

**М. Ербай<sup>2</sup>, И.Г. Отрадных<sup>1</sup>, И.А. Съедина<sup>1</sup>,  
Н.К. Корбозова<sup>2\*</sup>, Н.О. Кудрина<sup>1</sup>, Н.В. Терлецкая<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>РГП на ПХВ «Институт генетики и физиологии» МНВО РК, Алматы, Казахстан

<sup>2</sup>Казахский национальный университет имени аль-Фараби, Алматы, Казахстан

\*e-mail: Naz-ik@mail.ru

## **СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФИТОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ РАСТЕНИЙ *RHODIOLA LINEARIFOLIA* BORISS. ИЗ РАЗНЫХ ЭКОПОПУЛЯЦИЙ ЗАИЛИЙСКОГО АЛАТАУ**

Климатические условия оказывают значительное влияние на фармакологическую активность лекарственных растений, обуславливая количественные и качественные изменения в составе биологически активных веществ (БАВ). Температура, влажность, уровень освещённости и другие экологические факторы могут изменять метаболические пути растений, что сказывается на продукции вторичных метаболитов – ключевых соединений, определяющих терапевтический потенциал фитопрепаратов. В разных географических зонах и условиях культивирования концентрации БАВ могут существенно варьировать, что является результатом адаптивной реакции растений на стрессовые воздействия окружающей среды. Поэтому важно не только определять количество ценных метаболитов, но также учитывать условия, влияющие на их синтез и аккумуляцию. Для исследования из двух экопопуляций, произрастающих на одинаковой высоте над уровнем моря в ущельях Кимасар и Бутаковка, были отобраны образцы *R. Linearifolia* в фазе цветения. Был проведен анализ фитохимических компонентов экстрактов родиолы линейнолистной и проанализированы возможные экологические и микроклиматические факторы, повлиявшие на существенную разницу их фитохимического состава. Полученные в процессе этой работы результаты важны для лучшего понимания адаптационных механизмов, происходящих в популяциях *R. linearifolia*, для выбора оптимальных условий произрастания вида с целью разработки стратегий по сохранению этого вида в естественных условиях, а также для разработки эффективной стратегии по оптимизации условий будущей интродукции этого вида без потери фармакологически ценных свойств.

**Ключевые слова:** экопопуляция, микроклиматические факторы, фитохимия, интродукция, адаптация.

M. Erbay <sup>2</sup>, I.G. Otradnykh <sup>1</sup>, I.A. Sedina <sup>1</sup>,  
N.K. Korbozova <sup>2\*</sup>, N.O. Kudrina <sup>1</sup>, N.V. Terletskaia <sup>1</sup>

<sup>1</sup>RSE REM Institute of Genetics and Physiology SCMES RK, Almaty, Kazakhstan

<sup>2</sup>Al-Farabi Kazakh National University, Almaty, Kazakhstan

\*e-mail: Naz-ik@mail.ru

### **Comparative analysis of the phytochemical composition of the above ground part of *rhodiola linearifolia boriss* plants. from different ecopopulations of the Zaili Alatau**

Climatic conditions have a significant impact on the pharmacological activity of medicinal plants, causing quantitative and qualitative changes in the composition of biologically active substances (BAS). Temperature, humidity, light levels and other environmental factors can change the metabolic pathways of plants, which affects the production of secondary metabolites – key compounds that determine the therapeutic potential of herbal medicines. In different geographical zones and cultivation conditions, the concentrations of biologically active substances can vary significantly, which is the result of the plant's adaptive response to environmental stress. Therefore, it is important not only to determine the amount of valuable metabolites, but also to take into account the conditions affecting their synthesis and accumulation. For the study, samples of *R. Linearifolia* in the flowering phase were selected from two Eco populations growing at the same altitude above sea level in the Kimasar and Butakovka gorges. An analysis of the phytochemical components of *Rhodiola linearifolia* extracts was carried out and possible environmental and microclimatic factors that influenced the significant difference in their phytochemical composition were analyzed. The results obtained in the course of this work are important for a better understanding of the adaptive mechanisms occurring in populations of *R. linearifolia*, for choosing optimal growing conditions for the species in order to develop strategies for preserving this species in natural

conditions, as well as for developing an effective strategy for optimizing the conditions for the future introduction of this species without loss of pharmacologically valuable properties.

**Keywords:** ecopopulation, microclimatic factors, phytochemistry, introduction, adaptation.

М. Ербай<sup>2</sup>, И.Г. Отрадных<sup>1</sup>, И.А. Съедина<sup>1</sup>,  
Н.К. Корбозова<sup>2\*</sup>, Н.О. Кудрина<sup>1</sup>, Н.В. Терлецкая<sup>1</sup>

<sup>1</sup>РМК ШЖК Генетика және физиология институты ФЖБМ ҚР, Алматы, Қазақстан

<sup>2</sup>Әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, Алматы, Қазақстан

\*e-mail: Naz-ik@mail.ru

**Іле Алатауының әртүрлі экопопуляцияларынан жиналған  
*Rhodiola linearifolia* boriss өсімдіктерінің жер үсті бөлігінің  
фитохимиялық құрамына салыстырмалы талдау**

Климаттық жағдайлар дәрілік өсімдіктердің фармакологиялық, белсенділігіне айтарлықтай әсер етіп, биологиялық белсенді заттардың құрамындағы сандық және сапалық өзгерістерді ту-дырыады (БАЗ). Температура, ылғалдылық, жарық, деңгейі және басқа да қоршаған орта факторлары өсімдіктердің метаболизм жолдарын өзгертуі мүмкін, бұл екіншілік метаболиттер – шөптік препараттардың емдік өлеуетін анықтайдын негізгі қосылыстар өндірісіне әсер етеді. Әртүрлі географиялық аймақтарда және өсіру жағдайында биологиялық, белсенді заттардың концентрациясы айтарлықтай өзгеруі мүмкін, бұл өсімдіктің қоршаған ортаның құйзелісіне бейімделу реакциясының нәтижесі. Сондықтан бағалы метаболиттердің мөлшерін анықтау ғана емес, олардың синтезі мен жинақталуына әсер ететін жағдайларды да ескеру маңызды. Зерттеу мақсатында *R. Linearifolia* өсімдігінің Қимасар және Бутаковка шатқалдарында теңіз деңгейінен бір биекітікте өсетін екі экопопуляциядан гүлдену фазасындағы үлгілері таңдауды. *Rhodiola linearifolia* сыйындыларының фитохимиялық құрамдас бөліктеріне талдау жүргізілді және олардың фитохимиялық құрамындағы елеулі айырмашылыққа әсер еткен ықтимал экологиялық және микроклиматтық факторлар талдаанды. Осы жұмыс барысында алынған нәтижелер *R. linearifolia* популяцияларында болатын бейімделу механизмдерін жақсы түсіну үшін, осы түрді табиғи жағдайда сақтау стратегиясын әзірлеу мақсатында түрдің онтайлы өсу шарттарын таңдау үшін, сондай-ақ, осы түрді фармакологиялық және фармакологиялық қасиеттерін жоғалтпай болашақта енгізу шарттарын онтайландырудың тиімді стратегиясын әзірлеу үшін маңызды.

**Түйін сөздер:** эко популяция, микроклиматтық факторлар, фитохимия, интродукция, бейімделу.

## Введение

В условиях глобальных климатических изменений, включающих потепление, засухи и изменения режима осадков, исследования по адаптации лекарственных растений и их метаболизма приобретают особую значимость. Оптимизация условий выращивания позволит целенаправленно управлять биосинтезом ценных метаболитов, повышая их выход и стабильность. Учитывая эти факторы, можно считать, что комплексное изучение влияния климатических факторов на фитохимический состав растений необходимо для прогнозирования и обеспечения устойчивого производства высокоактивного растительного сырья [1,2].

Согласно современной литературе, растения, произрастающие в жестких климатических условиях, чаще обладают более высокими концентрациями вторичных метаболитов, чем те же виды растений, выращиваемые в более благоприятных условиях [3,4]. Газо-

вая хроматография-масс-спектрометрия (ГХ-МС) – один из наиболее эффективных современных методов идентификации данных соединений. Считается, что этот метод нередко имеет ключевую роль в исследовании стресс-чувствительных метаболитов [5,6]. Благодаря использованию масс-детектора и доступных библиотек ГХ-МС, он позволяет выделять и анализировать соединения в рамках одного этапа, предоставляя ценную информацию о физиологическом состоянии растений на разных стадиях их развития, а также в ответ на воздействие внешних факторов [7,8].

Многие виды рода *Rhodiola* являются перспективными лекарственными растениями, имеющими долгую и богатую историю. Результаты исследований растительных экстрактов представителей данного семейства демонстрируют возможность их применения как в качестве прямых противомикробных средств, так и в качестве модификаторов устойчивости, которые повышают эффективность антибиотиков [9]. Экстракты

родиолы, содержащие салидрозид, модулируют микробиоту кишечника, тем самым устранивая физиологические и метаболические расстройства и положительно влияя на здоровье человека. Это демонстрирует высокий терапевтический потенциал *Rhodiola* sp.

Родиола линейнолистная *Rhodiola linearifolia* Boriss. из сем. толстянковых (Crassulaceae) – малоизученный вид, обладающий лекарственными свойствами [10,11]. Является многолетником, с мощным корневищем, покрытым чешуевидными листьями. В одной особи числится 2–6 (20) стеблей, высотой до 40 см, с густо расположеннымными линейными листьями длиной 2–5 см. Представлено щитковидным многоцветковым соцветием, цветение происходит в июне–июле. Это психрофитное растение с коротким вегетационным периодом, который завершается под влиянием ранних заморозков или засухи (в конце июля – начале августа). *R. linearifolia* относится к видам с низкой способностью к восстановлению из-за суровых климатических условий произрастания и наличия очень мелких семян, неспособных конкурировать с другими видами. Обитает на лесных лугах, скалах и берегах рек, поднимаясь на высоты до 3000 м над уровнем моря.

Ранее проведенные исследования популяции *R. linearifolia* описывают, что вид чаще встречается рассеянно, одиночными кустами, изредка небольшими группами. Площадь выявленных популяций варьирует от 100 м<sup>2</sup> до 2000 м<sup>2</sup>. В различных растительных сообществах доля участия *R. linearifolia* изменялась от 3 (5) до 10 (15) %. На площади 100 м<sup>2</sup> насчитывается 8–10 генеративных особей с количеством побегов от 3 до 6 и 5 молодых вегетативных растений с 2–3 побегами [12].

Постоянными спутниками *Rh. linearifolia* являются: *Juniperus pseudosabina*, *J. sibirica*, *Picea schrenkiana*, *Alfredia nivea*, *Archangelica brevicaulis*, *Aconitum rotundifolium*, *A. nemorum*, *A. leucostomum*, *Aconogonon coriarium*, *Alchemilla sibirica*, *Bistorta vivipara*, *Chamaenerion angustifolium*, *Ligularia macrophylla*, *Hedysarum flavescens*, *H. neglectum*, *Phlomoides oreophila*, *Geranium saxatile*, *Solidago virgaurea* и др.

Учитывая, что растения собраны на противоположных склонах одного хребта, они могут существенно различаться по фитохимическому составу из-за различных микроклиматических условий. Разница в инсоляции, температурном режиме, влажности и почвенных условиях могут иметь существенную роль в накоплении БАВ

[13,14,15,16]. Ранее проведенные нами исследования показали, что высотный градиент также может существенно влиять на метаболомный профиль растений [11], поэтому, чтобы нивелировать фактор высоты, для данного сравнительного эксперимента с экопопуляциями растения отбирали на одинаковой высоте над уровнем моря.

Но мы предполагаем, что восточная экспозиция (Бутаковское ущелье) подвергается утреннему солнечному облучению, что может способствовать более активному фотосинтезу растений в утренние часы. В результате растения с восточной экспозиции могут демонстрировать повышенный синтез фенольных соединений, адаптирующих их к утренней инсоляции. Западные склоны (ущелье Кимасар) могут быть более сухими, что стимулирует накопление осмотически активных веществ, таких как терпеноиды и дубильные вещества, защищающих растения от стресса. Также растения западной экспозиции могут быть богаче эфирными маслами.

Таким образом, изучение фитохимических различий между экопопуляциями из разных экспозиций может быть важным для выбора оптимальных условий культивирования лекарственных растений и получения стандартизированного сырья с высокой фармакологической активностью.

## Материалы и методы исследования

### Условия сбора растительного материала

В качестве объекта исследований были выбраны растения вида *Rhodiola linearifolia* Boriss. собранные в фазе цветения в хребтах Заилийского Алатау из двух экопопуляций: Восточной экспозиции Бутаковского ущелья (БУТ) и западной экспозиции ущелья Кимасар (КИМ) в одинаковых высотах.

Регион отличается высокогорным континентальным климатом, характеризующимся резкими суточными и сезонными колебаниями температуры. На его формирование влияют теплые субтропические воздушные массы из Ирана и Центральной Азии, способные вызывать кратковременные зимние потепления. В то же время вторжение холодного воздуха из Сибири приводит к ясной морозной погоде. Атлантические ветры способствуют образованию облачности, обильным снегопадам зимой и летним ливням. Среднегодовое количество солнечных часов в регионе составляет 2467, при этом их продолжительность возрастает от 124–140 часов в зимние

месяцы до 285–316 часов в месяц летом. Общий уровень годовой солнечной радиации при ясной погоде достигает 7439 МДж/м<sup>2</sup>. Зимой пря-

мая солнечная радиация варьируется от 266 до 391 МДж/м<sup>2</sup>, а летом увеличивается до 824–958 МДж/м<sup>2</sup> [11].

**Таблица 1** – Координаты и условия сбора образцов *Rhodiola linearifolia*

Локация	Координаты сбора	Высота м.н.у.м.	Температура и влажность воздуха
Алматинская область, Талгарский район, ущелье Бутаковка	N 43°10'10" E 77°06'25"	2 000	22,00°C, 65,21%
Алматинская область, Талгарский район, ущ. Кимасар	N 43°09'33" E 77°04'56"	2 000	17,00°C 64,33%

Для горных почв Северного Тянь-Шаня характерны высокая карбонатность, что усиливается с глубиной, и отсутствие засоленности. Еловые и осиново-березовые леса характеризуются лесной темно-серой почвой. Горно-луговые субальпийские и альпийские почвы, формирующиеся под соответствующими лугами, содержат высокую концентрацию гумуса достигающим до 15–16 % [12].

Бутаковское ущелье (каз. Бутаковка шатқалы) – горное ущелье, расположенное в хребтах Заилийского Алатау на территории города Алматы. Высота над уровнем моря варьируется от 1700 до 2900 м. По дну ущелья протекает река Бутаковка, являющаяся правым притоком Малой Алматинки. Общая длина ущелья составляет 14 км. Растительность представлена тяньшаньской елью, осиной, рябиной, барбарисом, а также яблоневыми садами. [17]. Родиола линейнолистная была собрана на склонах с уклоном в северо-восточном направлении, в елово-кустарниковово-разнотравном сообществе. Доля участия родиолы – 3-5%.

Ущелье Кимасар (также Ким-Асар или Комиссаровское) – горное ущелье, сформированное рекой Комиссаровка, левым притоком Малой Алматинки. Его общая протяжённость составляет 6 км. Целевые растения были собраны на склоне западной экспозиции, с уклоном на юг. *Rh. linearifolia* здесь замечена в составе кустарниковово-бузульниково-разнотравного сообщества. Доля участия родиолы составляет 10%

Среднегодовая температура воздуха в регионе составляет 5,8 °C, достигая максимума в 19,5 °C в июле и снижаясь до -8,0 °C в январе. Годовое количество осадков составляет 1050,4 мм, в период с апреля по октябрь выпадает 787,5 мм

(75% от общего годового количества), самым влажным месяцем считается май..

В этих регионах повышена пастьбищная нагрузка, что выражено тропами, набитыми скотом и преобладанием рудерального вида *Rumex tianschanicus* Losinsk. на местах стойбищ [12]. Так же в данных местах преобладает *Ligularia macrophylla*, свидетельствуя о засоренности почвы. Особи родиолы линейнолистной приворочены к крупным камням и можжевельнику. Целевой вид встречается в основном одиночными кустами, иногда небольшими группами. По измерениям ростовых параметров, проведенным в полевых условиях, высота побегов растений *R. Linearifolia* в Бутаковском ущелье и в ущелье Кимасар составило 35-45 см.

#### **Фитохимический анализ и обработка полученных данных**

Анализ образцов проводился методом газовой хроматографии с масс-спектрометрическим детектированием (7890A/5975C). Объем вводимого образца составлял 0,5 мкл, температура ввода – 280 °C, без деления потока. Разделение осуществлялось с использованием капиллярной хроматографической колонки DB-17MS (длина – 60 м, внутренний диаметр – 0,25 мм, толщина пленки – 0,25 мкм) при постоянной скорости газа-носителя (гелий) 1 мл/мин. Температурный режим хроматографирования программирулся от 60 °C до 300 °C (выдержка 5 минут) со скоростью нагрева 5 °C/мин. Общее время анализа составляло 53 минуты. Детектирование выполнялось в режиме SCAN m/z 34-800.

Для управления системой, регистрации и обработки данных использовалось программное обеспечение Agilent MSD ChemStation (версия 1701EA). Обработка результатов включала

определение времен удерживания, площадей пиков и спектральный анализ данных, полученных с масс-спектрометрического детектора. Идентификация соединений проводилась с использованием библиотек Wiley 7th edition и NIST'11, содержащих свыше 550 тыс. спектров.

## Результаты и их обсуждение

Из результатов анализа фитохимического состава цветков растений двух экопопуляций, приведенных в рисунках 1 и 2, можно заметить, что растительные экстракты обеих экопопуляций обладают сравнительно схожим количеством углеводов и их производных (9,49% в БУТ и 9,04% в КИМ), но значительной разницей в концентрации других веществ.

В образцах, собранных из ущелья Кимасар было выявлено значительное количество жирных кислот (6,01%) и их эфиров (51,29%), в то время как в образцах из Бутаковского ущелья они выявлены не были. Нитрилы, оксими и азоотосодержащие соединения, наоборот, отсутствовали

в образцах из ущелья Кимасар, тогда как в Бутаковском ущелье их количество составляло 15,09%, 18,65% и 2,01% соответственно. Также отличительной чертой образцов из ущелья Кимасар является присутствие в цветках алканов (2,78%), карбоновых кислот и их производных (2,66%), эфиров диоксолана (1,01%), терпенов (5,17%) и стеролов (4,79%). Показатели циклических кетонов и лактонов и их производных (4,36% в КИМ и 3,44% в БУТ) и фенольных соединений (7,62% в КИМ и 11,59% в БУТ) в цветках имеют сравнительно небольшую разницу в этих двух популяциях. Алкоголи, альдегиды, кетоны, эфиры и их производные (25,30%), производные фурана и пирана (14,43%) в БУТ выявлены в значительно большем количестве по сравнению с КИМ (3,2%, 2,07% соответственно), превышая их концентрацию в 7,91 и 6,97 раза соответственно.

Данные, приведенные на рисунках 3 и 4, также показывают значительную разницу в фитохимическом составе растительных экстрактов побегов родиолы из двух экопопуляций.

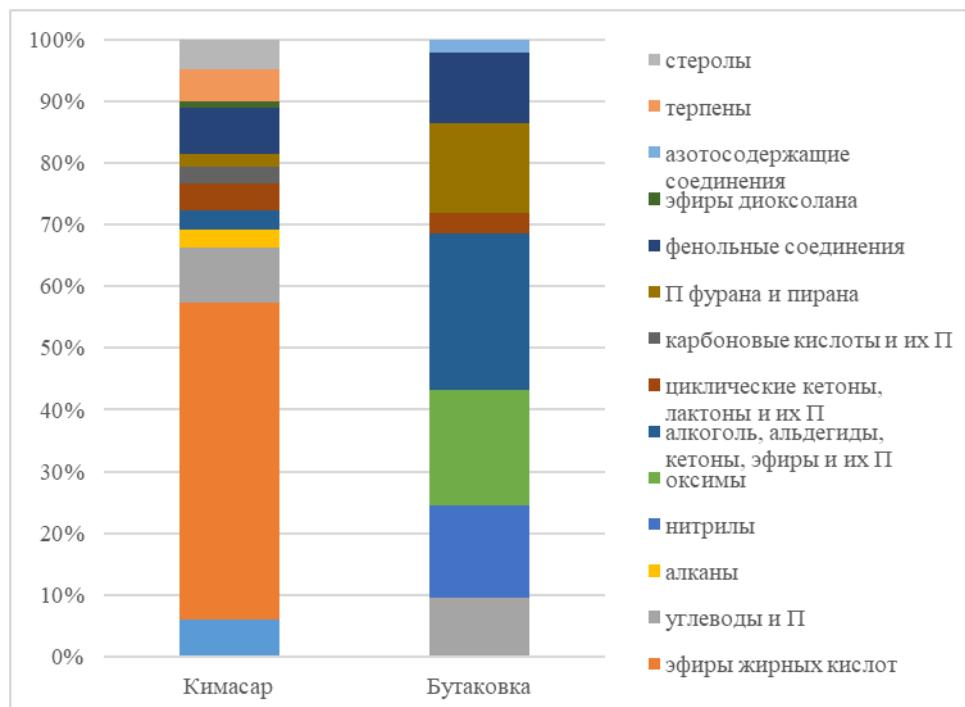


Рисунок 1 – Фитохимический анализ цветков *R. Linearifolia*

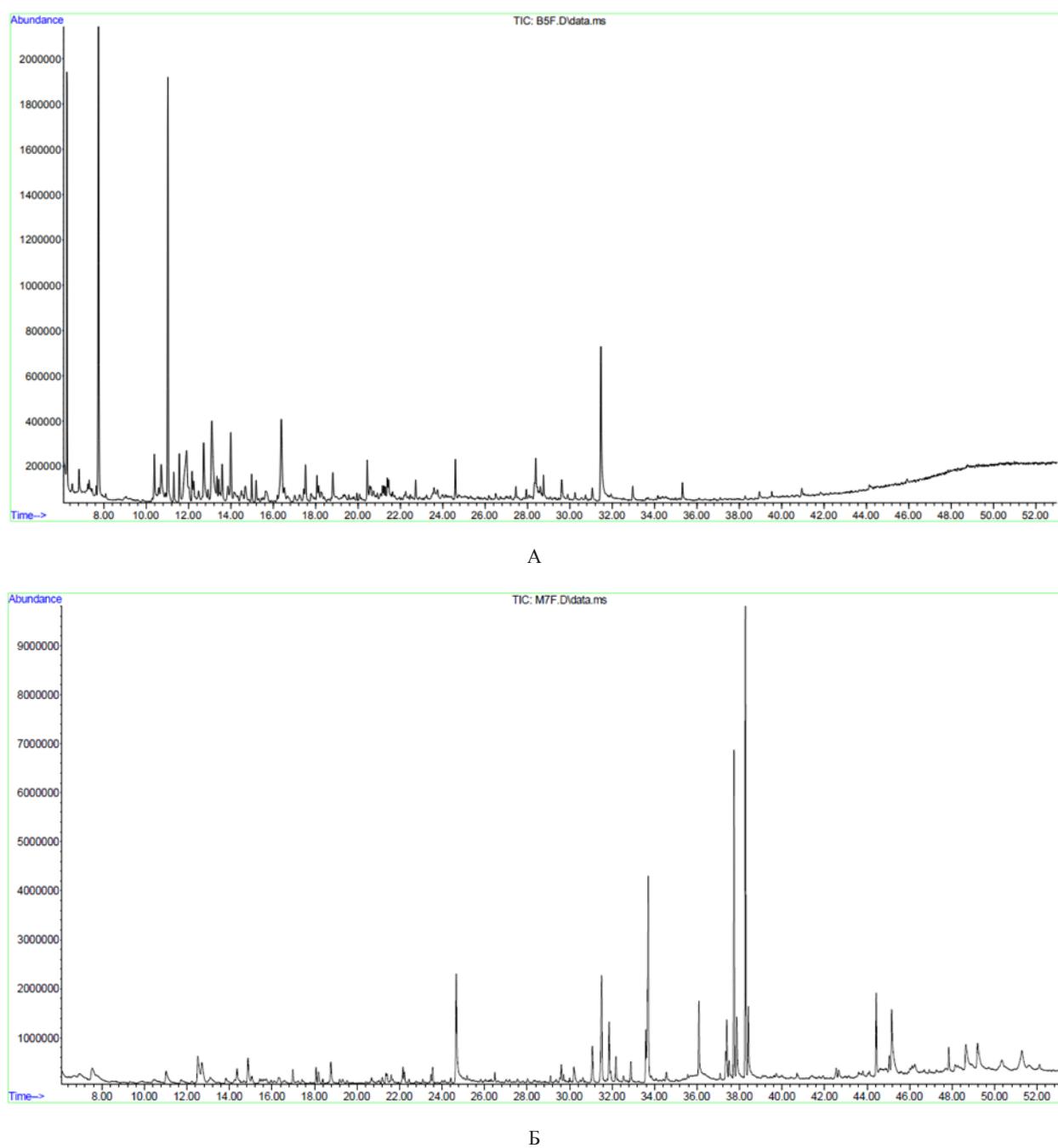


Рисунок 2 – Хроматограмма экстрактов цветков *R. Linearifolia*: А – БУТ, Б – КИМ

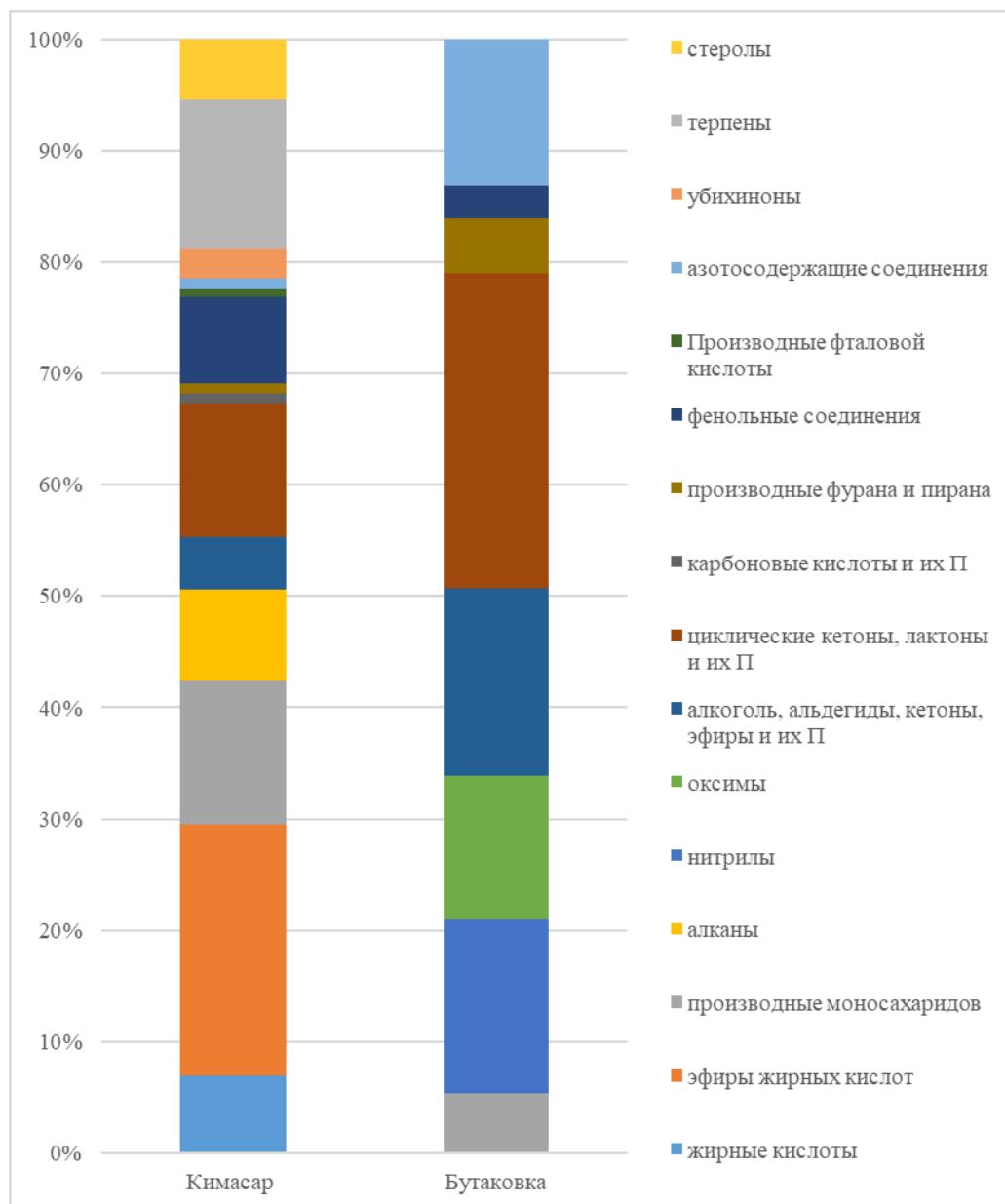


Рисунок 3 – Фитохимический анализ побегов *R. Linearifolia*

В побегах БУТ, как и в цветках, были обнаружены нитрилы (15,6%) и оксимы (12,88%), в то время как в побегах КИМ, как и в цветках они не были выявлены. В этих образцах из ущелья Кимасар в отличии от образцов из Бутаковского ущелья, присутствуют жирные кислоты (6,97%) и их эфиры (22,51%), алканы (8,24%), карбоновые кислоты и их производные (0,97%), производные фталовой кислоты (0,79%), уби-

хионы (2,65%), терпены (13,44%) и стеролы (5,35%). В обоих точках были обнаружены моносахариды и их производные (5,39% в БУТ и 12,88% в КИМ), циклические кетоны, лактоны и их производные (28,29% в БУТ и 12,01% в КИМ), фенольные соединения (2,86% БУТ, 7,76% КИМ), алкоголь, кетоны, альдегиды, эфиры и их производные (16,87% БУТ, 4,66% КИМ).

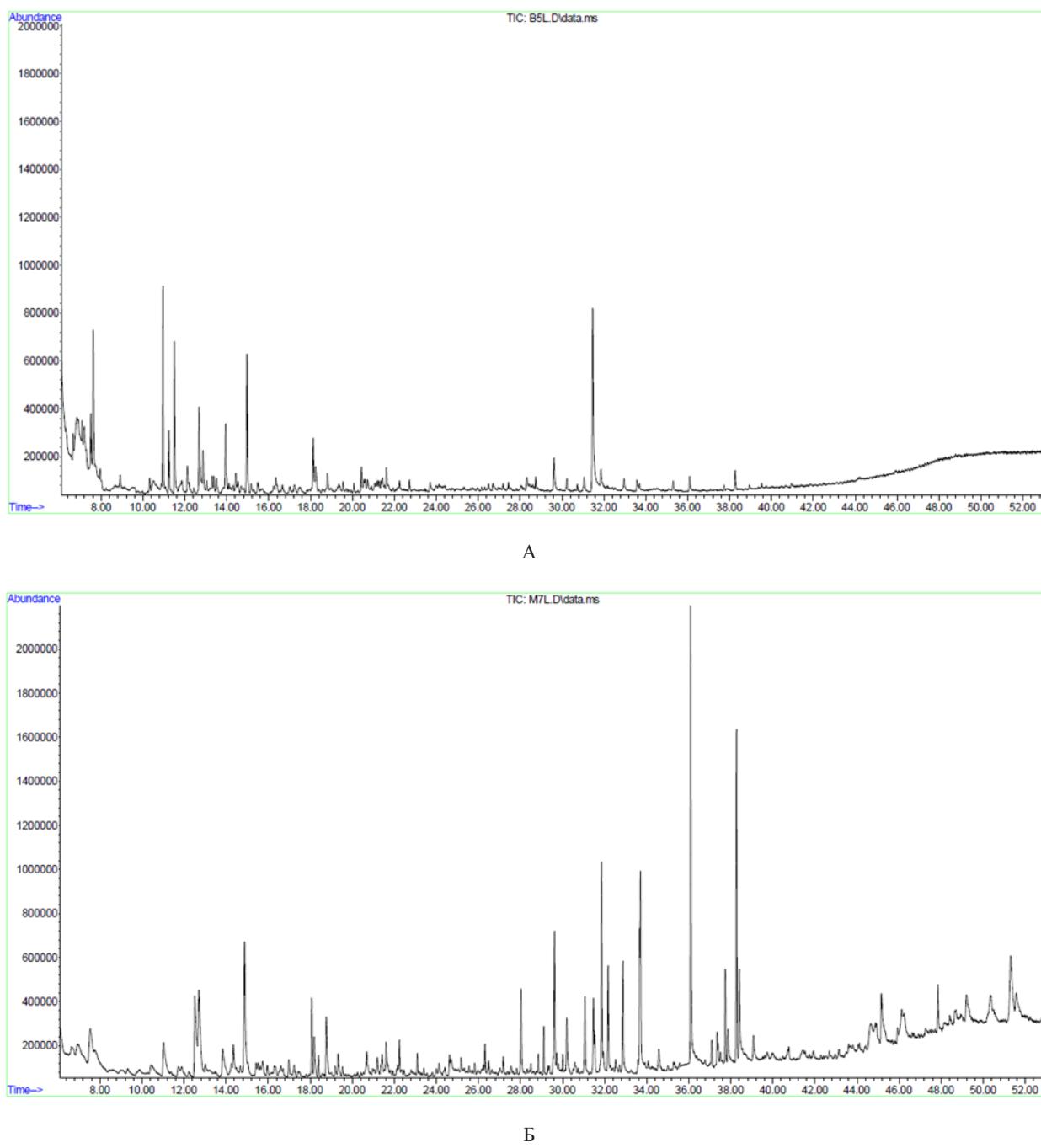


Рисунок 4 – Хроматограмма экстрактов побегов А – БУТ, Б – КИМ

Помимо этого образцы из Бутаковского ущелья отличались значительным «перевесом» азотосодержащих соединений (13,16%), которые в образцах из ущелья Кимасар составили 0,93%. Производные пирана и фурана, также, в БУТ (4,95%) выявлены в значительно превышающем (в 6 раз) количестве чем в КИМ (0,84%).

Растениям для обеспечения нормального роста и развития необходим постоянный баланс между ростом и защитой от разнообразных стрессов, что оказывает влияние на их первичный и вторичный метаболизм [18,19]. И в неблагоприятных условиях вторичные метаболиты играют решающую роль в адаптации растений,

помогая справляться с такими типичными для горных экосистем стрессовыми факторами, как низкие температуры, давление и повышенное УФ-излучение [20,21].

В качестве адаптивной реакции при окислительном стрессе в пластидах запускается синтез жирных кислот (ЖК) [22,23]. Жирные кислоты в растительных тканях входя в состав клеточных мембран, регулируют их свойства, служат запасными резервами углерода и энергии, участвуют в формировании внеклеточного барьера, а также выступают предшественниками биоактивных молекул и регуляторами стрессовых сигналов [24,25]. Установлена связь между уровнем ненасыщенных ЖК в плазматической мемbrane и ее текучестью, что играет ключевую роль в сохранении клеточных функций при воздействии стрессовых факторов [26]. В то время как в экстрактах образцов родиолы, собранных в Бутаковском ущелье, ЖК не были обнаружены, масс-спектры показали, что жирные кислоты были обнаружены и в свободной форме, и в виде эфиров как в цветах, так и в побегах родиолы линейнолистной, растущей в ущелье Кимасар. В частности, это также может свидетельствовать об особенностях функционирования фотосинтезирующих систем в данном склоне, так как есть литературные данные, указывающие, что повышение содержания ненасыщенных ЖК во внутренних мембранных хлоропластов и митохондрий при стрессе способствует снижению фотоингибиции фотосистемы II. [27,28]. В целом, жирные кислоты и их эфиры составляли значительную часть метаболитов в цветках (57,3%) и были менее распространены в побегах (29,48%) в этих образцах. Необходимо учитывать транспорт веществ из подземных органов к надземным, включая цветки, поскольку это обеспечивает растения необходимыми субстратами для дальнейшего размножения [29,30]. В то время как основная роль побегов в период цветения заключается в фиксации CO<sub>2</sub> за счет фотосинтеза, цветки в значительной степени зависят от поступления органических молекул извне [31].

Наши результаты показывают также отсутствие насыщенных углеводородов и карбоновых кислот и их производных в метаболомных спектрах цветков и побегов в БУТ, сопровождающееся низкой концентрацией (по сравнению с КИМ) углеводов и их производных в побегах. Эти показатели могут косвенно отражать нарушения фотосинтеза в этой популяции. Уровни производных фурана и пирана, которые содержат активные спиртовые, альдегидные и кетоновые группы

и известны своей высокой биологической активностью [32], наоборот, были обнаружены в БУТ в большей концентрации, в несколько раз превышающей их концентрацию в КИМ. Такое же различие наблюдается в случае кетонов и других летучих компонентов (альдегиды, спирты и эфиры). При этом в обеих популяциях количество этих веществ было больше в цветках, чем в побегах. Такое распределение, вероятно, обусловлено динамической регуляцией метаболизма, которая оптимально направляет метаболиты – основные строительные блоки – в развивающиеся органы и ткани [33]. Подобные различия в популяциях предполагают, что кетоны и их производные могут повышать стрессоустойчивость цветков *R. linearifolia* под воздействием сложных абиотических факторов, характерных для условий с повышенной утренней инсоляцией.

Терпены, обнаруженные в образцах из ущелья Кимасар, служат сигналами стресса от растения к растению [34]. Эти метаболиты играют ключевую роль в обеспечении роста и развития растений, процессов дыхания и в защите репродуктивных органов от абиотических и биотических стрессовых факторов. [11,35,36,37]. Терпены и стеролы участвуют в защите от УФ-излучения и насекомых, а также регулируют проницаемость мембран, что может быть важно для более засушливых и солнечных условий западного склона. Фитолы, входящие в состав хлорофилла, неразрывно связаны с реакцией *R. linearifolia* на стресс, когда фотосинтетическая активность значительно изменяется [14]. Исследования показывают, что летучие терпены могут смягчать эффекты окислительного стресса либо путем прямых межклеточных реакций с окислителями, либо путем модификации сигнальных путей АФК [27,38]. Наблюданное увеличение накопления терпенов и стеролов в побегах в популяции КИМ, подчеркивает как возможные нарушения фотосинтеза из-за повышенного УФ излучения, так и возможные адаптивные реакции возникшие с более засушливыми условиями склона.

Оксимы способны выполнять функцию летучих защитных агентов, а их последующая дегидратация может приводить к образованию гидроксинитрилов [39]. Оксимы и нитрилы связаны с азотным обменом и могут быть предшественниками глюкозинолатов или других защитных соединений, играя роль в химической защите растений, особенно в условиях повышенной влажности или риска бактериальных и грибковых инфекций. В наших экспериментах окси-

мы и нитрилы были выявлены как в цветках, так и в побегах *R. linearifolia* в популяции БУТ, что может указывать на данные риски, учитывая, что в восточной экспозиции за повышенной утренней инсоляцией следует большее затенение, что может приводить к более влажным условиям и отличающемуся температурному режиму.

Множество литературных данных подтверждают значительную роль фенольных соединений в фотозащите и регулировании антиоксидантной активности [40,41], что обуславливается их способностью поглощать УФ-излучение в диапазоне 210–350 нм, снижая накопление активных форм кислорода (АФК) и тем самым повышая устойчивость к стрессовым условиям горной местности [42,43]. В наших исследованиях фенольные соединения были обнаружены в растениях из обеих популяций, но в сравнительно повышенной концентрации они наблюдаются в цветках растении из БУТ (11,59%). Это может быть связано не только с функциями фотозащиты из-за повышенного утреннего солнечного излучения и регулированием антиоксидантной активности, но и с защитой от патогенов. Цветки уязвимы к нападению насекомых и микроорганизмов. Фенольные соединения обладают антимикробными и репеллентными свойствами, защищая цветки от грибковых, бактериальных

инфекций и поедания насекомыми, что также обуславливается более влажными условиями восточной экспозиции.

## Заключение

Таким образом, выявленные фитохимические различия между двумя экопопуляциями одного вида на разных склонах, скорее всего, обусловлены разными условиями окружающей среды, что демонстрирует гибкость метаболических адаптаций растений к освещенности, влажности и другим стрессовым факторам. Дальнейшие исследования в этом направлении будут способствовать оптимизации сбора лекарственного сырья в естественных условиях произрастания, а также будут полезны при разработке условий для интродукции данного вида.

## Финансирование

Работа выполнена в рамках программы целевого финансирования Комитета науки Министерства науки и высшего образования BR 21882180 «Разработка программы сохранения и развития ресурсной базы перспективных для медицины и ветеринарии растений Казахстана в условиях изменяющегося климата».

## Литература

1. Caretto, S.; Linsalata, V.; Colella, G.; Mita, G.; Lattanzio, V. Carbon Fluxes between Primary Metabolism and Phenolic Pathway in Plant Tissues under Stress. *Int. J. Mol. Sci.* 2015; 16: pp. 26378–26394, doi:10.3390/ijms161125967
2. Akhi, M.Z.; Haque, M.M.; Biswas, M.S.; Akhi, M.Z.; Haque, M.M.; Biswas, M.S. Role of Secondary Metabolites to Attenuate Stress Damages in Plants. In *Antioxidants – Benefits, Sources, Mechanisms of Action*; IntechOpen, 2021, ISBN 978-1-83968-865-2.
3. Futuyma, D.J.; Agrawal, A.A. Macroevolution and the Biological Diversity of Plants and Herbivores. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2009, 106, 18054–18061, doi:10.1073/pnas.0904106106
4. Li, D.; Baldwin, I.T.; Gaquerel, E. Navigating Natural Variation in Herbivory-Induced Secondary Metabolism in Coyote Tobacco Populations Using MS/MS Structural Analysis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2015, 112, E4147–E4155, doi:10.1073/pnas.1503106112
5. Fernie, A.R.; Trethewey, R.N.; Krotzky, A.J.; Willmitzer, L. Metabolite Profiling: From Diagnostics to Systems Biology. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 2004, 5, 763–769, doi:10.1038/nrm1451
6. Obata, T.; Fernie, A.R. The Use of Metabolomics to Dissect Plant Responses to Abiotic Stresses. *Cell. Mol. Life Sci.* 2012, 69, 3225–3243, doi:10.1007/s00018-012-1091-5
7. Harb, A.; Krishnan, A.; Ambavaram, M.M.R.; Pereira, A. Molecular and Physiological Analysis of Drought Stress in *Arabidopsis* Reveals Early Responses Leading to Acclimation in Plant Growth. *Plant Physiol.* 2010, 154, 1254–1271, doi:10.1104/pp.110.161752
8. Barton, K.E.; Boege, K. Future Directions in the Ontogeny of Plant Defence: Understanding the Evolutionary Causes and Consequences. *Ecol. Lett.* 2017, 20, 403–411, doi:10.1111/ele.12744
9. Klancnik, Anja & Kunčič, Ajda & Smole Možina, Sonja & Bucar, Franz. (2024). The antibacterial potential and effects of *Rhodiola* sp. on gut microbiota. *Phytochemistry Reviews*. 1-20. 10.1007/s11101-024-09965-5
10. Chaldanbayeva, A.K. Biological, Pharmacognostic, and Pharmacological Properties of *Rhodiola Linearifolia* in Kyrgyzstan.; Saint Petersburg: Saint Petersburg, Russia, June 27 2006; pp. 364–370.
11. Terletskaya, N.V.; Erbay, M.; Mamirova, A.; Ashimuly, K.; Korbozova, N.K.; Zorbekova, A.N.; Kudrina, N.O.; Hoffmann, M.H. Altitude-Dependent Morphophysiological, Anatomical, and Metabolomic Adaptations in *Rhodiola Linearifolia* Boriss. *Plants* 2024, 13, 2698, doi:10.3390/plants13192698

12. Отрадных И.Г., Съедина И.А., Рамазанова М.С. Эколого-ценотическая характеристика растительных сообществ с участием *Rhodiola linearifolia* Boriss. (Crassulaceae) в горах Северного Тянь-Шаня // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2024. – Т. 23, № 1 DOI: 10.14258/pbssm.2024038. – С. 206–210.
13. Li, Y.; Kong, D.; Fu, Y.; Sussman, M.R.; Wu, H. The Effect of Developmental and Environmental Factors on Secondary Metabolites in Medicinal Plants. *Plant Physiol. Biochem.* 2020, 148, 80–89.
14. Terletskaya, N.V.; Korbozova, N.K.; Kudrina, N.O.; Kobylina, T.N.; Kurmanbayeva, M.S.; Meduntseva, N.D.; Tolstikova, T.G. The Influence of Abiotic Stress Factors on the Morphophysiological and Phytochemical Aspects of the Acclimation of the Plant *Rhodiola semenowii* Boriss. *Plants* 2021, 10, 1196.
15. Terletskaya, N.V.; Seitimova, G.A.; Kudrina, N.O.; Meduntseva, N.D.; Ashimuly, K. The Reactions of Photosynthetic Capacity and Plant Metabolites of *Sedum hybridum* L. in Response to Mild and Moderate Abiotic Stresses. *Plants* 2022, 11, 828.
16. Terletskaya, N.V.; Shadenova, E.A.; Litvinenko, Y.A.; Ashimuly, K.; Erbay, M.; Mamirova, A.; Nazarova, I.; Meduntseva, N.D.; Kudrina, N.O.; Korbozova, N.K.; et al. Influence of Cold Stress on Physiological and Phytochemical Characteristics and Secondary Metabolite Accumulation in Microclones of *Juglans regia* L. *Int. J. Mol. Sci.* 2024, 25, 4991 p.
17. Природа Заилийского Алатау / М. Ж. Жандаев ... – Алма-Ата: Казахстан, 1978. – 158, с.
18. Pan, L.; Yang, N.; Sui, Y.; Li, Y.; Zhao, W.; Zhang, L.; Mu, L.; Tang, Z. Altitudinal Variation on Metabolites, Elements, and Antioxidant Activities of Medicinal Plant *Asarum*. *Metabolites* 2023, 13, 1193.
19. Terletskaya, N.V.; Korbozova, N.K.; Grazhdannikov, A.E.; Seitimova, G.A.; Meduntseva, N.D.; Kudrina, N.O. Accumulation of Secondary Metabolites of *Rhodiola semenovii* Boriss. In Situ in the Dynamics of Growth and Development. *Metabolites* 2022, 12, 622 p.
20. Rodríguez-Hernández, D. Secondary Metabolites as a Survival Strategy in Plants of High Mountain Habitats. *Boletín Latinoam. Y Del Caribe Plantas Med. Y Aromática* 2019, 18, 444–458.
21. Körner, C. Alpine Treelines. In *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain E.*
22. He, M.; He, C.-Q.; Ding, N.-Z. Abiotic Stresses: General Defenses of Land Plants and Chances for Engineering Multistress Tolerance. *Front. Plant Sci.* 2018, 9, 1771.
23. Boncan, D.A.T.; Tsang, S.S.K.; Li, C.; Lee, I.H.T.; Lam, H.-M.; Chan, T.-F.; Hui, J.H.L. Terpenes and Terpenoids in Plants: Interactions with Environment and Insects. *Int. J. Mol. Sci.* 2020, 21, 7382.
24. Yuldasheva, N.K.; Gusakova, S.D.; Nurullaeva, D.K.; Farmanova, N.T.; Zakirova, R.P.; Kurbanova, E.R. Neutral Lipids of Oats Fruit (*Avena sativa* L.). *Drug Dev. Regist.* 2020, 9, 40–43.
25. Lee, J.; Moraes-Vieira, P.M.; Castoldi, A.; Aryal, P.; Yee, E.U.; Vickers, C.; Parnas, O.; Donaldson, C.J.; Saghatelian, A.; Kahn, B.B. Branched Fatty Acid Esters of Hydroxy Fatty Acids (FAHFAs) Protect against Colitis by Regulating Gut Innate and Adaptive ImmuneResponses. *J. Biol. Chem.* 2016, 291, 22207–22217.
26. Martinière, A.; Gayral, P.; Hawes, C.; Runions, J. Building Bridges: Formin1 of *Arabidopsis* Forms a Connection between the Cell Wall and the Actin Cytoskeleton. *Plant J.* 2011, 66, 354–365.
27. Sui, N.; Han, G. Salt-Induced Photoinhibition of PSII Is Alleviated in Halophyte *Thellungiella halophila* by Increases of Unsaturated Fatty Acids in Membrane Lipids. *Acta Physiol. Plant* 2014, 36, 983–992.
28. Liu, S.; Wang, W.; Li, M.; Wan, S.; Sui, N. Antioxidants and Unsaturated Fatty Acids Are Involved in Salt Tolerance in Peanut. *Acta Physiol. Plant* 2017, 39, 207.
29. Chang, T.-G.; Zhu, X.-G. Source–Sink Interaction: A Century Old Concept under the Light of Modern Molecular Systems Biology. *J. Exp. Bot.* 2017, 68, 4417–4431, doi:10.1093/jxb/erx002
30. Ho, L.C. Metabolism and Compartmentation of Imported Sugars in Sink Organs in Relation to Sink Strength. *Annu. Rev. Plant Biol.* 1988, 39, 355–378, doi:10.1146/annurev.pp.39.060188.002035
31. Yang, J.; Zhang, J.; Huang, Z.; Wang, Z.; Zhu, Q.; Liu, L. Correlation of Cytokinin Levels in the Endosperms and Roots with Cell Number and Cell Division Activity during Endosperm Development in Rice. *Ann. Bot.* 2002, 90, 369–377, doi:10.1093/aob/mcf198
32. Polturak, G.; Heinig, U.; Grossman, N.; Battat, M.; Leshkowitz, D.; Malitsky, S.; Rogachev, I.; Aharoni, A. Transcriptome and Metabolic Profiling Provides Insights into Betalain Biosynthesis and Evolution in *Mirabilis jalapa*. *Mol. Plant* 2018, 11, 189–204.
33. Cara,C.; Gauvin-Lepage, J.; Lefebvre, H.; Létourneau, D.; Alderson, M.; Larue, C.; Beauchamp, J.; Gagnon, L.; Casimir, M.; Girard, F.; et al. Le Modèle humaniste des soins infirmiers-UdeM: Perspective novatrice et pragmatique. *Rech. En Soins Infirm.* 2016, 125, 20–31.
34. Farmer, E.E. Surface-to-Air Signals. *Nature* 2001, 411, 854–856.
35. Rohmer, M.; Seemann, M.; Horbach, S.; Bringer-Meyer, S.; Sahm, H. Glyceraldehyde 3-Phosphate and Pyruvate as Precursors of Isoprenic Units in an Alternative Non-Mevalonate Pathway for Terpenoid Biosynthesis. *J. Am. Chem. Soc.* 1996, 118, 2564–2566, doi:10.1021/ja9538344
36. Borghi, M.; Fernie, A.R. Outstanding Questions in Flower Metabolism. *Plant J.* 2020, 103, 1275–1288, doi:10.1111/tpj.14814
37. Borghi, M.; Perez de Souza, L.; Yoshida, T.; Fernie, A.R. Flowers and Climate Change: A Metabolic Perspective. *New Phytol.* 2019, 224, 1425–1441, doi:10.1111/nph.16031
38. Sharkey, T.D.; Yeh, S. Isoprene Emission from Plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2001, 52, 407–436.
39. Sibbesen, O.; Koch, B.M.; Rouze, P.; Moller, B.L.; Halkier, B.A. Biosynthesis of Cyanogenic Glucosides. In *Elucidation of the Pathway and Characterization of the Cytochromes P-450 Involved in Amino Acids and Their Derivatives in Higher Plants*; Wallsgrove, R.M., Ed.; University Press: Cambridge, UK, 1995; pp. 227–241, ISBN 0309-6831

40. Camas, N.; Radusiene, J.; Ivanauskas, L.; Jakstas, V.; Cirak, C. Altitudinal Changes in the Content of Bioactive Substances in Hypericum Orientale and Hypericum Pallens. *Acta Physiol. Plant.* 2014, 36, 675–686, doi:10.1007/s11738-013-1446-z
41. Padilla-González, G.F.; Diazgranados, M.; Da Costa, F.B. Biogeography Shaped the Metabolome of the Genus Espeletia: A Phytochemical Perspective on an Andean Adaptive Radiation. *Sci. Rep.* 2017, 7, 8835, doi:10.1038/s41598-017-09431-7
42. Nasri, Z.; Ahmadi, M.; Striesow, J.; Ravandeh, M.; von Woedtke, T.; Wende, K. Insight into the Impact of Oxidative Stress on the Barrier Properties of Lipid Bilayer Models. *Int. J. Mol. Sci.* 2022, 23, 5932, doi:10.3390/ijms23115932
43. Hashim, A.M.; Alharbi, B.M.; Abdulmajeed, A.M.; Elkelish, A.; Hozzein, W.N.; Hassan, H.M. Oxidative Stress Responses of Some Endemic Plants to High Altitudes by Intensifying Antioxidants and Secondary Metabolites Content. *Plants* 2020, 9, 869, doi:10.3390/plants9070869

## References

1. Caretto, S., Linsalata, V., Colella, G., Mita, G., & Lattanzio, V. (2015). Carbon Fluxes between Primary Metabolism and Phenolic Pathway in Plant Tissues under Stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 16(11), 26378–26394. <https://doi.org/10.3390/ijms161125967>
2. Akhi, M. Z., Haque, M. M., & Biswas, M. S. (2021). Role of secondary metabolites to attenuate stress damages in plants. In *IntechOpen eBooks*. <https://doi.org/10.5772/intechopen.95495>. ISBN 978-1-83968-865-2.
3. Futuyma, D. J., & Agrawal, A. A. (2009). Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(43), 18054–18061. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904106106>
4. Li, D., Baldwin, I. T., & Gaquerel, E. (2015). Navigating natural variation in herbivory-induced secondary metabolism in coyote tobacco populations using MS/MS structural analysis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(30). <https://doi.org/10.1073/pnas.1503106112>
5. Fernie, A. R., Trethewey, R. N., Krotzky, A. J., & Willmitzer, L. (2004). Metabolite profiling: from diagnostics to systems biology. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 5(9), 763–769. <https://doi.org/10.1038/nrm1451>
6. Obata, T., & Fernie, A. R. (2012). The use of metabolomics to dissect plant responses to abiotic stresses. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 69(19), 3225–3243. <https://doi.org/10.1007/s00018-012-1091-5>
7. Harb, A., Krishnan, A., Ambavaram, M. M., & Pereira, A. (2010). Molecular and physiological analysis of drought stress in *Arabidopsis* reveals early responses leading to acclimation in plant growth. *PLANT PHYSIOLOGY*, 154(3), 1254–1271. <https://doi.org/10.1104/pp.110.161752>
8. Barton, K. E., & Boege, K. (2017). Future directions in the ontogeny of plant defence: understanding the evolutionary causes and consequences. *Ecology Letters*, 20(4), 403–411. <https://doi.org/10.1111/ele.12744>
9. Klančnik, A., Kuncič, A., Možina, S. S., & Bucar, F. (2024). The antibacterial potential and effects of *Rhodiola* sp. on gut microbiota. *Phytochemistry Reviews*. <https://doi.org/10.1007/s11101-024-09965-5>
10. Chaldanbaeva, A. K. (2006). Biological-Pharmacognostic and Pharmacological Properties of *Rhodiola linearifolia* of Kyrgyzstan. In *Proceedings of the 10th International Congress of Phytopharm.*
11. Terletskaya, N. V., Erbay, M., Mamirova, A., Ashimuly, K., Korbozova, N. K., Zorbekova, A. N., Kudrina, N. O., & Hoffmann, M. H. (2024). Altitude-Dependent Morphophysiological, Anatomical, and Metabolomic Adaptations in *Rhodiola linearifolia* Boriss. *Plants*, 13(19), 2698. <https://doi.org/10.3390/plants13192698>
12. Otradnykh I.G., Sedina I.A., Ramazanova M.S. (2024). Ekologo-cenoticheskaya harakteristika rastitelny soobshhestv s uchastiem *Rhodiola linearifolia* Boriss. (Crassulaceae) v gorah Severnogo Tyan-Shana [Ecological and cenotic characteristics of plant communities with the participation of *Rhodiola linearifolia* Boriss. (Crassulaceae) in the Northern Tien Shan mountains]. *Problemy botanicy Yuznoi Sibiri i Mongolii*. 1(23), 206–210. (In Russian)
13. Li, Y., Kong, D., Fu, Y., Sussman, M. R., & Wu, H. (2020). The effect of developmental and environmental factors on secondary metabolites in medicinal plants. *Plant physiology and biochemistry*, 148, 80-89.
14. Terletskaya, N. V., Korbozova, N. K., Kudrina, N. O., Kobylina, T. N., Kurmanbayeva, M. S., Meduntseva, N. D., & Tolstikova, T. G. (2021). The influence of abiotic stress factors on the morphophysiological and phytochemical aspects of the acclimation of the plant *Rhodiola semenovii* Boriss. *Plants*, 10(6), 1196.
15. Terletskaya, N. V., Seitimova, G. A., Kudrina, N. O., Meduntseva, N. D., & Ashimuly, K. (2022). The reactions of photosynthetic capacity and plant metabolites of *sedum hybridum* l. In response to mild and moderate abiotic stresses. *Plants*, 11(6), 828.
16. Terletskaya, N. V., Shadenova, E. A., Litvinenko, Y. A., Ashimuly, K., Erbay, M., Mamirova, A., ... & Djangalina, E. D. (2024). Influence of cold stress on physiological and phytochemical characteristics and secondary metabolite accumulation in microclones of *Juglans regia* L. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(9), 4991.
17. Jandaev M. J. (1978). Priroda Zaiiliskogo Alatau [Nature of the Trans-Ili Alatau]. *Alma-Ata: Kazakhstan*. 158.
18. Pan, L., Yang, N., Sui, Y., Li, Y., Zhao, W., Zhang, L., ... & Tang, Z. (2023). Altitudinal variation on metabolites, elements, and antioxidant activities of medicinal plant *asarum*. *Metabolites*, 13(12), 1193.
19. Terletskaya, N. V., Korbozova, N. K., Grazhdannikov, A. E., Seitimova, G. A., Meduntseva, N. D., & Kudrina, N. O. (2022). Accumulation of secondary metabolites of *rhodiola semenovii* boriss. In situ in the dynamics of growth and development. *Metabolites*, 12(7), 622.
20. Rodríguez-Hernández, D. (2019). Secondary metabolites as a survival strategy in plants of high mountain habitats. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromaticas*, 18(5).

21. Körner, C. (2021). Alpine treelines. In *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems* (pp. 141-173). Cham: Springer International Publishing.
22. He, M., He, C. Q., & Ding, N. Z. (2018). Abiotic stresses: general defenses of land plants and chances for engineering multistress tolerance. *Frontiers in plant science*, 9, 1771.
23. Boncan, D. A. T., Tsang, S. S., Li, C., Lee, I. H., Lam, H. M., Chan, T. F., & Hui, J. H. (2020). Terpenes and terpenoids in plants: Interactions with environment and insects. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(19), 7382.
24. Yuldasheva, N. K., Gusakova, S. D., Nurullaeva, D. K., Farmanova, N. T., Zakirova, R. P., & Kurbanova, E. R. (2020). Neutral lipids of oats fruit (*Avena Sativa L.*). *Drug development & registration*, 9(4), 40-43.
25. Lee, J., Moraes-Vieira, P. M., Castoldi, A., Aryal, P., Yee, E. U., Vickers, C., ... & Kahn, B. B. (2016). Branched fatty acid esters of hydroxy fatty acids (FAHFAs) protect against colitis by regulating gut innate and adaptive immune responses. *Journal of biological chemistry*, 291(42), 22207-22217.
26. Martiniere, A., Gayral, P., Hawes, C., & Runions, J. (2011). Building bridges: formin1 of *Arabidopsis* forms a connection between the cell wall and the actin cytoskeleton. *The Plant Journal*, 66(2), 354-365.
27. Sui, N., & Han, G. (2014). Salt-induced photoinhibition of PSII is alleviated in halophyte *Thellungiella halophila* by increases of unsaturated fatty acids in membrane lipids. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36(4), 983-992.
28. Liu, S., Wang, W., Li, M., Wan, S., & Sui, N. (2017). Antioxidants and unsaturated fatty acids are involved in salt tolerance in peanut. *Acta Physiologiae Plantarum*, 39(9), 207.
29. Chang, T. G., & Zhu, X. G. (2017). Source–sink interaction: a century old concept under the light of modern molecular systems biology. *Journal of Experimental Botany*, 68(16), 4417-4431.
30. Ho, L. C. (1988). Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 39(1), 355-378. doi:10.1146/annurev.pp.39.060188.002035
31. Yang, J., Zhang, J., Huang, Z., Wang, Z., Zhu, Q., & Liu, L. (2002). Correlation of cytokinin levels in the endosperms and roots with cell number and cell division activity during endosperm development in rice. *Annals of Botany*, 90(3), 369-377. doi:10.1093/aob/mcf198
32. Polturak, G., Heinig, U., Grossman, N., Battat, M., Leshkowitz, D., Malitsky, S., ... & Aharoni, A. (2018). Transcriptome and metabolic profiling provides insights into betalain biosynthesis and evolution in *Mirabilis jalapa*. *Molecular Plant*, 11(1), 189-204.
33. Cara, C., Gauvin-Lepage, J., Lefebvre, H., Létourneau, D., Alderson, M., Larue, C., ... & Mathieu, C. (2016). Le Modèle humaniste des soins infirmiers-UdeM: perspective novatrice et pragmatique. *Recherche en soins infirmiers*, 125(2), 20-31.
34. Farmer, E. E. (2001). Surface-to-air signals. *Nature*, 411(6839), 854-856.
35. Rohmer, M., Seemann, M., Horbach, S., Bringer-Meyer, S., & Sahm, H. (1996). Glyceraldehyde 3-phosphate and pyruvate as precursors of isoprenic units in an alternative non-mevalonate pathway for terpenoid biosynthesis. *Journal of the American Chemical Society*, 118(11), 2564-2566. doi:10.1021/ja9538344
36. Borghi, M., & Fernie, A. R. (2020). Outstanding questions in flower metabolism. *The Plant Journal*, 103(4), 1275-1288. doi:10.1111/tpj.14814
37. Borghi, M., Perez de Souza, L., Yoshida, T., & Fernie, A. R. (2019). Flowers and climate change: a metabolic perspective. *New Phytologist*, 224(4), 1425-1441. doi:10.1111/nph.16031
38. Sharkey, T. D., & Yeh, S. (2001). Isoprene emission from plants. *Annual review of plant biology*, 52(1), 407-436.
39. Sibbesen, O., Koch, B. M., Rouze, P. I. E. R. E., Møller, B. L., Halkier, B. A., & Wallsgrove, R. M. (1995). Biosynthesis of cyanogenic glucosides. Elucidation of the pathway and characterization of the cytochromes P-450 involved. In SEMINAR SERIES-SOCIETY FOR EXPERIMENTAL BIOLOGY (Vol. 56, pp. 227-227). Cambridge University Press. ISBN 0309-6831
40. Camas, N., Radusiene, J., Ivanauskas, L., Jakstas, V., & Cirak, C. (2014). Altitudinal changes in the content of bioactive substances in *Hypericum orientale* and *Hypericum pallens*. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36(3), 675-686. doi:10.1007/s11738-013-1446-z
41. Padilla-González, G. F., Diazgranados, M., & Da Costa, F. B. (2017). Biogeography shaped the metabolome of the genus Espeletia: A phytochemical perspective on an Andean adaptive radiation. *Scientific reports*, 7(1), 8835. doi:10.1038/s41598-017-09431-7
42. Nasri, Z., Ahmadi, M., Striesow, J., Ravandeh, M., von Woedtke, T., & Wende, K. (2022). Insight into the impact of oxidative stress on the barrier properties of lipid bilayer models. *International journal of molecular sciences*, 23(11), 5932. doi:10.3390/ijms23115932
43. Hashim, A. M., Alharbi, B. M., Abdulmajeed, A. M., Elkelish, A., Hozzein, W. N., & Hassan, H. M. (2020). Oxidative stress responses of some endemic plants to high altitudes by intensifying antioxidants and secondary metabolites content. *Plants*, 9(7), 869. doi:10.3390/plants9070869

**Авторлар туралы мағімет:**

Ербай Малика – Әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университетінің биология және биотехнология факультетінің PhD докторанты, Қазақстан Республикасы Денсаулық сақтау министрлігінің Генетика және физиология институтының күші гылыми қызметкери (Алматы, Қазақстан, электрондық пошта: malika.isa99@mail.ru)

Ирина Геннадьевна Отрадных – Ботаника және фитоинтродукция институтының ага гылыми қызметкери (Алматы, Қазақстан, электрондық пошта: phyto\_bot15@mail.ru)

Ирина Анатольевна Седина – Ботаника және фитоинтродукция институтының ага гылыми қызметкери (Алматы, Қазақстан, электрондық пошта: iren\_2311@mail.ru)

*Назым Курманбайқызы Корбозова – PhD докторы, ага гылыми қызметкер, Қазақстан Республикасы Денсаулық сақтау министрлігінің Генетика және физиология институты (Алматы, Қазақстан, электрондық пошта: naz-ik@mail.ru)*

*Наталья Олеговна Кудрина – PhD докторы, доцент. ҚР Денсаулық сақтау және жогары білім министрлігінің Генетика және физиология институтының профессоры, жетекші гылыми қызметкері (Алматы, Қазақстан, электрондық пошта: kudrina\_nat@mail.ru)*

*Нина Владимировна Терлецкая – PhD, профессор, ҚР Денсаулық сақтау және жогары білім министрлігінің Генетика және физиология институтының Экологиялық өсімдіктер физиологиясы зертханасының меңгерушісі (Алматы, Қазақстан, электрондық пошта: teni02@mail.ru)*

**Сведения об авторах:**

*Ербай Малика – PhD докторант факультета биологии и биотехнологии Казахского национального университета имени аль-Фараби, младший научный сотрудник РГП на ПХВ «Институт генетики и физиологии» МНВО РК (Алматы, Казахстан, e-mail: malika.isa99@mail.ru);*

*Отрадных Ирина Геннадьевна – старший научный сотрудник, Институт ботаники и фитоинтродукции (Алматы, Казахстан, e-mail: phyto\_bot15@mail.ru);*

*Съедина Ирина Анатольевна – старший научный сотрудник, Институт ботаники и фитоинтродукции (Алматы, Казахстан, e-mail: iren\_2311@mail.ru);*

*Корбозова Назым Курманбаевна – PhD, старший научный сотрудник РГП на ПХВ «Институт генетики и физиологии» МНВО РК (Алматы, Казахстан, e-mail: naz-ik@mail.ru);*

*Кудрина Наталья Олеговна – к. б. н., ассоциированный профессор, ведущий научный сотрудник РГП на ПХВ «Институт генетики и физиологии» МНВО РК (Алматы, Казахстан, e-mail: kudrina\_nat@mail.ru);*

*Терлецкая Нина Владимировна – к. б. н., профессор, заведующая лабораторией экологической физиологии растений РГП на ПХВ «Институт генетики и физиологии» МНВО РК (Алматы, Казахстан, e-mail: teni02@mail.ru).*

**Information about authors:**

*Yerbay Malika – PhD doctoral student at the Faculty of Biology and Biotechnology of Al-Farabi Kazakh National University, junior researcher RSE REM Institute of Genetics and Physiology SCMES RK (Almaty, Kazakhstan, email: malika.isa99@mail.ru)*

*Otradnykh Irina Gennadievna – Senior Researcher. Institute of Botany and Phytointroduction (Almaty, Kazakhstan, email: phyto\_bot15@mail.ru)*

*Sedina Irina Anatolyevna – Senior Researcher. Institute of Botany and Phytointroduction (Almaty, Kazakhstan, e-mail: iren\_2311@mail.ru)*

*Korbozova Nazym Kurmanbaevna – PhD, senior researcher RSE REM Institute of Genetics and Physiology SCMES RK (Almaty, Kazakhstan, e-mail: naz-ik@mail.ru)*

*Kudrina Natalya Olegovna – c.b.s., associate professor, leading researcher RSE REM Institute of Genetics and Physiology SCMES RK (Almaty, Kazakhstan, e-mail: kudrina\_nat@mail.ru)*

*Terletskaya Nina Vladimirovna – c.b.s., professor, Head of the Laboratory of Environmental Plant Physiology RSE REM Institute of Genetics and Physiology SCMES RK (Almaty, Kazakhstan, e-mail: teni02@mail.ru)*

*Поступила: 18 февраля 2025 года  
Принята: 15 сентября 2025 года*