

УЧАСТИЕ ЖАСМОНОВОЙ КИСЛОТЫ В ПЕРЕДАЧЕ СИГНАЛОВ ИЗ КОРНЕЙ В ПОБЕГИ РАСТЕНИЙ ГОРОХА В УСЛОВИЯХ ЗАСОЛЕНИЯ[§]

© 2025 г. Г. Р. Ахиярова^{1,*}, Г. Х. Вафина¹, А. В. Коробова¹, И. И. Иванов¹,
А. Р. Гиниятуллин^{1,2}, Э. Р. Гаффарова^{1,2}, М. И. Гарипова², Г. Р. Кудоярова¹

¹Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН

450054 Уфа, просп. Октября, 69, Башкортостан, Россия

²Уфимский университет науки и технологий

450076 Уфа, ул. Заки Валиди, 32, Башкортостан, Россия

*E-mail: akhiyarova@rambler.ru

Жасмоновая кислота (ЖК) и ее производные участвуют в адаптации растений к биотическим и абиотическим стрессам, в том числе к засолению. Однако недостаточно сведений о роли ЖК в передаче из органа в орган сигналов при локальном действии абиотических факторов. Изучена сигнальная роль ЖК в связи с реакцией побегов на засоление прикорневой среды растений гороха. Представлены результаты о влиянии засоления на изменения содержания ЖК в растущей и проводящей зонах корней и ксилемном соке, а также локализация ЖК и абсцизовой кислоты (АБК) в листьях стрессированных растений в связи с изменением уровня их транспирации. Содержание и локализацию ЖК в листьях и корнях растений оценивали иммуногистохимическим методом с использованием специфических антител. Цель данного исследования — проверка, могут ли индуцированные засолением изменения концентрации ЖК в корнях и ксилемном соке объяснить накопление этих гормонов в листьях и связанные с этим изменения транспирации.

Ключевые слова: *Pisum sativum*, засоление, транспирация, жасмоновая кислота, сигналинг, ксилема, устьица, иммулокализация.

DOI: 10.31857/S0002188125010062, **EDN:** VCLTSS

ВВЕДЕНИЕ

Засоление почв отрицательно сказывается на росте и урожайности сельскохозяйственных растений как за счет снижения доступности почвенной влаги (дефицита воды), так и токсического действия ионов (ионного стресса) [1]. К сожалению, современные глобальные изменения климата и орошение сельскохозяйственных посевов приводят к тому, что площади засоленных почв постоянно расширяются [2]. В сложившейся ситуации потери урожая от засоления можно уменьшить за счет повышения солеустойчивости растений.

Адаптация растений к изменениям окружающей среды требует передачи сигналов от корней к побегам и наоборот, что формирует системный ответ на уровне целого растения [3]. Например, корни могут использовать гормоны или их предшественников, чтобы предупреждать побеги об ухудшении состояния почвы и повышать устойчивость к стрессу [4, 5]. Известно, что

жасмонаты участвуют в регуляции развития растений и реакции на стрессы окружающей среды [3]. Жасмоновая кислота (ЖК) и ее производные — жасмонаты — образуются путем оксигенации полиненасыщенных жирных кислот, находящихся в мембранах [6]. Транспорт ЖК и ее производных между органами в растениях в основном изучали и обсуждали в отношении системного ответа, индуцированного поранением [7]. Было показано, что ранение вызывает локальное накопление жасмонатов как в поврежденных листьях, так и в дистальных, неповрежденных листьях, тем самым запуская защитные реакции растений [8]. Следовательно, жасмонаты могли участвовать в передаче подвижного раневого сигнала [9].

Установлено, что жасмонаты играют важную роль в реакции растений на солевой стресс [10, 11]. Имеются данные о том, что засоленность увеличивает содержание жасмонатов в листьях [12] и корнях [13] и индуцирует экспрессию генов, участвующих в биосинтезе ЖК [14]. Показано, что уровень накопления жасмонатов был выше у солеустойчивых сортов культур по сравнению с чувствительными сортами [15],

[§]Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ № 23-24-00187.

а предобработка жасмонатами значительно снижала негативное воздействие засоления [16, 17].

Адаптация к засолению зависит от реакции органов растений, удаленных от места восприятия солевых раздражителей. Быстрое закрытие устьиц проростков ячменя, подвергшихся солевому стрессу, поддерживало гидратацию листьев и рост клеток листа в условиях пониженного поступления воды из корней в условиях засоления [18]. Было показано, что при засухе снижение устьичной проводимости зависит от доставки абсцизовой кислоты (АБК) из корней [5]. Известно также, что ЖК закрывает устьица [19]. Однако, насколько нам известно, не изучали участие жасмонатного сигнала, передаваемого от корней к побегам в связи с контролем закрытия устьиц у растений, подвергшихся солевому стрессу. Известно, что концентрация жасмонатов в ксилемном соке увеличивается в условиях засухи. В свою очередь, на фоне засухи жасмонаты, транспортируемые по ксилеме, снижали устьичную проводимость в побегах томата [20]. Представляло интерес выяснить, могут ли вызванные солью изменения концентрации ЖК в ксилеме способствовать закрытию устьиц при засолении и сопоставить роль ЖК с известным участием АБК в этом процессе. Таким образом, цель работы — изучение влияния засоления на локализацию и содержание АБК и ЖК в листьях растений гороха, связанное с изменением транспирации, а также вызванных солью изменений содержания ЖК в корнях и соке ксилемы.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проводили на растениях гороха *Pisum sativum* сорта Сахарный 2 агрофирмы “Аэлита”. Семена гороха обеззараживали смесью 96%-го этанола и 3%-ного пероксида водорода (в соотношении 3 : 1) в течение 10 мин. Растения выращивали в гидропонной культуре на 10%-ном питательном растворе Хогланда—Арнона в кюветах объемом 5 л. Проростки выставляли на светоплощадку с 14-часовым фотопериодом, освещенностью 400–500 мкмоль м⁻²с⁻¹ФАР (лампы ZN-500 и DNAT400) и температурой 24/18 °C (день/ночь), поддерживая аэрацию раствора. Далее проростки растений переносили на раствор 50 мМ хлорида натрия для изучения кратковременного (1.5–4.5 ч) или длительного (4 сут) воздействия соли. Контрольные растения, не подверженные воздействию солевого стресса, пересаживали на свежий 10%-ный питательный раствор Хогланда—Арнона. Замену растворов осуществляли каждые сутки. Транспирацию проростков определяли гравиметрическим методом.

Метилжасмонат (Sigma, St Louis, США) растворяли в 80%-ном этаноле и добавляли в 0.05%-ный раствор Твин 20 на дистиллированной воде в конечной концентрации гормона 10 мМ. Концентрация

метилжасмоната для экзогенной обработки растений гороха была подобрана в предварительных экспериментах. За 1 сут до начала эксперимента растения рассаживали по стаканчикам, в день эксперимента побеги растений гороха в фазе 2-х настоящих листьев опрыскивали раствором метилжасмоната, избегая его попадания в питательный раствор. Побеги контрольных растений опрыскивали раствором Твина 20 и этанола в той же концентрации.

Ксилемный экссудат собирали для определения количественного содержания в нем ЖК. Для этого проростки погружали в воду и отделяли главный корень, на который надевали силиконовую трубу и оставляли на 1 ч для экссудации. Корни контрольных растений помещали в питательный раствор Хогланда—Арнона, а растения, подвергшиеся солевому стрессу, — в питательный раствор с 50 мМ NaCl.

В ксилемный экссудат добавляли этанол до конечной концентрации 80%, и раствор инкубировали в течение ночи при 4 °C. После упаривания этанола проводили экстракцию ЖК, как описано ранее в [21]. После выпаривания диэтилового эфира гормоны растворяли в 80%-ном этаноле и отбирали аликвоты для количественного определения методом иммуноанализа с использованием специфических антител к ЖК (1 : 6000) (Agrisera, Vannas, Швеция) по методике [22]. Поток жасмонатов из корней рассчитывали путем умножения их концентрации на объем ксилемного экссудата, собранного с одного растения за 1 ч.

Для иммунохимической локализации фитогормонов в листьях и корнях (базальная и растущая зона) растений кусочки тканей размером 5 мм фиксировали в фосфатно-солевом буфере (PBS) pH 7.2, содержащем 4% гидрохлорида N-(3-диметиламинопропил)-N'-этилкарбодиимида (Merck, Дармштадт, Германия) в течение 12 ч при 4 °C, а затем в 4%-ном параформальдегиде (Riedel de Haen, Зельце, Германия) и 0.1%-ном глutarальдегиде (Sigma, Штайнхайм, Германия) [23]. Ткани растений заливали в смолу JB4 (Electron Micrography Sciences, Hatfield, PA, США). Срезы (1.5 мкм) получали на микротоме HM 325 MICROM (Laborgerate, Walldorf, Германия). Для локализации ЖК и АБК в тканях использовали специфические первичные антитела против ЖК (Agrisera, Vannas, Швеция) или АБК [23]. После промывки на срезы наносили вторичные антитела против иммуноглобулинов кролика, конъюгированные с Alexa Fluor 555 (для корней) или 488 (для листьев) (Invitrogen, Рокфорд, Иллинойс, США). Срезы покрывали стеклами и просматривали в конфокальном лазерном сканирующем микроскопе с использованием FV3000 FluoView (FV31-HSD) (Олимп, Токио, Япония) и лазерным возбуждением 561 или 488 нм.

РЕЗУЛЬТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Быстрым, уже в течение 1 ч, видимым проявлением воздействия солевого стресса на растения гороха являлось изменение скорости потери воды с поверхности их листовых пластинок. Засоление питательного раствора внесением хлорида натрия в концентрации 50 мМ вызывало снижение транспирации 8-суточных растений гороха. Постепенное уменьшение транспирации на 17% наблюдали уже в течение 1 ч после начала засоления, последующие 4 ч транспирация поддерживалась на уровне 76% от данного показателя контрольных нестрессированных растений. Более того, даже через 4 сут воздействия засоления транспирация опытных растений была меньше и поддерживалась на уровне 77% от транспирации контрольных, не подвергшихся засолению растений (рис. 1).

Наблюдаемое снижение транспирации растений на фоне солевого стресса было логичным и ожидаемым. Добавление соли в питательный раствор повышало его осмотическое давление, тем самым снижая градиент водного потенциала между раствором и клетками корня растения. Таким образом, нарушалось поступление воды в корни, и растения начинали испытывать дефицит воды. Подобная реакция растений на внесение в питательную среду осмотиков описана в литературе [24] и нами на одностолбчатых растениях [18] и растениях гороха [23].

В данной реакции растений могли принимать участие фитогормоны (АБК и жасмонаты), локализацию которых выявляли на срезах тканей специфическими

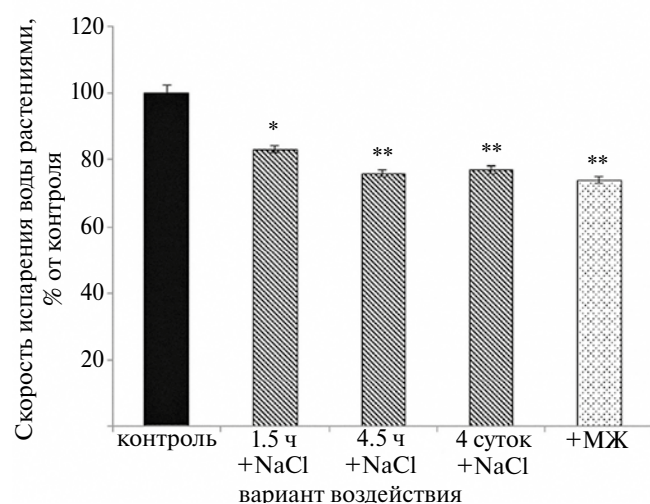


Рис. 1. Влияние засоления и обработки побегов метилжасмонатом (+МЖ, 10 мМ) на скорость потери воды 8-суточными растениями гороха (*Pisum sativum*) ($n = 100$). Время после внесения в питательный раствор хлорида натрия (50 мМ) составило 1.5, 4.5 ч и 4 сут. Одна и две звездочки обозначают средние, достоверно отличающиеся от контрольных показателей при $p \leq 0.05$ и $p \leq 0.01$ соответственно (t -test).

антителами. Уменьшение испарения воды с поверхности листьев сопровождалось накоплением в них стрессовых гормонов: АБК (уже в первый час после начала воздействия стресса) (рис. 2) и жасмоновой кислоты (через 4.5 ч после начала засоления) (рис. 3). На рис. 2 представлены результаты иммуногистохимической локализации АБК в листьях через 1 ч после внесения соли в питательный раствор опытных и контрольных нестрессированных растений гороха.

Усиление иммунного окрашивания при использовании специфических антител к АБК в устьичных клетках листьев на фоне засоления указывало на накопление данного гормона и его участия в быстрой реакции устьиц при воздействии стресса. Способность АБК снижать устьичную проводимость растений в условиях стрессовых воздействий (при засухе, засолении, изменении температуры воздуха и т.п.) подробно изучали [25, 26]. Оценка концентрации АБК в ксилемном соке показала отсутствие ее увеличения при засолении [27]. Снижение гидратации листьев при обезвоживании могло запустить быстрый синтез АБК в самих листьях [28].

Через 1 ч после начала воздействия засоления не обнаружили накопления в листьях жасмоновой кислоты (данные не приведены), однако через 4 ч на фоне пониженной транспирации растений в условиях засоления было выявлено усиление иммунного окрашивания на срезах листьев, обработанных специфическими антителами к жасмоновой кислоте (рис. 3).

При этом усиление свечения при засолении наблюдали в клетках мезофилла, проводящих пучков и устьичных клетках листьев растений. О специфичности окрашивания можно было судить по отсутствию окрашивания в образцах, обработанных сывороткой, не содержащей антител к исследованным гормонам (данные не приведены). Способность жасмонатов влиять на транспирацию подтвердилась в экспериментах с экзогенной обработкой растений гороха жасмонатами. Опрыскивание побегов растений гороха раствором метилжасмоната в концентрации 10 мМ приводило к снижению их транспирации (рис. 1).

В течение 1.5 ч после опрыскивания побегов транспирация обработанных растений постепенно снижалась и к концу данного периода была на 30% меньше, чем транспирация контрольных необработанных растений гороха. Таким образом, поддержание пониженной транспирации растений гороха при действии засоления, наблюдаемое в нашем опыте через 4.5 ч после внесения в питательный раствор хлорида натрия, могло происходить за счет накопления в них жасмонатов.

Описываемое в литературе системное действие жасмонатов [7] позволило предположить, что источником накопления жасмонатов в листьях могли стать корни, оказавшиеся в солевой среде. На рис. 4 представлены результаты иммуногистохимической

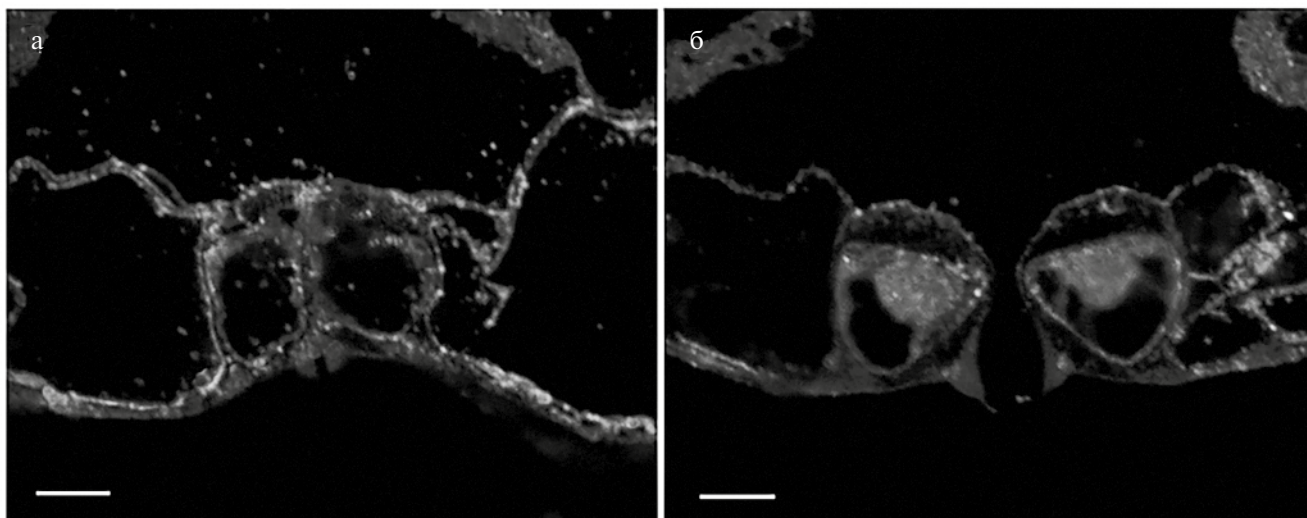


Рис. 2. Локализация АБК в устьичных клетках листьев 8-суточных контрольных нестрессированных растений гороха (*Pisum sativum*) (а) и через 1 ч после засоления (б) питательного раствора внесением хлорида натрия (50 мМ). Линейка соответствует 5 µм.

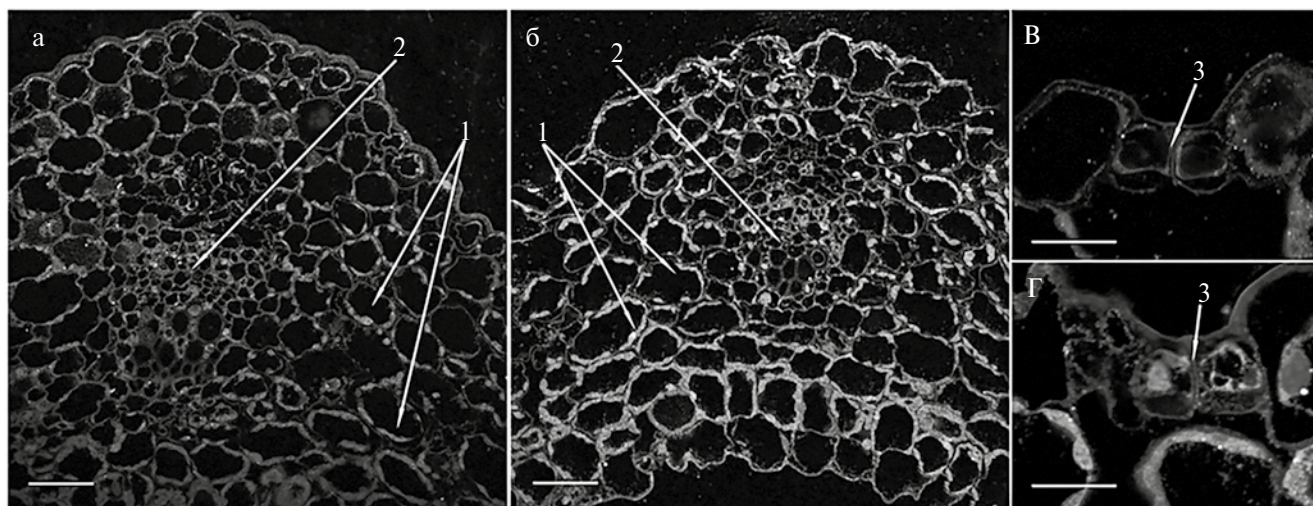


Рис. 3. Локализация жасмоновой кислоты в тканях листьев и устьичных клетках 8-суточных контрольных нестрессированных растений гороха (*Pisum sativum*) (а, в) и через 4 ч после засоления (б, г) питательного раствора внесением хлорида натрия (50 мМ). Линейка соответствует 40 µм (а, б) и 5 µм (в, г); 1 — мезофилл, 2 — проводящий пучок, 3 — устьица.

локализации жасмоновой кислоты в тканях дифференцированной проводящей зоны корня через 1.5 ч после засоления питательного раствора.

Локализация жасмоновой кислоты на срезах базальной зоны корней контрольных растений гороха выявила незначительное присутствие жасмонатов в проводящих тканях центрального цилиндра. При этом слабое свечение обнаружили в клетках ксилемы, но не флоэмы (рис. 4а). Засоление питательного раствора растений 50 мМ хлоридом натрия уже через 1.5 ч воздействия вызвало усиление свечения при использовании сывортки к жасмонатам, что свидетельствовало о возрастании их уровня в проводящих тканях базальной зоны корня (рис. 4б) и повышении содержания жасмонатов в ксилеме и флоэме

корней стрессированных растений гороха. Следует отметить, что наблюдаемое свечение было больше в области клеток ксилемы. Действительно, расчет доставки жасмоновой кислоты из корней в побеги, учитывая ее концентрацию в ксилемном соке и уровень транспирации, выявил ее увеличение в 7 раз (0.97 и 6.9 нг/растение/ч в контроле и опыте соответственно) уже через 1.5 ч воздействия засоления.

Исследование локализации жасмоновой кислоты на продольных срезах растущей зоны корней контрольных растений показало свечение в области меристемы, которое снижалось по мере удаления от кончиков корней (рис. 5а). Окрашивание тканей в области центрального цилиндра было более слабым, чем в формирующейся коре корня.

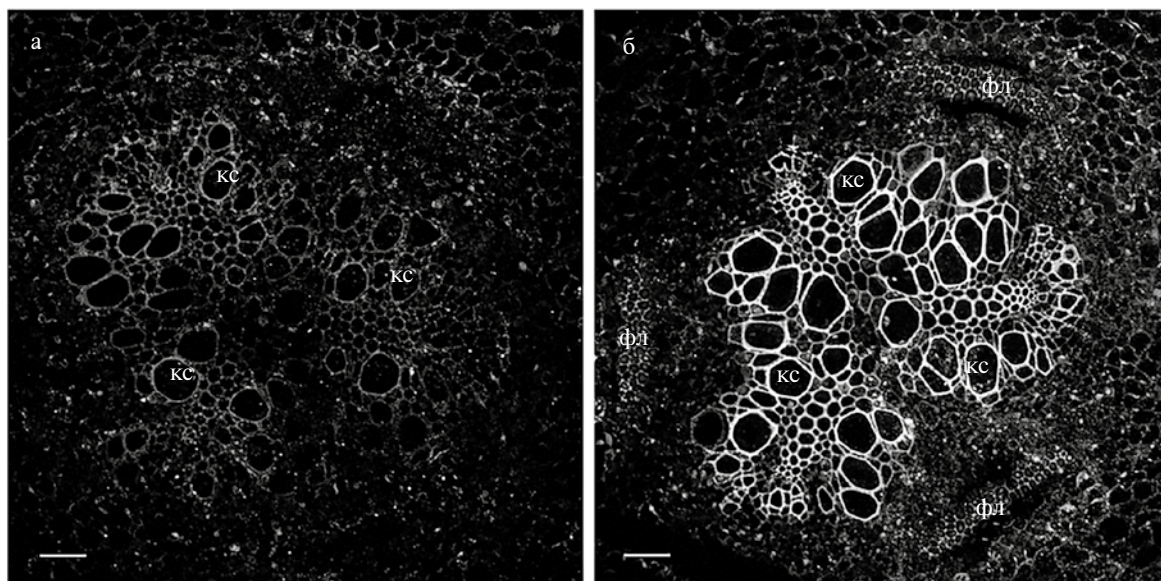


Рис. 4. Локализация жасмоновой кислоты на поперечных срезах проводящих тканей базальной зоны корня на удалении 5–7 мм от основания побега 8-суточных контрольных нестрессированных растений (а) и через 1.5 ч на фоне засоления, вызванного добавлением 50 мМ хлорида натрия (б) в питательный раствор растений гороха. Линейка соответствует 50 $\mu\text{м}$; кс – ксилема, фл – флоэма.

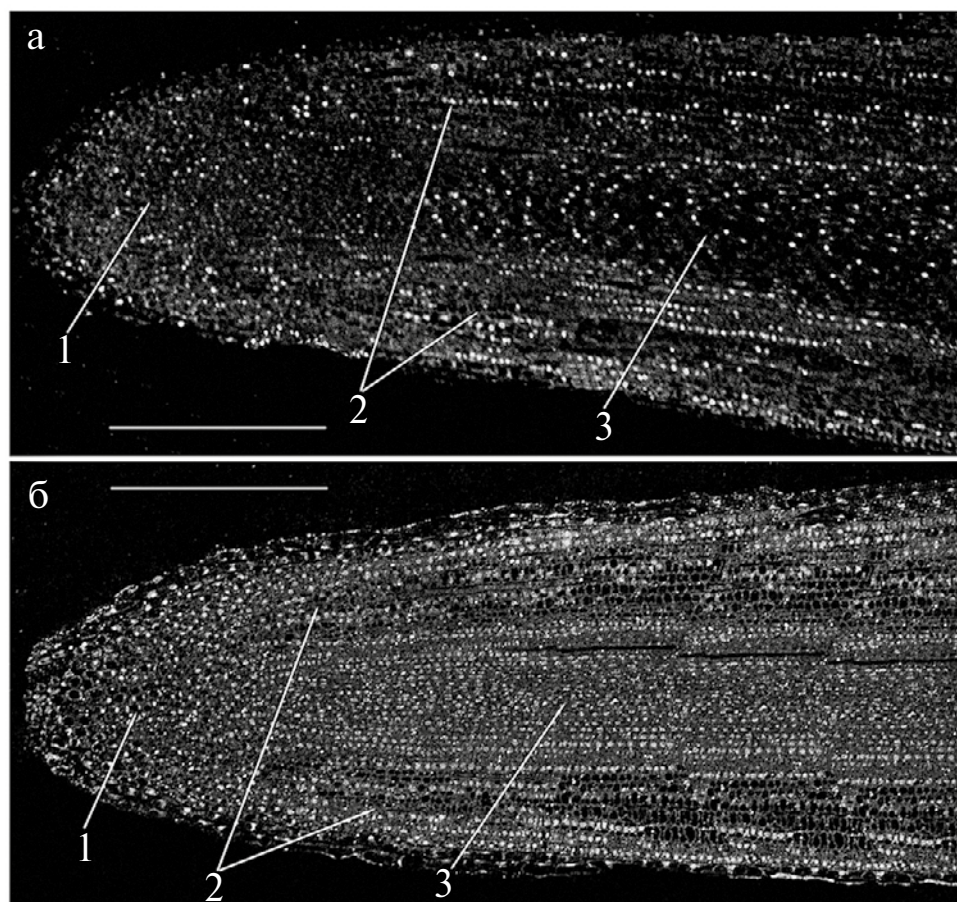


Рис. 5. Локализация жасмоновой кислоты на продольных срезах меристематической зоны корней 11-суточных контрольных нестрессированных растений (а) и через 4 сут на фоне засоления, вызванного добавлением 50 мМ хлорида натрия (б) в питательный раствор растений гороха. Линейка соответствует 500 $\mu\text{м}$; 1 – корневой чехлик, 2 – кора, 3 – центральный цилиндр.

Присутствие хлорида натрия в питательном растворе в течение 4-х сут увеличивало интенсивность свечения тканей растущей зоны корней, обработанных антителами к жасмоновой кислоте (рис. 56). Окрашивание было особенно заметно в области формирующегося в меристеме корня центрального цилиндра, свидетельствуя о повышении уровня жасмонатов в кончиках корней растений под влиянием засоления. Таким образом, повышенный уровень жасмонатов в кончиках корней стрессированных растений, зафиксированный даже через 4 сут на фоне засоления вполне мог быть источником накопления жасмонатов в побегах.

В литературе также имеются сведения об увеличении содержания жасмонатов в корнях растений при действии стрессовых факторов. Например, в работе [29], как и в случае с АБК [30], накопление жасмонатов при засолении связывали с дефицитом воды и снижением оводненности тканей. Показано увеличение под влиянием засоления экспрессии генов, контролирующих синтез жасмонатов [29].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты подтвердили, что синтезируемая в корнях жасмоновая кислота действует как сигнал, транспортируемый через ксилему и участвующий в контроле транспирации в условиях засоления. Жасмоновая кислота и жасмонаты, скорее всего, будут действовать совместно с АБК, что соответствует литературным данным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. El. Sabagh A., Islam M.S., Skalicky M., Ali Raza M., Singh K., Anwar Hossain M., Hossain A., Mahboob W., Iqbal M.A., Ratnasekera D., Singhal R.K., Ahmed S., Kumari A., Wasaya A., Sytar O., Brestic M., ÇIG F., Erman M., Habib Ur Rahman M., Ullah N., Arshad A. Salinity stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) in the changing climate: Adaptation and management strategies // *Front. Agron.* 2021. V. 3. P. 661932. DOI:10.3389/fagro.2021.661932
2. Navarro-Torre S., Garcia-Caparrós P., Nogales A., Abreu M.M., Santos E., Cortinha A.L., Caperta A.D. Sustainable agricultural management of saline soils in arid and semi-arid Mediterranean regions through halophytes, microbial and soil-based technologies // *Environ. Exp. Bot.* 2023. V. 212. P. 105397. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2023.105397
3. Lucas W.J., Groover A., Lichtenberger R., Furuta K., Yadav S.R., Helariutta Y., He X.Q., Fukuda H., Kang J., Brady S.M., Patrick J.W., Sperry J., Yoshida A., López-Millán A.-F., Grusak M.A., Kachroo P. The plant vascular system: Evolution, development and functions // *J. Integr. Plant Biol.* 2013. V. 55. P. 294–388. DOI: 10.1111/jipb.12041
4. Jackson M. Hormones from roots as signals for the shoots of stressed plants // *Trends Plant Sci.* 1997. V. 2. P. 22–28. DOI:10.1016/S1360-1385(96)10050-9
5. Davies W.J., Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1991. V. 42. P. 55–76. DOI:10.1146/annurev.pp.42.060191.000415
6. Wasternack C., Hause B. Jasmonates: Biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in *Annals of Botany* // *Ann. Bot.* 2013. V. 111. P. 1021–1058. DOI:10.1093/aob/mct067
7. Lacombe B., Achard P. Long-distance transport of phytohormones through the plant vascular system // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2016. V. 34. P. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.007>
8. Ali M.S., Baek K.-H. Jasmonic acid signaling pathway in response to abiotic stresses in plants // *Inter. J. Mol. Sci.* 2020. V. 21(2). P. 621, DOI:10.3390/ijms21020621
9. Li M., Wang F., Li S., Yu G., Wang L., Li Q., Zhu X., Li Z., Yuan L., Liu P. Importers drive leaf-to-leaf jasmonic acid transmission in wound-induced systemic immunity // *Mol. Plant.* 2020. V. 13. P. 1485–1498. DOI:10.1016/j.molp.2020.08.017
10. Abouelsaad I., Renault S. Enhanced oxidative stress in the jasmonic acid-deficient tomato mutant def-1 exposed to NaCl stress // *J. Plant Physiol.* 2018. V. 226. P. 136–144. DOI:10.1016/j.jplph.2018.04.009
11. Ahmad B., Raina A., Naikoo M.I., Khan S. Role of methyl jasmonates in salt stress tolerance in crop plants // *Plant Signal. Mol. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier*, 2019. P. 371–384. DOI:10.1016/B978-0-12-816451-8.00023-X
12. Liu H.R., Sun G.W., Dong L.J., Yang L.Q., Yu S.N., Zhang S.L., Liu J.F. Physiological and molecular responses to drought and salinity in soybean // *Biol. Plant.* 2017. V. 61. P. 557–564. DOI:10.1007/s10535-017-0703-1
13. Akhiyarova G., Vafina G., Veselov D., Kudoyarova G. Immunolocalization of jasmonates and auxins in pea roots in connection with inhibition of root growth under salinity conditions // *Inter. J. Mol. Sci.* 2023. V. 24. P. 15148. <https://doi.org/10.3390/ijms242015148>
14. Delgado C., Mora-Poblete F., Ahmar S., Chen J.T., Figueroa C.R. Jasmonates and plant salt stress: Molecular players, physiological effects, and improving tolerance by using genome-associated tools // *Inter. J. Mol. Sci.* 2021. V. 22. P. 3082. DOI:10.3390/ijms22063082

15. Kang D.-J., Seo Y.-J., Lee J.D., Ishii R., Kim K., Shin D., Park S., Jang S., Lee I.-J. Jasmonic acid differentially affects growth, ion uptake and abscisic acid concentration in salt-tolerant and salt-sensitive rice cultivars // J. Agron. Crop Sci. 2005. V. 191. P. 273–282. DOI:10.1111/j.1439-037X.2005.00153.x
16. Yoon J.Y., Hamayun M., Lee S.-K., Lee I.-J. Methyl jasmonate alleviated salinity stress in soybean // J. Crop. Sci. Biotechnol. 2009. V. 12. P. 63–68. DOI:10.1007/s12892-009-0060-5
17. Javid M.G., Sorooshzadeh A., Moradi F., Modarres Sanavy S.A.M., Allahdadi I. The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants // Aust. J. Crop. Sci. 2011. V. 5. P. 726–734.
18. Fricke W., Akhiyarova G., Veselov D., Kudoyarova G. Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate in re-sponse to salinity in barley leaves // J. Exp. Bot. 2004. V. 55. P. 1115–1123. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh117>
19. Förster S., Schmidt L.K., Kopic E., Anschütz U., Huang S., Schlücking K., Köster P., Waadt R., Larrieu A., Batistič O., Rodriguez P.L., Grill E., Kudla J., Becker D. Wounding-induced stomatal closure requires jasmonate-mediated activation of gork K⁺ channels by a Ca²⁺ sensor-kinase CBL1-CIPK5 complex // Dev. Cell. 2019. V. 48. P. 87–99. DOI:10.1016/j.devcel.2018.11.014
20. De Ollas C., Arbona V., Gómez-Cadenas A., Dodd I.C. Attenuated accumulation of jasmonates modifies stomatal responses to water deficit // J. Exp. Bot. 2018. V. 69. P. 2103–2116. DOI:10.1093/jxb/ery045
21. Veselov S.U., Kudoyarova G.R., Egutkin N.L., Gyulizade V.G., Mustafina A.R., Kof E.K. Modified solvent partitioning scheme providing increased specificity and rapidity of immunoassay for indole 3-acetic acid // Physiol. Plant. 1992. V. 86. P. 93–96.
22. Korobova A., Ivanov R., Timergalina L., Vysotskaya L., Nuzhnaya T., Akhiyarova G., Kusnetsov V., Veselov D., Kudoyarova G. Effect of low light stress on distribution of auxin (indole-3-acetic acid) between shoot and roots and development of lateral roots in barley plants // Biology. 2023. V. 12. P. 787. DOI:10.3390/biology12060787
23. Akhiyarova G.R., Ivanov R.S., Ivanov I.I., Finkina E.I., Melnikova D.N., Bogdanov I.V., Nuzhnaya T., Ovchinnikova T.V., Veselov D.S., Kudoyarova G.R. Effects of salinity and abscisic acid on lipid transfer protein accumulation, suberin deposition and hydraulic conductance in pea roots // Membranes. 2021. V. 11. P. 762. DOI:10.3390/membranes11100762
24. Passioura J.B., Munns R. Rapid environmental changes that affect leaf water status induce transient surges or pauses in leaf expansion rate // Austral. J. Plant Physiol. 2000. V. 27. P. 941–948.
25. Agurla S., Gahir Sh., Munemasa Sh., Murata Y., Raghavendra A.S. Mechanism of stomatal closure in plants exposed to drought and cold stress // Adv. Exp. Med. Biol. 2018. V. 1081. P. 215–232. DOI:10.1007/978-981-13-1244-1_1
26. Ахиярова Г.Р., Фрике В., Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Веселов С.Ю. Накопление и распределение АБК в тканях листа при кратковременном действии засоления указывает на ее роль в регуляции устьичной проводимости // Цитология. 2006. Т. 48(11). С. 918–923.
27. Шарипова Г.В., Иванов Р.С., Высоцкая Л.Б., Ахиярова Г.Р. Влияние засоления на устьичную и гидравлическую проводимость, а также на уровень аквапоринов в клетках листьев растений ячменя, различающихся по солеустойчивости // Biomcs. 2021. V. 13(3). P. 280–287. DOI:10.31301/2221-6197.bmcs.2021-19
28. Zabadal T.J. A water potential threshold for the increase of abscisic acid in leaves // Plant. Physiol. 1974. V. 53. P. 125–127. DOI:10.1104/pp.53.1.125
29. Valenzuela C.E., Acevedo-Acevedo O., Miranda G.S., Vergara-Barros P., Holuigue L., Figueroa C.R., Figueroa R.M. Salt stress response triggers activation of the jasmonate signaling pathway leading to inhibition of cell elongation in *Arabidopsis* primary root // J. Exp. Bot. 2016. V. 67. P. 4209–4220. DOI:10.1093/jxb/erw202
30. Sack L., John G.P., Buckley T.N. ABA Accumulation in dehydrating leaves is associated with decline in cell volume, not turgor pressure // Plant Physiol. 2018. V. 176. P. 489–495. DOI:10.1104/pp.17.01097

Participation of Jasmonic Acid in the Long-Distance Signalling from Roots to Shoots of Peas Plants under Salinity

G. R. Akhiyarova^{a,#}, G. Kh. Vafina^a, A. V. Korobova^a, I. I. Ivanov^a, A. R. Giniyatullin^{a,b}, E. R. Gaffarova^{a,b}, M. I. Garipova^b, G. R. Kudoyarova^a

^a*Ufa Institute of Biology of Ufa Federal Research Center of the RAS,
prosp. October 69, Ufa 450054, Bashkortostan, Russia*

^b*Ufa University of Science and Technology,
ul. Zaki Validi 32, Ufa 450076, Bashkortostan, Russia*

[#]*E-mail: akhiyarova@rambler.ru*

Jasmonic acid (JA) and its derivatives are involved in the adaptation of plants to biotic and abiotic stresses, including salinization. However, there is insufficient information about the role of JA in the transmission of signals from organ to organ under the local action of abiotic factors. The signaling role of JA in connection with the reaction of shoots to salinization of the root environment of pea plants has been studied. The results of the effect of salinization on changes in the content of JA in the growing and conducting zones of roots and xylem sap, as well as the localization of JA and abscisic acid (AA) in the leaves of stressed plants due to changes in their transpiration level are presented. The content and localization of JA in leaves and roots of plants were evaluated by immunohistochemical method using specific antibodies. The purpose of this study is to check whether salinity-induced changes in the concentration of JA in roots and xylem sap can explain the accumulation of these hormones in leaves and related transpiration changes.

Keywords: *Pisum sativum*, salinity, transpiration, jasmonic acid, signaling, xylem, stomata, immunolocalization.