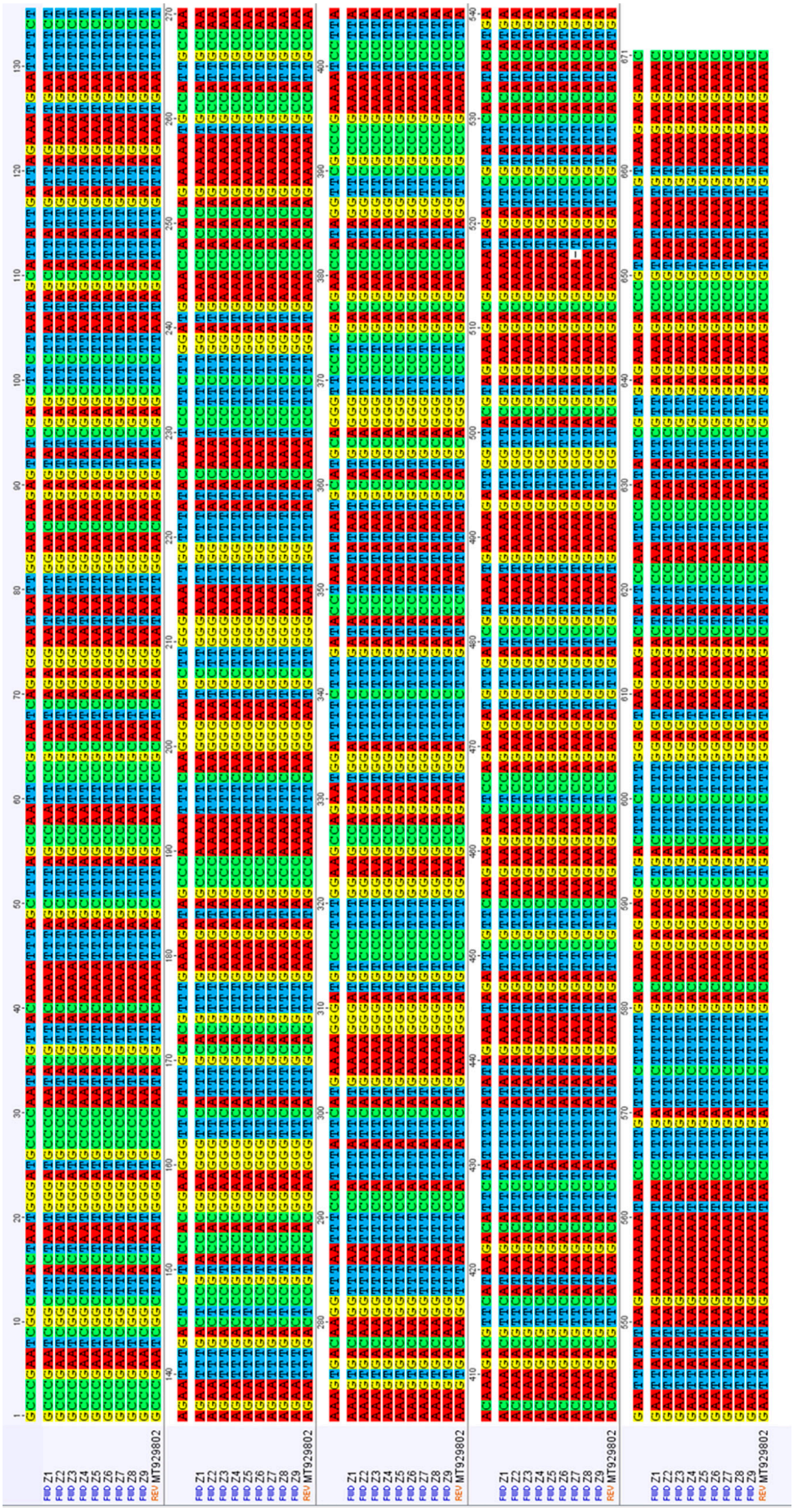


Рис. 3. Сравнительный анализ последовательностей гена matK у различных популяций Ziziphora tenuior L.
Примечание: составлен авторами по результатам данного исследования

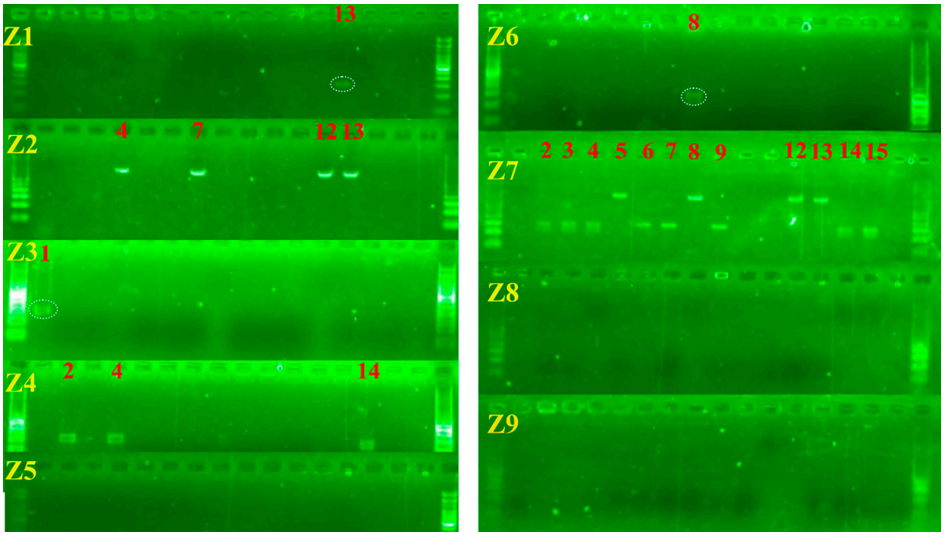


Рис. 4. Результаты гель-электрофореза генов стрессового ответа у девяти популяций (Z1–Z9) Ziziphora tenuior. Обнаруженные гены обозначены красными цифрами
Примечание: составлен авторами по результатам данного исследования

В то же время единственный SNP, выявленный в популяции Z7 (Хайотсой), формирует уникальный гаплотип, отличающий ее от остальных популяций. В целом среди девяти изученных популяций было выявлено два гаплотипа: основной гаплотип, присутствующий в восьми популяциях, и уникальный гаплотип, обнаруженный исключительно в популяции Хайотсой.

Изученные популяции распространены в различных экологических условиях Узбекистана, при высотах от 738 м (Фергана, Z1) до 1346 м (Чодак, Z4). Среднегодовая температура варьирует от 10,11 °C (Хумсон, Z5) до 16,24 °C (Тангимуш, Z8), а годовое количество осадков – от 294 мм (Фергана, Z1) до 797 мм (Хумсон, Z5). Несмотря на различия по высоте и климатическим условиям, последовательность гена *matK* остается практически идентичной у большинства популяций. Лишь популяция Z7 (Хайотсой: 1098 м, 11,40 °C, 378 мм) обладает уникальным однонуклеотидным полиморфизмом (SNP).

Это свидетельствует о том, что экологические градиенты в пределах ареала *Z. tenuior* оказывают незначительное влияние на изменчивость гена *matK*. Уникальный гаплотип, выявленный в популяции Хайотсой, может отражать локальную адаптацию либо быть результатом случайной мутации. Данный гаплотип может представлять собой важный маркер для последующих филогеографических исследований этого вида.

Также было проанализировано распределение генов, отвечающих за стрессовые реакции, в различных популяциях. Каждая популяция характеризуется собственным генетическим профилем, что указывает на различный потенциал адаптации к тем или иным абиотическим стрессам (рис. 4, 5).

Популяция Z1 характеризовалась наличием исключительно гена NHX2 (268). Данный ген играет ключевую роль в формировании солеустойчивости и поддержании ионного гомеостаза, что указывает на преимущественную адаптацию популяции Z1 к условиям засоленных почв. Популяция Z2 отличалась более широким генетическим составом: у нее были выявлены гены PYL4 (278), NCED2 (267), GR (263) и NHX2 (268). Данное сочетание свидетельствует о наличии выраженных и комплексных защитных механизмов, направленных на устойчивость к засухе и засолению. Популяция Z3 содержала только ген холодоустойчивости CSP3 (253), что указывает на возможную адаптацию данной популяции к условиям пониженных температур. В популяции Z4 были выявлены гены CYP707A (254), PYL4 (278) и PP2C78 (275), что отражает значительный адаптивный потенциал к стрессам, связанным с засухой и засолением. В популяции Z5 гены стрессового ответа выявлены не были, что позволяет предположить значительно более низкий уровень устойчивости данной популяции по сравнению с другими изученными популяциями. Популяция Z6 характеризовалась наличием гена POD1 (273), который способствует повышению засухоустойчивости за счет снижения окислительного стресса посредством пероксидазной активности.

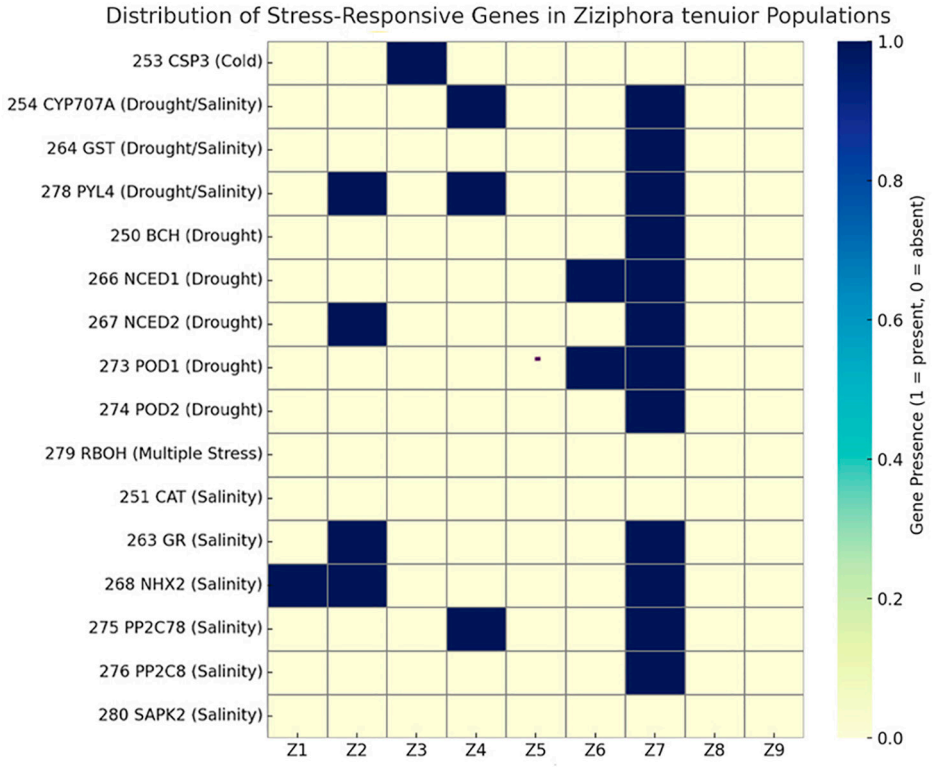


Рис. 5. Распределение генов стрессового ответа в популяциях Ziziphora tenuior
Примечание: составлен авторами по результатам данного исследования

Популяция Z7 продемонстрировала наибольшее генетическое разнообразие: в ней было выявлено в общей сложности 12 генов (CYP707A, GST, PYL4, BCH, NCED1, NCED2, POD1, POD2, GR, NHX2, PP2C78, PP2C8). Это указывает на наличие мощных защитных механизмов, обеспечивающих устойчивость к засухе, засолению и другим абиотическим стрессовым факторам. В популяциях Z8 и Z9 гены стрессового ответа обнаружены не были, что позволяет предположить относительно низкую способность этих популяций противостоять воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды. Полученные результаты демонстрируют мозаичный характер распределения генов стрессового ответа среди популяций *Z. tenuior*. Некоторые популяции (Z2 и Z7) обладают широким генетическим адаптивным потенциалом, тогда как другие (Z5, Z8, Z9) являются более уязвимыми к экологическим стрессовым факторам. Эти различия указывают на то, что региональные экологические условия непосредственно влияют на формирование генетических механизмов адаптации.

Полученные данные выявили выраженную мозаичность распределения генов стрессового ответа у *Ziziphora tenuior*, что отражает высокую степень популяционной адаптации к локальным экологическим условиям. Подобная гетерогенность согласуется с этноботаническими и эколого-географическими обзорами рода Ziziphora, в которых подчеркивается его экологическая пластичность и способность к выживанию в засушливых, засоленных и горных местообитаниях [9, 10]. Популяции Z2 и Z7, характеризующиеся наибольшим числом генов, связанных с засухо-, соле- и окислительным стрессом, обладают повышенным адаптивным потенциалом. Это может объяснять устойчивость вторичного метаболизма и высокую биологическую активность *Z. tenuior*, ранее отмеченные в химических и фармакологических исследованиях [11–13]. Напротив, популяции Z5, Z8 и Z9, в которых гены стрессового ответа не выявлены, потенциально более уязвимы к воздействию неблагоприятных факторов среды, что важно учитывать при разработке мер охраны и устойчивого использования вида [11, 14]. Выявленные различия дополняют данные филогенетических исследований на основе хлоропластных геномов, показавших генетическую структурированность видов *Ziziphora* в регионе [15]. В совокупности эти результаты подчеркивают, что адаптация *Z. tenuior* формируется под влиянием как исторических, так и современных экологических факторов.

В дальнейшем необходимо объединять популяционную генетику с экологическими и фитохимическими исследованиями для оценки функциональной роли генов стрессового ответа и их связи с биологической активностью растения. Такой интегративный подход позволит более эффективно разрабатывать стратегии сохранения, рационального использования и возможной культивации *Ziziphora tenuior* в условиях усиливающихся климатических стрессов [15, 16].

Заключение

Проведенное исследование показало, что экологические градиенты, прежде всего высота над уровнем моря, температура и количество осадков, существенно влияют на морфологические признаки популяций *Ziziphora tenuior* на территории Узбекистана. Морфологическая изменчивость, включая степень ветвления стебля, размер листьев и плотность соцветий, отражает адаптивные стратегии растений к локальным климатическим условиям. Ген *matK* оказался высоко консервативным во всех изученных популяциях, за исключением одного уникального SNP в популяции Z7, что свидетельствует об ограниченной вариабельности на уровне пластидного генома. В то же время гены стрессового ответа продемонстрировали мозаичный характер распределения, выявляя популяционно-специфические адаптивные возможности к засухе, засолению, холоду и окислительному стрессу. Популяции Z2 и Z7 показали наибольший адаптивный потенциал, тогда как Z5, Z8 и Z9 оказались более уязвимыми. Полученные результаты подчеркивают тесную взаимосвязь между экологическими условиями, фенотипической пластичностью и генетической адаптацией и предоставляют важные сведения для сохранения и устойчивого использования данного лекарственного растения.

Список литературы

1. Wang H., Wang R., Harrison S. P., Prentice I. C. Leaf morphological traits as adaptations to multiple climate gradients // Journal of Ecology. 2022. Vol. 110. Is. 6. P. 1344–1355. DOI: 10.1111/1365-2745.13873.

2. Keshavarzi M., Jahandideh R., Bokaee Z. N. Morphological and anatomical studies on *Ziziphora clinopodioides* Lam. (Labiatae) // Pakistan Journal of Biological Sciences. 2008. Vol. 11. Is. 23. P. 2599–2605. DOI: 10.3923/pjbs.2008.2599.2605.

3. Bakhtiar A., Khaghani S., Ghasemi Pirbalouti A., Gomarian M., Chavoshi S. Essential oil variation among different populations of *Ziziphora tenuior* L. cultivated at semiarid climate // Journal of Essential Oil Research. 2021. Vol. 33. Is. 4. P. 385–393. DOI: 10.1080/10412905.2021.1909666.

4. Zhu J. K. Abiotic stress signaling and responses in plants // Cell. 2016. Vol. 167. Is. 2. P. 313–324. DOI: 10.1016/j.cell.2016.08.029.

5. Bailey-Serres J., Parker J. E., Ainsworth E. A., Oldroyd G. E. D., Schroeder J. I. Genetic strategies for improving crop yields // Nature. 2019. Vol. 575. P. 109–118. DOI: 10.1038/s41586-019-1679-0.

6. Акобиршоева А., Оленников Д. Н. Химический состав эфирного масла *Ziziphora pamiroalaica* Lam. (Lamiaceae), произрастающей в Таджикистане // Химия растительного сырья. 2017. № 1. С. 51–58. DOI: 10.14258/jcprm.2017011458.

7. Hilu K. W., Liang H. The matK gene: sequence variation and application in plant systematics // American Journal of Botany. 1997. Vol. 84. Is. 6. P. 830–839. DOI: 10.2307/2445819.

8. Umezawa T. et al. CYP707A3, a key enzyme in ABA catabolism, regulates seed dormancy and drought tolerance // The Plant Journal. 2006. Vol. 46. Is. 2. P. 171–182. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2006.02683.x.

9. Bussmann R. W., Paniagua-Zambrana N. Y., Kikvidze Z., Batsatsashvili K., Khutsishvili M., Maisaia I., Aleksanyan A. *Ziziphora clinopodioides* Lam., *Z. puschkinii* Adams, *Z. serpyllacea* M. Bieb., *Z. tenuior* L. (Lamiaceae) // In: Ethnobotany of the Caucasus. Cham: Springer. 2024. P. 1–13. DOI: 10.1007/978-3-031-91369-3_72.

10. Khojimatov O.K., Bussmann R.W. *Ziziphora clinopodioides* Lam., *Z. clinopodioides* subsp. *bungeana* (Juz.) Rech. f., *Z. pamiroalaica* Juz., *Z. pedicellata* Pazij et Vved., *Z. tenuior* L. (Lamiaceae) // In: Ethnobiology of Uzbekistan: Ethnomedicinal Knowledge of Mountain Communities. Cham: Springer International Publishing. 2023. P. 781–790. DOI: 10.1007/978-3-031-23031-8_81.

11. Youssif Y., Ragab A., Zahran M. A., Ahmed F. A. Chemical composition and biological activity of extracts and essential oils of *Ziziphora capitata* L. and *Ziziphora tenuior* L.: A review // Egyptian Journal of Chemistry. 2025. DOI: 10.21608/ejchem.2025.381947.11714.

12. Soltani A., Soleimani A., Mirzaei S. M., Soltani L., Jalili-Nik M. *In vitro* anti-colorectal cancer activity of green-synthesized selenium nanoparticles using *Ziziphora tenuior* L. extract // Journal of Cluster Science. 2026. Vol. 37. Is. 1. P. 2. DOI: 10.1007/s10876-025-02959-z.

13. Najafian S. Preservation of essential oil quality in endangered *Ziziphora tenuior* L. under different storage conditions // Scientific Reports. 2025. Vol. 15. Is. 1. P. 40535. DOI: 10.1038/s41598-025-24422-9.

14. Dakah A., Zaid S., Suleiman M., Abbas S., Wink M. *In vitro* propagation of the medicinal plant *Ziziphora tenuior* L. and evaluation of its antioxidant activity // Saudi Journal of Biological Sciences. 2014. Т. 21. № 4. С. 317–323. DOI: 10.1016/j.sjbs.2013.12.002.

15. Nikitina E., Mirzaeva S., Alieva K., Ergashov I., Yusupov Z. Complete chloroplast genomes and phylogenetic positions of species of the genus *Ziziphora* (Lamiaceae) from Uzbekistan // Ukrainian Botanical Journal. 2025. Vol. 82. Is. 4. P. 314–325. DOI: 10.15407/ukrbotj82.04.314.

16. Mehdipour A., Akbarzadeh M., Kermani S., Shams S., Karimi A. Comparison of antibacterial effects of *Heracleum persicum* and *Ziziphora tenuior* L. extracts, calcium hydroxide and chlorhexidine on Enterococcus faecalis as intracanal medicaments in root canal therapy – an *in vitro* study // J Evol Med Dent Sci. 2021. Т. 10. С. 3395–3400. DOI: 10.14260/jemds/2021/688.

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest.

Финансирование: Данное исследование было выполнено при финансовой поддержке проекта «Молекулярно-генетическая идентификация лекарственных видов растений флоры Узбекистана и Беларуси с использованием ДНК-маркеров» (FL-7923051878).

Financing: This study was supported by the project “Molecular genetic identification of medicinal plant species of the flora of Uzbekistan and Belarus using DNA markers” (FL-7923051878).