

DOI: 10.7868/S3034574X26010049
УДК 581.1:577.13

Оригинальная статья

АКТИВАЦИЯ БИОСИНТЕЗА ДИЭТИЛГЕКСИЛФТАЛАТА В ПШЕНИЦЕ ПРИ ПРОРАСТАНИИ, ВОЗМОЖНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ

А.Г. Еникеев*, В.А. Кустов, А.В. Пермяков, А.А. Семёнов

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН (СИФИБР СО РАН), Иркутск, Российская Федерация*

*E-mail: and56irk@mail.ru

Аннотация. Выяснение механизмов защиты растений от фитопатогенов — интенсивно развивающееся направление исследований. Важным звеном системы фитоиммунитета являются соединения вторичного метаболизма. Сложные эфиры орто-фталевой кислоты (фталаты) — новая группа вторичных метаболитов растений. Долгое время эти соединения рассматривались в научной литературе, в первую очередь экологической, только как промышленные поллютанты. В настоящее время природное происхождение фталатов подтверждено большим числом различных исследований. Физиологические функции этих соединений неизвестны. Существуют лишь отдельные предположения о возможной физиологической роли фталатов в метаболизме растений, неподкрепленные экспериментальными данными. Предположения о возможных физиологических функциях фталатов в растениях строятся на основе анализа их биологической активности. Многократно описаны, в частности, противовирусное, антибактериальное и фунгицидное действие этих соединений. Результаты указанных исследований дают основание рассматривать в качестве одной из функций фталатов в растениях защиту от патогенных организмов. В процессе прорастания семян растения вступают в контакт с почвенными микроорганизмами. Устойчивость к фитопатогенам определяется физиологическим состоянием органов и тканей при переходе от состояния покоя к росту. Цель данной работы — анализ содержания сложных эфиров орто-фталевой кислоты в пшенице при прорастании семян как возможного компонента системы врожденного фитоиммунитета.¹

Ключевые слова: диэтилгексилфталат, прорастание семян, защита от фитопатогенов, *Triticum aestivum* L.

Финансирование. Работа выполнена в рамках базового бюджетного финансирования, проект: «Роль эндо- и ризосферной микробиоты в регуляции адаптивного потенциала растений» (№ проекта в гос. задании — 0277-2025-0002).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи.

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Благодарности. Авторы выражают благодарность А.В. Поморцеву за предоставленные семена пшеницы, А.Г. Горшкову — за помощь и консультации при ВЭЖХ анализе.

Работа выполнена на оборудовании ЦКП «Биоаналитика» Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (г. Иркутск).

Ссылка для цитирования: Еникеев А.Г., Кустов В.А., Пермяков А.В., Семёнов А.А. Активация биосинтеза диэтилгексилфталата в пшенице при прорастании, возможные физиологические функции. *Прикладная биохимия и микробиология / Applied biochemistry and microbiology*. 2026. Т. 62. № 1. С. 54–61. <https://doi.org/10.7868/S3034574X26010049>

© А. Г. Еникеев, В. А. Кустов, А. В. Пермяков, А. А. Семёнов, 2026

¹ Сокращения: ДБФ — дибутилфталат; ДЭГФ — диэтилгексилфталат; ДНФ — динонилфталат

ACTIVATION OF BIOSYNTHESIS OF DIETHYLHEXYL PHTHALATE IN WHEAT DURING GERMINATION. POSSIBLE PHYSIOLOGICAL FUNCTIONS

A.G. Enikeev*, V.A. Kustov, A.V. Permyakov, A.A. Semenov

*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch, Russian Academy of Science,
Irkutsk, Russian Federation*

*E-mail: and56irk@mail.ru

Abstract. Elucidation of plant protection mechanisms against phytopathogens is an intensively developing research area. Compounds of secondary metabolism are an important part of the phytoimmunity system. *Ortho*-phthalic acid esters (phthalates) are a new group of secondary plant metabolites. For a long time, these compounds were considered in the scientific literature, primarily environmental, only as industrial pollutants. Currently, the natural origin of phthalates has been confirmed by a large number of different studies. The physiological functions of these compounds are unknown. There are only isolated assumptions about the possible physiological role of phthalates in plant metabolism, unsupported by experimental data. Assumptions about the possible physiological functions of phthalates in plants are based on an analysis of their biological activity. The antiviral, antibacterial, and fungicidal effects of these compounds have been described many times. The results of these studies give grounds to consider protection from pathogenic organisms as one of the functions of phthalates in plants. During seed germination, plants come into contact with soil microorganisms. Resistance to phytopathogens is determined by the physiological state of organs and tissues during the transition from rest to growth. The purpose of this work is to analyze the content of orthophthalic acid esters in wheat during seed germination as a possible component of the innate phytoimmunity system.

Keywords: diethylhexyl phthalate, seed germination, protection against phytopathogens, *Triticum aestivum* L.

Funding. This work was completed within the framework of basic budget funding for the project: "The Role of Endo- and Rhizosphere Microbiota in Regulating Plant Adaptive Potential" (project number in the state assignment: 0277-2025-0002)

Conflict of interests. The authors declare no conflict of interest.

Authors contribution. All authors made a significant contribution to the development of the concept, conduct of the study, and preparation of the article.

Ethics declarations. This work does not contain any human or animal studies.

Acknowledgements. The authors express their gratitude to A.V. Pomortsev for providing the wheat seeds and to A.G. Gorshkov for assistance and consultation with the HPLC analysis. This work was performed using equipment at the Bioanalytics Collective Use Center of the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Irkutsk).

For Citation: Enikeev A.G., Kustov V.A., Permyakov A.V., Semenov A.A. Activation of biosynthesis of diethylhexyl phthalate in wheat during germination. Possible physiological functions. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya / Applied biochemistry and microbiology*. 2026;62(1):54–61. (In Russ.)
<https://doi.org/10.7868/S3034574X26010049>

ВВЕДЕНИЕ

Защита растений от воздействия патогенов осуществляется с помощью механизмов многоуровневой системы врожденного (неспецифического) и специфического иммунитета [1–3]. У растений нет аналогичных организмам животных специализированных клеток иммунной системы, отражающих атаки патогенных организмов. В значительной степени это компенсируется наличием широкого спектра защитных соединений различной природы, постоянно присутствующих в клетках или синтезируемых в ответ на атаку патогена [4, 5]. К числу таких веществ относятся соединения вторичного (специализированного) метаболизма. Вторичные метаболиты — низкомолекулярные соединения, обеспечивающие взаимодействие растений с окружающей средой. Для этих веществ характерно наличие различных типов биологической активности [6, 7]. Точное число соединений, синтезируемых при вторичном метаболизме растений, неизвестно. В литературе приводятся числа от ста до двухсот тысяч веществ, и их число постоянно растет [8, 9].

Вторичные метаболиты принадлежат к разным классам химических соединений, одним из которых являются фенольные соединения [10]. Сложные эфиры *орто*-фталевой кислоты (фталаты) долгое время рассматривались в экологической литературе исключительно как промышленные поллютанты [11]. В настоящее время биогенное происхождение этих соединений доказано результатами многочисленных исследований [12–15]. Биосинтез сложных эфиров *орто*-фталевой кислоты в растениях подтвержден различными вариантами изотопных методов [16–18]. Фталаты обнаружены в культурах клеток растений, в асептических культурах зеленых водорослей и цианобактерий [17, 19]. Физиологические функции фталатов в растениях неизвестны. Существуют лишь отдельные предположения о возможной роли этих соединений в метаболизме растений, неподкрепленные экспериментальными данными [20]. Фталаты обладают широким спектром биологической активности. Многократно описано, в частности, противовирусное, антибактериальное и фунгицидное действие [21–25]. Эти результаты дают основание рассматривать в качестве одной из функций фталатов в растениях защиту от патогенных организмов. Расшифровка механизмов фитоиммунитета имеет большое теоретическое и практическое значение, является необходимым условием разработки новых и совершенствования имеющихся методов защиты сельскохозяйственных культур [13, 26].

Цель работы — анализ содержания сложных эфиров *орто*-фталевой кислоты в пшенице при прорастании семян как возможного компонента системы врожденного фитоиммунитета.

МЕТОДИКА

Растительный материал. Объект исследований — яровая пшеница *Triticum aestivum* L., сорт Ирень (СИФИБР СО РАН, Россия) в различные фазы роста. Семена проращивали в стеклянных колбах в стерильных условиях (стерилизация 3%-ной перекисью водорода) на дистиллированной воде в темноте, при 26 °С до 4 сут, после чего колбы с проростками переносили в световую камеру до 9 сут.

Для анализа содержания фталатов на последующих этапах роста растения выращивали в почве в контролируемых условиях климатической камеры CLF PlantMaster (CLF Plant Climatic, Германия), установленной на фитотроне Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (Иркутск, Россия). Почвенная смесь для выращивания растений состояла из перегноя, песка и торфа в отношении 1:1:1. В камере поддерживали 16-часовой фотопериод с интенсивностью света 300 мкмоль м⁻²с⁻¹, дневной/ночной температурой 23/16 °С и относительной влажностью 60 %. Растения росли в сосудах (диаметром 19 см, высотой 24 см, с 4 кг почвы) в состоянии оптимального влагообеспечения, которое составляло 60 % от полной влагоемкости почвы. Фазы прорастания семян определяли по Строна [27], фазы роста пшеницы определяли по шкале ВВСН [28].

Определение содержания *орто*-фталатов. В указанное в схеме опыта время проростки (семена) пшеницы замораживали, а затем высушивали лиофильно. Полученный материал измельчали и трижды экстрагировали легкой фракцией петролейного эфира. Для удаления веществ, мешающих анализу, объединенные экстракты в течение 3 ч обрабатывали окислителем (см. ниже), равным по массе анализируемому образцу на магнитной мешалке. Объединенный фильтрат упаривали досуха на роторном испарителе и растворяли в точно измеренном растворе динонилфталата в ацетонитриле (внутренний стандарт). Анализ образцов проводили методом ВЭЖХ на хроматографе “Shimadzu” LC 10AT (Япония), колонка 2x75, сорбент Nucleosil 100-5 C18 (Macherey-Nagel, Германия). Элюент 100%-ный ацетонитрил «Криохром» (Россия). Стандарты фталатов для хроматографии приобретены в «Хром Лаб», (Россия).

Дибутилфталат (ДБФ) и диэтилгексилфталат (ДЭГФ) определяли по методу внутреннего стандарта, в качестве которого использовали динонилфталат [29]. Определение площади пиков происходило автоматически (рис.1).

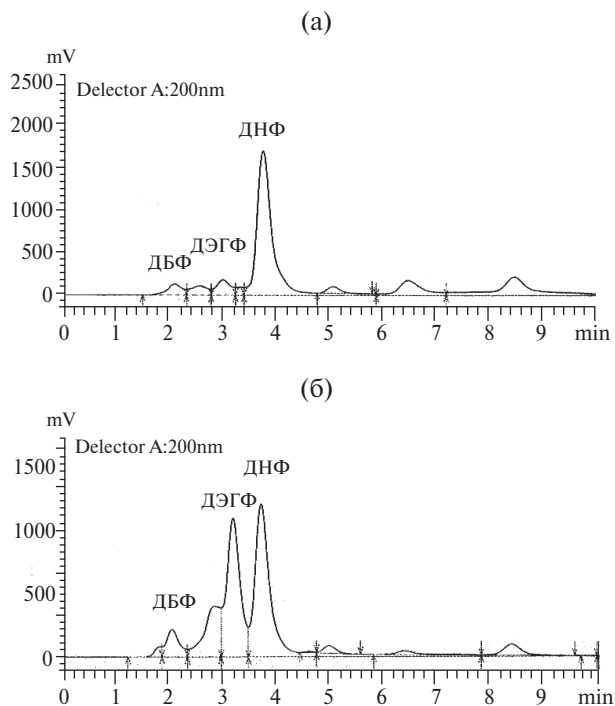


Рис. 1. Хроматограммы фталатов из пшеницы: а — исходные семена, б — пятисуточные проростки ДБФ — дибутилфталат, ДЭГФ — диэтилгексилфталат, ДНФ — динонилфталат

Fig. 1. Chromatograms of phthalates from wheat: a — initial seeds, b — five-day-old seedlings DBP — dibutyl phthalate, DEHP — diethylhexyl phthalate, DNP — dinonyl phthalate

Окислитель. 10 г окиси алюминия для хроматографии вносили в 100 мл 1%-ного раствора перманганата калия в ацетоне и перемешивали на магнитной мешалке при комнатной температуре до полного исчезновения окраски. Затем отфильтровали и промывали ацетоном.

Статистическая обработка. Эксперименты проводили трижды, с тремя аналитическими повторностями в каждом варианте опыта. Различия исследуемых параметров анализировали с помощью критерия Краскела — Уоллиса. Данные представлены в виде $M \pm \delta$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Во всех исследованных образцах растений пшеницы определены два сложных эфира орто-фталевой кислоты — ДБФ и ДЭГФ. Содержание ДБФ в исходных (сухих) семенах составило около 3–4 мкг/г сухой массы. В фазе водопоглощения (1 сут) содержание этого соединения возрастало в 2–3 раза, оставаясь в дальнейшем относительно стабильным на всем протяжении опыта, до фазы кушения включительно. Содержание ДЭГФ в исходном растительном материале составляло 2–3 мкг/г сухой массы. В процессе прорастания,

начиная с фазы набухания (2 сут), содержание ДЭГФ резко возрастало более чем в 20 раз, достигая максимума в фазе становления проростка (5 сут). На последующих стадиях развития проростков содержание ДЭГФ в течение 2 сут снижалось в три раза. При анализе надземной части растений, выращенных в условиях фитотрона (от фазы третьего листа до фазы колошения), показано дальнейшее снижение этого фталата до стабильного уровня, около 10 мкг/г, в фазе выхода в трубку (рис. 2).

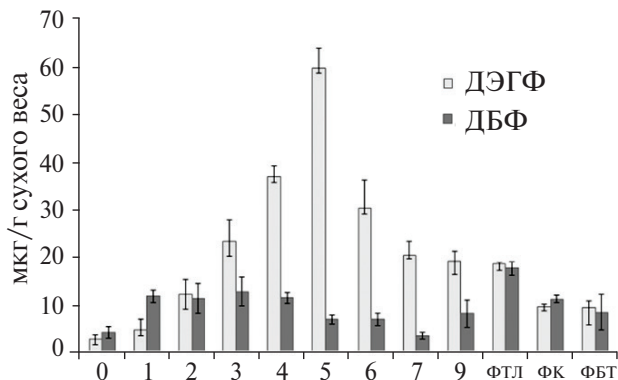


Рис. 2. Содержание фталатов (мкг/г высушенной биомассы) в растениях пшеницы в различные фазы роста. 0 — сухие семена, 1–9 сут. роста, ФТЛ — фаза третьего листа, ФК — фаза кушения, ФВТ — фаза выхода в трубку

Fig. 2. Phthalates content (μg/g dried biomass) in wheat plants at different growth stages. 0 — dry seeds, 1–9 days of growth, FTL — third leaf stage, FC — tillering stage, FVT — tube emergence stage

В процессе прорастания семян растения вступают в контакт с почвенными микроорганизмами. Устойчивость к фитопатогенам определяется физиологическим состоянием органов и тканей при переходе от состояния покоя к росту [30].

Включение механизмов врожденного иммунитета сопровождается активацией биосинтеза вторичных метаболитов, участвующих в защите от фитопатогенов. Активируется большое число процессов метаболизма. Многократное увеличение содержания ДЭГФ в процессе прорастания семян пшеницы позволяет рассматривать это соединение в качестве одного из компонентов систем врожденного иммунитета, обеспечивающих защиту от фитопатогенов на начальных этапах онтогенеза.

Физиологические функции ДБФ, вероятно, не связаны с механизмами фитоиммунитета или его действие носит вспомогательный характер. Одним из основных путей заражения растений патогенными микроорганизмами являются устьица [6]. Выделение из клеток ДЭГФ препятствует колонизации апопластного пространства. Сходный механизм защитного действия вторичных метаболитов описан для растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

[31]. При повреждении тканей происходит гидролиз глюкозинолата с образованием сульфорафана, который выделяется в межклеточное пространство и ограничивает размножение бактерий [31].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты — первое экспериментальное подтверждение предполагаемых физиологических функций орто-фталатов в растениях. Остается открытым вопрос, является этот механизм

защиты универсальным или характерен только для отдельных клад. ДЭГФ входит в число наиболее распространенных в царстве растений представителей данной группы вторичных метаболитов [14, 32]. Тем не менее, результаты экспериментов, полученные на пшенице, не могут быть автоматически распространены на представителей других таксономических групп. Ответ об универсальности этого механизма защиты может быть получен в дальнейших исследованиях с использованием в качестве объектов растений других видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Чесноков Ю.В. Устойчивость растений к патогенам (обзор иностранной литературы). *Сельскохозяйственная биология*. 2007. № 1. С. 16–35.
2. Кабашникова Л.Ф. Молекулярные механизмы взаимодействия растений и фитопатогенов: врожденный иммунитет. *Журнал Белорусского государственного университета. Экология*. 2018. № 2. С. 26–37.
3. Shafikova T.N., Omelichkina Y.V. Evolution of views on plant immunity: from Flor's "gene-for-gene" theory to the "zig-zag model" developed by Jones and Dangl. *Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2020. V. 10. № 3. Pp. 424–438. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2020-10-3-424-438>
4. Karpun N.N., Yanushevskaya E.B., Mikhailova Ye.V. Formation of plants nonspecific induced immunity at the biogenous stress (review). *Agricultural Biology*. 2015. V. 50. № 5. Pp. 540–549. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2015.5.540rus>
5. Finkina E.I., Melnikova D.N., Bogdanov I.V., Ovchinnikova T.V. Peptides of plant innate immune system. Part I. Structure, biological activity and mechanisms of action. *Russ. J. Bioorg. Chem.* 2018. V. 44. № 6. Pp. 573–585. <https://doi.org/10.1134/S1068162019010060>
6. Bednarek P. Chemical warfare or modulators of defence responses – the function of secondary metabolites in plant immunity. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2012. V. 15. Pp. 407–414. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2012.03.002>
7. Yang L., Wen K.-S., Ruan X., Wei F., Wang Q. Response of plant secondary metabolites to environmental factors. *Molecules*. 2018. V. 23. № 4. Art. 762. <https://doi.org/10.3390/molecules23040762>
8. Wink M. Plant secondary metabolism: diversity, function and its evolution. *Nat. Prod. Commun.* 2008. V. 3. № 8. Pp. 1205–1216. <https://doi.org/10.1177/1934578X0800300801>
9. Kessler A., Kalske A. Plant secondary metabolite diversity and species interactions. *Annu. Rev. Ecol., Evol. Syst.* 2018. V. 49. Pp. 115–138. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062406>
10. Прусакова Л.Д., Кефели В.И., Белопухов С.Л., Вакуленко В.В., Кузнецова С.А. Роль фенольных соединений в растениях. *Агрехимия*. 2008. № 7. С. 86–96.
11. Baloyi N.D., Tekere M., Maphangwa K.W., Masind V. Insights into the prevalence and impacts of phthalate esters in aquatic ecosystems. *Front. Environ. Sci.* 2021. V. 9. Art. 684190. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.art.684190>
12. Ortiz A., Sansinenea E. Di-2-ethylhexylphthalate may be a natural product, rather than a pollutant. *J. Chem.* 2018. V. 2018. Art. ID 6040814. <https://doi.org/10.1155/2018/6040814>
13. Zhang H., Hua Y., Chen J., Li X., Bai X., Wang H. Organism-derived phthalate derivatives as bioactive natural products. *J. Environ. Sci. Health, Part C*. 2018. V. 36. Pp. 125–144. <https://doi.org/10.1080/10590501.2018.1490512>
14. Roy R.N. Bioactive natural derivatives of phthalate ester. *Crit. Rev. Biotechnol.* 2020. V. 40. Pp. 913–929. <https://doi.org/10.1080/07388551.2020.1789838>
15. Thiemann T. Isolation of phthalates and terephthalates from plant material – natural products or contaminants? *Open Chem. J.* 2021. V. 8. Pp. 1–36. <https://doi.org/10.2174/1874842202108010001>
16. Namikoshi M., Fujiwara T., Nishikawa T., Ukai K. Natural abundance ¹⁴C content of dibutyl phthalate (DBP) from three marine algae. *Marine Drugs*. 2006. № 4. Pp. 290–297. <http://doi.org/10.3390/md404290>
17. Babu B., Wu J.-T. Production of phthalate esters by nuisance freshwater algae and cyanobacteria. *Sci. Total Environ.* 2010. V. 408. № 21. Pp. 4969–4975. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2010.07.032>
18. Kuzmin A., Grigoryeva T., Gorshkov A. Assessment of stable carbon isotope ¹³C/¹²C in phthalates from surface waters using HPLC-HRMS-TOF approach. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2023. V. 30. Pp. 87734–87742. <https://doi.org/10.1007/s11356-023-28494-w>

19. Semenov A.A., Enikeev A.G., Permyakov A.V., Sokolova N.A., Dudareva L.V., Snetkova L.V. Ortho-phthalic acid esters in lipophilic extract from the cell culture of *Aconitum baicalense* Turcz ex Rapaics 1907. *Doklady Biochemistry and Biophysics*. 2016. V. 471. Pp. 421–422. <https://doi.org/10.1134/S1607672916060120>
20. Максимова Л.А., Шафикова Т.Н. Эндогенные фталаты как вероятный регулятор межвидовых взаимоотношений в биоценозе. *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2022. Т. 12. № 3. С. 424–437. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2022-12-3-424-437>
21. Roy R.N., Laskar S., Sen S.K. Dibutyl phthalate, the bioactive compound produced by *Streptomyces albidoflavus* 321.2. *Microbiol. Res*. 2006. V. 161. № 2. Pp. 121–126. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2005.06.007>
22. Rameshthangam P., Ramasamy P. Antiviral activity of bis (2-methylheptyl) phthalate isolated from *Pongamia pinnata* leaves against White Spot Syndrome Virus of *Panaeus monodon* Fabricius. *Virus Research*. 2007. V. 12. № 1. Pp. 38–44. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2007.01.014>
23. El-Sayed M.H. Di-(2-ethylhexyl) phthalate, a major bioactive metabolite with antimicrobial and cytotoxic activity isolated from the culture filtrate of newly isolated soil streptomycetes (*Streptomyces mirabilis* strain NSQu-25). *World Appl. Sci. J*. 2012. V. 20. Pp. 1202–1212. <https://doi.org/10.5829/idosi.wasj.2012.20.09.2868>
24. Islam M.T., Ahn S.-Y., Cho S.M., Yun H.K. Isolation of antibacterial compounds from hairy vetch (*Vicia villosa*) against grapevine crown gall pathogen. *Hortic. Environ. Biotechnol*. 2013. V. 54. № 4. Pp. 338–345. <https://doi.org/10.1007/s13580-013-0028-8>
25. Li W., Zhu C., Song Y. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi by inducing watermelon roots secretion phthalates, altering soil enzyme activity and bacterial community composition to alleviate the watermelon wilt. *BMC Plant Biol*. 2024. V. 24. № 1. At. 593. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05254-7>
26. Конарев А.В. Молекулярные механизмы иммунитета и создание устойчивых к вредителям форм растений. *Защита и карантин растений*. 2017. № 11. С. 3–8.
27. Страна И.Г. Общее семеноведение полевых культур. М.: Колос, 1966. 464 с.
28. Кулинкович С.Н., Кулинкович Е.Н. Диагностика стадий развития озимой пшеницы по шкале ВВСН: методическое пособие. Минск: Наша идея, 2014. 36 с.
29. Горшков А.Г., Бабенко Т.А., Кустова О.В., Изосимова О.Н., Шишлянников С.М. Приоритетные фталаты в пелагиали и прибрежной зоне оз. Байкал. *Химия в интересах устойчивого развития*. 2017. Т. 25. № 4. С. 375–383. <https://doi.org/10.15372/KhUR20170403>
30. Метлицкий Л.В., Озерецковская О.Л., Кораблева Н.П. и др. Биохимия иммунитета, покоя, старения растений. М.: Наука, 1984. 264 с.
31. Fan J., Crooks C., Creissen G. et al. *Pseudomonas* sax genes overcome aliphatic isothiocyanatemediated non-host resistance in *Arabidopsis*. *Science*. 2011. V. 331. № 6021. Pp. 1185–1188. <https://doi.org/10.1126/science.1199707>
32. Enikeev A.G., Semenov A.A., Permyakov A.V. et al. Biosynthesis of ortho-phthalic acid esters in plant and cell cultures. *Appl. Biochem. Microbiol*. 2019. V. 55. № 3. Pp. 294–297. <https://doi.org/10.1134/S0003683819020066>

REFERENCES

1. Chesnokov Yu.V. Plant resistance to pathogens (review of foreign literature) *Sel'skohozyajstvennaya biologiya - Agricultural biology*. 2007, no. 1, pp. 16–35 (In Russ.)
2. Kabashnikova L.F. Molecular mechanisms of interaction between plants and phytopathogens: innate immunity. *Zh. Beloruss. Gos. Univ., Ser. Ekol. - Journal of the Belarusian State University. Ecology*. 2018, no. 2, pp. 26–37. (In Russ.)
3. Shafikova T.N., Omelichkina Y.V. Evolution of views on plant immunity: from Flor's "gene-for-gene" theory to the "zig-zag model" developed by Jones and Dangl. Proceedings of Universities. *Appl. Chem. Biotechnol*. 2020, vol. 10, no. 3, pp. 424–438. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2020-10-3-424-438>
4. Karpun N.N., Yanushevskaya E.B., Mikhailova Ye.V. Formation of plants nonspecific induced immunity at the biogenous stress (review). *Agricultural Biol*. 2015, vol. 50, no. 5, pp. 540–549. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2015.5.540rus>
5. Finkina E.I., Melnikova D.N., Bogdanov I.V., Ovchinnikova T.V. Peptides of plant innate immune system. Part I. Structure, biological activity and mechanisms of action. *Russ. J. Bioorg. Chem*. 2018, vol. 44, no. 6, pp. 573–585. <https://doi.org/10.1134/S1068162019010060>
6. Bednarek P. Chemical warfare or modulators of defence responses – the function of secondary metabolites in plant immunity. *Curr. Opin. Plant Biol*. 2012, vol.15, pp. 407–414.
7. Yang L., Wen K.-S., Ruan X., Wei F., Wang Q. Response of plant secondary metabolites to environmental factors. *Molecules*. 2018, vol. 23, no. 4. Art. 762. <https://doi.org/10.3390/molecules23040762>

8. Wink M. Plant secondary metabolism: diversity, function and its evolution. *Nat. Prod. Commun.* 2008, vol. 3, no. 8, pp. 1205–1216. <https://doi.org/10.1177/1934578X0800300801>
9. Kessler A., Kalske A. Plant secondary metabolite diversity and species interactions. *Annu. Rev. Ecol., Evol. Syst.* 2018, vol. 49, pp. 115–138.
10. Prusakova L.D., Kefeli V.I., Belopukhov S.L., Vakulenko V.V., Kuznetsova S.A. The role of phenolic compounds in plants. *Agrokhimiya – Agrochemistry.* 2008, vol. 7, pp. 86–96. (In Russ.)
11. Baloyi N.D., Tekere M., Maphangwa K.W., Masind V. Insights into the prevalence and impacts of phthalate esters in aquatic ecosystems. *Front. Environ. Sci.* 2021, vol. 9, Art. 684190. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.art.684190>
12. Ortiz A., Sansinenea E. Di-2-ethylhexylphthalate may be a natural product, rather than a pollutant. *J. Chem.* 2018, vol. 2018, Art. ID 6040814 <https://doi.org/10.1155/2018/6040814>
13. Zhang H., Hua Y., Chen J. et al. Organism-derived phthalate derivatives as bioactive natural products. *J. Environ. Sci. Health, Part C.* 2018, vol. 36, pp. 125–144. <https://doi.org/10.1080/10590501.2018.1490512>
14. Roy R.N. Bioactive natural derivatives of phthalate ester. *Crit. Rev. Biotechnol.* 2020, vol. 40, pp. 913–929.
15. Thiemann T. Isolation of phthalates and terephthalates from plant material-natural products or contaminants? *Open Chem. J.* 2021, vol. 8, pp. 1–36.
16. Namikoshi M., Fujiwara T., Nishikawa T., Ukai K. Natural abundance ¹⁴C content of dibutyl phthalate (DBP) from three marine algae. *Marine Drugs.* 2006;(4):290–297. <http://doi.org/10.3390/md404290>
17. Babu B., Wu J.-T. Production of phthalate esters by nuisance freshwater algae and cyanobacteria. *Sci. Total Environ.* 2010, vol. 408, no. 21, pp. 4969–4975. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2010.07.032>
18. Kuzmin A., Grigoryeva T., Gorshkov A. Assessment of stable carbon isotope ¹³C/¹²C in phthalates from surface waters using HPLC-HRMS-TOF approach. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2023, vol. 30, pp. 87734–87742.
19. Semenov A.A., Enikeev A.G., Permyakov A.V. et al. Ortho-phthalic acid esters in lipophilic extract from the cell culture of *Aconitum baicalence* Turcz ex Rapaics 1907. *Doklady Biochem. Biophys.* 2016, vol. 471, pp. 421–422.
20. Maksimova L.A., Shafikova T.N. Endogenous phthalates as a probable regulator of interspecific relationships in the biocenosis. *Izvestiya vuzov. Prikladnaya himiya i biotekhnologiya – Proc. Univ., Appl. Chem. Biotechnol.* 2022, vol. 12, no. 3, pp. 424–437. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2022-12-3-424-437> (In Russ.)
21. Roy R.N., Laskar S., Sen S.K. Dibutyl phthalate, the bioactive compound produced by *Streptomyces albido flavus* 321.2. *Microbiol. Res.* 2006, vol. 161, no. 2, pp. 121–126. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2005.06.007>
22. Rameshthangam P., Ramasamy P. Antiviral activity of bis (2-methylheptyl) phthalate isolated from *Pongamia pinnata* leaves against White Spot Syndrome Virus of *Penaeus monodon* Fabricius. *Virus Research.* 2007, vol. 12, no. 1, pp. 38–44. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2007.01.014>
23. El-Sayed M.H. Di-(2-ethylhexyl) phthalate, a major bioactive metabolite with antimicrobial and cytotoxic activity isolated from the culture filtrate of newly isolated soil streptomyces (*Streptomyces mirabilis* strain NSQu-25). *World Appl. Sci. J.* 2012, vol. 20, pp. 1202–1212. <https://doi.org/10.5829/idosi.wasj.2012.20.09.2868>
24. Islam M.T., Ahn S.-Y., Cho S.M., Yun H.K. Isolation of antibacterial compounds from hairy vetch (*Vicia villosa*) against grapevine crown gall pathogen. *Hortic. Environ. Biotechnol.* 2013, vol. 54, no. 4, pp. 338–345. <https://doi.org/10.1007/s13580-013-0028-8>
25. Li W., Zhu C., Song Y. et al. Arbuscular mycorrhizal fungi by inducing watermelon roots secretion phthalates, altering soil enzyme activity and bacterial community composition to alleviate the watermelon wilt. *BMC Plant Biol.* 2024, vol. 24, no. 1, At. 593. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05254-7>
26. Konarev A.V. Molecular mechanisms of immunity and the creation of pest-resistant plant forms. *Zashch. Karantin Rast - Plant Protection and Quarantine.* 2017, no. 11, pp. 3–8. (In Russ.)
27. Strona I.G. Obshchee semenovedenie polevykh kul'tur (General Seed Science of Field Crops), Moscow: Kolos, 1966. 464 p. (In Russ.)
28. Kulinkovich S.N., Kulinkovich E.N. Diagnostika stadii razvitiya ozimoi pshenitsy po shkale VVSN: metod icheskoe posobie (Diagnosis of Winter Wheat Development Stages Using the BBCH Scale: Methodological Guide), Minsk: Nasha Ideya, 2014. 36 p. (In Russ.)
29. Gorshkov A.G., Babenko T.A., Kustova O.V., Izosimova O.N., Shishlyannikov S.M. Priority phthalates in pelagic and coastal areas of the lake Baikal. *Khim. Intere sakh Ustoich. Razvit. – Chemistry for sustainable development.* 2017, vol. 25, no. 4, pp. 375–383. <https://doi.org/10.15372/KhUR20170403> (In Russ.)
30. Metlitskii L.V., Ozeretskoykaya O.L., Korableva N.P. et al. Biokhimiya immuniteta, pokoya, stareniya rastenii (Biochemistry of Immunity, Dormancy, and Aging in Plants), Moscow: Nauka, 1984. 264 p. (In Russ.)
31. Fan J., Crooks C., Creissen G. et al. *Pseudomonas sax* genes overcome aliphatic isothiocyanatemediated non-host resistance in Arabidopsis. *Science.* 2011, vol. 331, no. 6021, pp. 1185–1188. <https://doi.org/10.1126/science.1199707>

32. Enikeev A.G., Semenov A.A., Permyakov A.V. et al. Biosynthesis of *ortho*-phthalic acid esters in plant and cell cultures. *Appl. Biochem. Microbiol.* 2019, vol. 55, no. 3, pp. 294–297. <https://doi.org/10.1134/S0003683819020066>

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Еникеев Андрей Густавович — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Российская Федерация
E-mail: and56irk@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4111-0412>

Кустов Вадим Анатольевич — ведущий технолог, Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Российская Федерация
E-mail: midav0921@yandex.ru
<https://orcid.org/0009-0002-6083-7091>

Пермяков Алексей Викторович — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Российская Федерация
E-mail: and56irk@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-0002-5470>

Семёнов Аркадий Алексеевич — доктор химических наук, ведущий технолог, Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Российская Федерация
<https://orcid.org/0000-0001-7158-884X>

Поступила в редакцию 08.02.2025

После доработки 25.05.2025

Принята к публикации 25.09.2025

ABOUT THE AUTHORS

Enikeev, Andrey G. — PhD biology, senior researcher, Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russian Federation
E-mail: and56irk@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4111-0412>

Kustov, Vadim A. — leading technologist, Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russian Federation
E-mail: midav0921@yandex.ru
<https://orcid.org/0009-0002-6083-7091>

Permyakov, Alexey V. — PhD biology, senior researcher, Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russian Federation
E-mail: and56irk@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-0002-5470>

Semenov, Arkadiy A. — Doctor of chemical sciences, leading technologist, Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russian Federation
<https://orcid.org/0000-0001-7158-884X>

Received February 08, 2025

Revised May 25, 2025

Accepted September 25, 2025