

アブシシン酸の多様な機能

岡本 昌憲¹

¹宇都宮大学 バイオサイエンス教育研究センター
〒321-8505 栃木県宇都宮市峰町 350

Various physiological functions of abscisic acid

Masanori Okamoto¹

¹Center for Bioscience Research and Education, Utsunomiya University,
350 Mine-cho, Utsunomiya, Tochigi 321-8505, Japan

Keywords: abscisic acid, anthocyan, flowering, morphogenesis, root growth

DOI: 10.24480/bsj-review.13b2.00225

1. はじめに

植物ホルモンのアブシシン酸 (ABA) は乾燥ストレス応答, 気孔閉鎖, 種子休眠に主要な役割を果たす。ABA の代謝制御や受容体以降のシグナル伝達経路が明らかにされたことで, 先述した主要な ABA の生理作用を引き起こす分子機構の理解が進んだ。しかし, 他の植物ホルモンにも見られるように ABA の生理作用は多面的である。ABA の主要な生理作用の分子機構については, これまでの解説書や総説を参考にして頂き (浅見 and 柿本 2016; Marion-Poll and Seo 2019; Zhang 2014), ここでは ABA の生理作用としては脇役な部分になるかもしれないが, 植物の生活環における ABA の様々な機能についてスポットを当てて解説したい。

2. ABA による開花制御 (図1参照)

ABA は開花制御に関して対照的な作用を持つ (Shu et al. 2018)。ABA が開花を抑制する場合もあれば, 促進する場合もある。なぜこのように相反する生理作用が存在し, それらがどのように制御されているのかが, 徐々に明らかになってきた。まずは, ABA が開花を遅延することについて説明する。多くの植物種で ABA は開花を抑制することが知られている。ABA を散布することでも開花が遅くなることから (Wang et al. 2013), ABA は開花に対して負に制御するシグナル分子といえる。また, ABA 欠損変異株のシロイヌナズナを土で生育させると野生株よりも早く花が咲き, 一方で ABA を蓄積した変異株は開花が遅い形質を示す。そして, ABA のシグナル因子等 (ABI3, ABI4, ABI5 転写因子) などを過剰発現させたトランスジェニック植物の開花も遅くなる (Kurup et al. 2000; Zhang et al. 2005; Shu et al. 2016; Foyer et al. 2012; Wang et al. 2013)。ABA が増加するこ

とで, ABA のシグナル伝達を介して ABI3, ABI4, ABI5 の転写因子などが開花抑制因子である *FLC* 遺伝子の発現量を高め, 開花スイッチである FT タンパク質や開花制御転写因子 *SOC1* の遺伝子発現を抑制する (Shu et al. 2016; Wang et al. 2013)。また一方で, ABI4 転写因子は, 植物体におけるジベレリン(GA)の量を抑制することで開花を抑制する (Shu et al. 2016)。これらの分子機構によって, ABA は開花抑制に作用すると考えられる。

一方で, ABA が開花を促進する事例も報告されている (Martignago et al. 2020)。植物にとって深刻な乾燥ストレスが訪れる前に開花を早め, 種子を付けることができれば, 植物の生存戦略として有効である。乾燥によって増加した ABA が乾燥逃避のための開花を引き起こす分子シグナルとして作用する報告例がある。乾燥ストレスによって増加した ABA は bZIP 転写因子の ABF3 や ABF4 を活性化するが, *abf3* と *abf4* の 2 重変異株では開花遅延の形質を示す (Hwang et al. 2019; Yoshida et al. 2010)。そのため, この両者の転写因子は開花制御因子を制御することが予想され, *abf3* と *abf4* の 2 重変異株では転写因子 *SOC1* 遺伝子の発現が抑制されていた (Hwang et al., 2019)。ABF3 と ABF4 転写因子は *SOC1* 遺伝子のプロモーターには直接結合はせず, 転写因子 NF-YC と複合体を形成することで, NF-YC 転写因子が *SOC1* 遺伝子のプロモーターに結合する (Hwang et al. 2019)。そして, この複合体は, *SOC1* 遺伝子の転写を促進し, 乾燥逃避のために早期に開花をもたらす。また, 乾燥誘導性の ABA は概日時計の制御因子である GIGANTEA (GI) を介して *CONSTANS* (CO) をポジティブに制御することで, *FT* 遺伝子の発現を高め, 長日環境下における乾燥ストレス誘導性の開花を引き起こすことも示唆されている (Riboni et al. 2016)。このように, ABA が開花制御に対して異なる ABA シグナル伝達経路を介して対照的な作用を持つ分子機構が示されたものの, どのようにそれらの制御機能が切り替わるのかは, 未だ明確ではない。

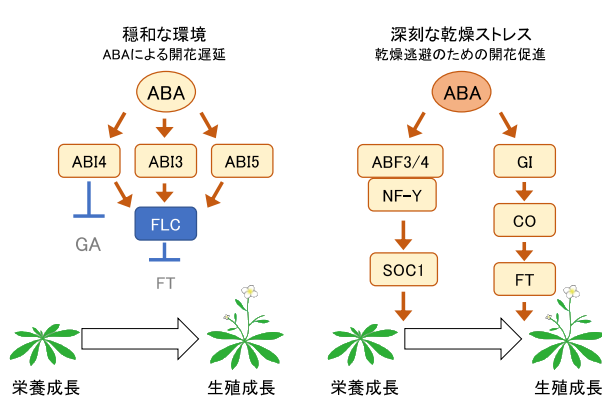


図 1. ABA による開花制御

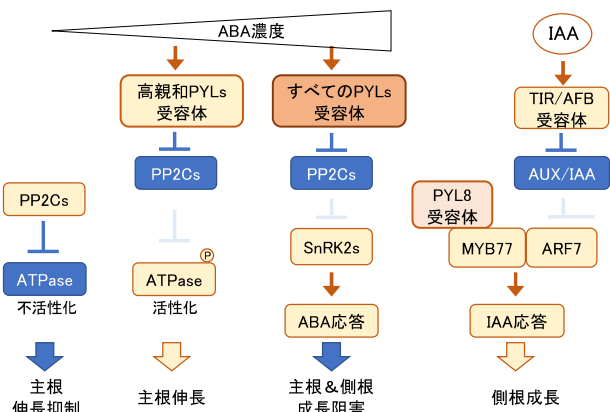


図 2. ABA による根の成長制御

3. ABA による根の成長制御 (図 2 参照)

ABA は根の形態や成長を制御する。低濃度の ABA は主根の成長を促進することが古くから知られていたが, この分子機構はこれまで不明であった (Mc Adam et al. 2016; Saab

et al. 1990; Spollen et al. 2000)。ABA シグナル因子の負の制御因子である 2 型タンパク質脱リン酸化酵素 (PP2C) の多重変異株 (*abi1-2/abi2-2/hab1-1/pp2ca-1* の四重変異株, 以下 *Qabi2-2* 変異株) は, 僅かに ABA 感受性が向上しており, 主根の伸長が野生株に比べて長い形質を示す (Miao et al. 2021)。この形質は低濃度の ABA を野生株に投与したときと同様の形質を示す。細胞伸長に関わる ATP 加水分解酵素(ATPase)の阻害剤を投与することで, 低濃度の ABA 投与や *Qabi2-2* 変異株における根の伸長促進が阻害されることから, 低濃度の ABA は ATPase の活性化を促進していると予想された。実際に, 低濃度の ABA 投与や *Qabi2-2* 変異株の主根の伸長領域領域では, 細胞内からアポプラストへのプロトン流出量が増加しており, ATPase の活性化も起きていた。このことから, オーキシンの生理作用で見られるように, 低濃度の ABA はアポプラストの酸性化を引き起こし, これに伴い細胞壁分解酵素の活性化によって細胞壁が緩み, 細胞伸長が起きていると考えられる。では, どのように ABA シグナル因子が ATPase の活性を制御しているのだろうか? ABA シグナル伝達因子の PP2C のメンバーである ABI1 は ATPase の AHA2 に結合し, AHA2 を脱リン酸化している事が示された。つまり, 低濃度の ABA は高親和性型 ABA 受容体を介して PP2C の活性を抑制する。その結果, ATPase のリン酸化状態が維持され, アポプラストへのプロトン流出量増加による酸性化によって, 根の細胞伸長が起ることが示されている。

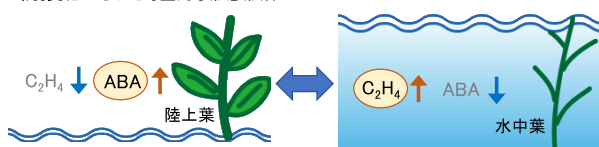
一方で, 根における ABA 濃度が高くなると, 主根の伸長阻害が起きる。シロイヌナズナでは, ABA 受容体遺伝子が 14 種類も重複しているが, そのうち主に PYL8 受容体が根の伸長阻害に関わる (Antoni et al. 2013)。*pyl8* 変異株は他の ABA 受容体が機能していても, ABA による主根の伸長阻害が緩和される (Antoni et al. 2013)。興味深いことに PYL8 受容体は他の ABA 受容体とは異なり, ABA によって受容体タンパク質が安定化し, 核内に蓄積する (Belda-Palazon et al. 2018)。PYL8 による ABA シグナル因子群の活性化によって主根の成長阻害を引き起こすと考えられる。また, ABA と側根の関係においては, ABA 濃度が高くなると側根の伸長成長が抑制されるが, *pyl8* 変異株では興味深いことに側根の伸長阻害がさらに強まる (Zhao et al. 2014)。このことから, PYL8 受容体と側根成長に関わる因子との相互作用が示唆された。実際に, PYL8 受容体は転写因子 MYB44, MYB73, MYB77 と ABA 非依存的に結合する。MYB77 転写因子は, オーキシン応答性 *IAA7*, *IAA17*, *IAA19*, *GH3* や *PINI* 遺伝子などのプロモーターに結合し, これら遺伝子の転写を活性化する。この活性化は PYL8 受容体タンパク質と MYB77 転写因子が共発現することで, オーキシン応答性遺伝子の発現が向上することから, PYL8 受容体は側根の成長にポジティブに作用する機能を有することが示されている。ただし, *pyl8* 変異株では IAA の投与によって側根の伸長阻害が緩和する。このことから, MYB77 転写因子は IAA シグナル伝達経路と PYL8 受容体がそれぞれ独立した形で制御されるものと考えられている。しかし, 開花制御と同じように, 根における ABA の濃度変化が起こった場合に, どのように根の伸長促進と成長阻害の制御機構が切り替わるのかは不明なままである。

4. ABAによる地上部の形態形成（図3参照）

周囲の環境変化に応じて生じる葉の形態と ABA の関わりについては、特に水辺に生息する植物でその作用機構の解明が進められている。チョウジタデ属アカバナ科の *Ludwigia arcuata*, オオバコ科アワゴケ属の *Callitriche palustris* やその他の水草の多くは、水中では水中葉を形成し、葉が水上にあると陸上葉を形成する (Kuwabara et al. 2003; Koga et al. 2021)。一般的に、水中葉は形態的に細く、全体的に柔らかいのにに対して、陸上葉は葉が丸く、茎が太く、しっかりしている。環境に応じて水中葉と陸上葉が可塑的に形成される異形葉性は、植物ホルモンの ABA とエチレンが大きく影響している。水中葉の内生 ABA 量は陸上葉に比べて低い。エチレンは水に溶解難いため、水中で形成される水中葉ではエチレン内生量が強く維持され、水上ではエチレンが大気中に容易に拡散するため、陸上葉ではエチレン内生量が低い。水中に ABA やエチレン作用阻害剤を与えて生育させると、水中であっても陸上葉が形成される (Kuwabara et al. 2003; Koga et al. 2021)。つまり、陸上葉の形成にはエチレン作用の減衰、あるいは ABA 作用が強くなることが必要である。一方で、水中葉の形成には植物種によって制御が異なることが示されている。*Ludwigia arcuata* はエチレンの投与によって、陸上でも水中葉を形成させることができる (Kuwabara et al. 2003)。これに対して、*Callitriche palustris* L. ではエチレンや GA の複合処理によっても水中葉が形成されることがないため、さらにほかの制御因子が必要であることが示唆されている (Koga et al. 2021)。陸上葉では、ABA や他の植物ホルモンが相互作用して、葉の形態や気孔分化に関係する様々な因子がトランスクリプトーム解析から見出されているが、どのようなシグナル伝達経路を介して制御されているのかは明確ではない。

浮きイネやタデ科スイバ属の *Rumex palustris* は、大雨や洪水などによって植物が冠水すると、水中での嫌気環境を回避するために器官の一部を伸長させる (Kende et al. 1998; Voesenek et al. 1997)。この時に相互作用するのも、エチレンと ABA である。水の中ではエチレンは拡散しにくいために、エチレンが植物体内にとどまり濃度が高くなる。その結果、ABA が減少して、GA の内生量が増加することで、浮きイネではシュートが伸長し (Kende et al. 1998)、*Rumex palustris* では葉柄が伸長する (Benschop et al. 2005)。

環境変化に応じた可塑的な形態形成



冠水による器官の伸長

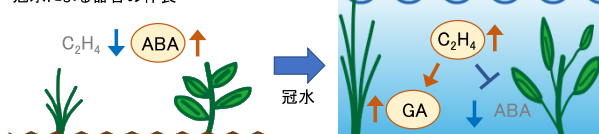


図 3. ABA による地上部の形態形成

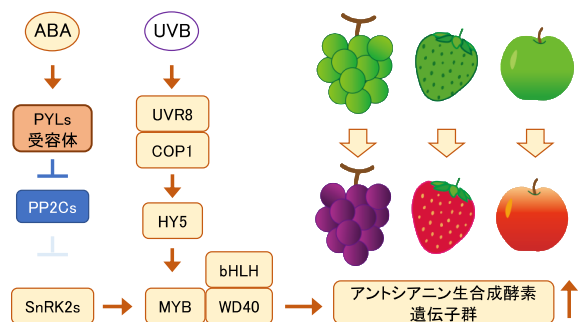


図 4. ABA と色素蓄積

これら両者では、冠水中でも ABA を投与することで器官の伸長が抑制されることや、陸上でもエチレンを投与することで、内生 ABA 量が減少し、器官の伸長が起こることから、双子葉植物と単子葉植物という異なる植物種でも冠水応答で利用されるホルモンは類似している。特に、エチレンに応答して内生 ABA 量が減少する際には、ABA を不活性化する鍵酵素遺伝子 (*CYP707A*) の発現が顕著に上昇することから、エチレンの下流シグナル転写因子が *CYP707A* 遺伝子の発現を制御していると思われる (Saika et al. 2007)。このように環境変化に応じて ABA 量が変化し、他のホルモンとの相互作用によって可塑的に形質を変化させる機能がある。

5. ABA と色素蓄積 (図 4 参照)

イチゴ、ブドウ、リンゴなど多くの果物で、ABA が果皮のアントシアニン蓄積や果実の成熟に関与ことが報告されている (An et al. 2018; Chai et al. 2011; Peppi et al. 2006)。植物がアントシアニンを蓄積する生理的意義は、紫外線をクエンチングする働きや環境ストレスの際に発生する活性酸素に対するスカベンジャー作用を有することで、細胞を保護することである。一方で、園芸的な側面からは、果物の鮮やかな色彩は、品質指標の一部として重要であり、果物の価格に影響する。ブドウでは、果実成熟の際に、内生 ABA 量が急激に増加し、この増加に伴い果皮のアントシアニン蓄積に加えて、糖の蓄積、有機酸の低下、果物の軟化も起こる (Kuhn et al. 2014)。また、果実成熟の際に、外から ABA を投与することでも、果皮のアントシアニン蓄積を促進することができるが、単独投与よりも複数回投与で効果が高い (Koyama et al. 2018)。イチゴでは、ABA 受容体を可食部の花託で部分的にジーンサイレンシングを起こすことで、その部位のアントシアニン蓄積が抑制されることから、アントシアニンの蓄積は ABA 受容体を介して引き起こされる事が示されている (Chai et al. 2011)。ABA 受容体以降のシグナル経路を介して、ABA はアントシアニン生合成の鍵転写因子である MYB 転写因子の遺伝子発現を増加させる。そして MYB 転写因子の発現増加に伴い、フェニルアラニンアンモニアリアーゼ (*PAL*) 遺伝子、カルコンシンターゼ (*CHS*) 遺伝子、フラバノン-3-ジオキシゲナーゼ (*F3H*) 遺伝子、ジヒドロフラボノール還元酵素 (*DFR*) 遺伝子とその下流アントシアニン生合成酵素遺伝子群の発現誘導が起きる (Koyama et al. 2010; Koyama et al. 2018)。しかしながら、果皮におけるアントシアニンの蓄積誘導には紫外線が必須である。紫外線の UVB が UVR8 受容体を介して MYB 転写因子を活性化させ、アントシアニン生合成酵素遺伝子群の発現が高まり、アントシアニンの蓄積が起こる (Zoratti et al. 2014)。ABA が UVB シグナル伝達経路によって誘導されるアントシアニン生合成の制御機構とどのように関わっているのか、その詳細な分子機構の解明が期待される。

6. おわりに

これまで、ABA 生理作用の理解には、遺伝学的な材料が利用できる植物を中心に精力的に行われてきた。次世代シーケンスの出現により、非モデル植物でも分子レベルの解

析が展開できるようになり、研究対象の植物が変わるだけで思いがけない ABA の働きを知ることができる。今回は紹介しなかったが、アフリカで甚大な農業被害をもたらす根寄生雑草のストライガは、乾燥地にもかかわらず ABA の生理機能を低下させている。ABA の感受性を低下させることで、自身の蒸散量が盛んになり、その結果、宿主の根における連結部を介して水の流れを自身に傾かせる。こうして、ストライガは乾燥条件下で宿主から養水分を効率的に奪取する生存戦略を取っている (Fujioka et al. 2019)。このように、今後は、多様な植物がもつユニークな ABA 生理作用の理解が進むのかもしれない。しかしながら、非モデル植物は依然として、遺伝子ノックアウトや遺伝子過剰発現株などの研究材料を容易に用いることはできない。非モデル植物の遺伝子機能を明らかにするために、モデル植物のシロイヌナズナやイネを利用する事はこれまでも行われてきたが、例えば ABA の作用を打ち消す分子ツールである ABA アンタゴニストや ABA 生合成阻害剤などを分子生物学的解析と併用することで (Dejonghe et al. 2018)、分子遺伝学でカバーしきれない部分を補い、新たな ABA の生理作用の発見や分子制御機構を明らかにすることができるだろう。

引用文献

- 浅見忠男, 柿本辰男 (2016) 新しい植物ホルモンの科学 第3版. ISBN 978-4-06-153452-0
- An JP, Yao JF, Xu RR, You CX, Wang XF, Hao YJ. (2018) Apple bZIP transcription factor MdbZIP44 regulates abscisic acid-promoted anthocyanin accumulation. *Plant Cell Environ* 41:2678-2692. doi: 10.1111/pce.13393
- Antoni R, Gonzalez-Guzman M, Rodriguez L, Peirats-Llobet M, Pizzio GA, Fernandez MA, De Winne N, De Jaeger G, Dietrich D, Bennett MJ, Rodriguez PL. (2013) PYRABACTIN RESISTANCE1-LIKE8 plays an important role for the regulation of abscisic acid signaling in root. *Plant Physiol* 161:931-941. doi: 10.1104/pp.112.208678
- Belda-Palazon B, Gonzalez-Garcia MP, Lozano-Juste J, Coego A, Antoni R, Julian J, Peirats-Llobet M, Rodriguez L, Berbel A, Dietrich D, Fernandez MA, Madueno F, Bennett MJ, Rodriguez PL. (2018) PYL8 mediates ABA perception in the root through non-cell-autonomous and ligand-stabilization-based mechanisms. *Proc Natl Acad Sci USA* 115:e11857-11863. doi: 10.1073/pnas.1815410115
- Benschop JJ, Jackson MB, Guhl K, Vreeburg RA, Croker SJ, Peeters AJ, Voesenek LA. (2005) Contrasting interactions between ethylene and abscisic acid in *Rumex* species differing in submergence tolerance. *Plant J* 44:756-768. doi: 10.1111/j.1365-3113.2005.02563.x.
- Chai YM, Jia HF, Li CL, Dong QH, Shen YY. (2011) FaPYR1 is involved in strawberry fruit ripening. *J Exp Bot* 62:5079-5089. doi: 10.1093/jxb/err207
- Dejonghe W, Okamoto M, Cutler SR. (2018) Small Molecule Probes of ABA Biosynthesis and Signaling. *Plant Cell Physiol* 59:1490-1499. doi: 10.1093/pcp/pcy126
- Foyer CH, Kerchev PI, Hancock RD. (2012) The ABA-INSENSITIVE-4 (ABI4) transcription

- factor links redox, hormone and sugar signaling pathways. *Plant Signal Behav* 7:276-281. doi: 10.4161/psb.18770
- Fujioka H, Samejima H, Suzuki H, Mizutani M, Okamoto M, Sugimoto Y. (2019) Aberrant protein phosphatase 2C leads to abscisic acid insensitivity and high transpiration in parasitic *Striga*. *Nat Plants* 5:258-262. doi: 10.1038/s41477-019-0362-7
- Hwang K, Susila H, Nasim Z, Jung JY, Ahn JH. (2019) Arabidopsis ABF3 and ABF4 Transcription Factors Act with the NF-YC Complex to Regulate SOC1 Expression and Mediate Drought-Accelerated Flowering. *Mol Plant* 12:489-505. doi: 10.1016/j.molp.2019.01.002
- Kende H, van der Knaap E, Cho HT. (1998) Deepwater rice: A model plant to study stem elongation. *Plant Physiol* 118:1105-1110. doi: 10.1104/pp.118.4.1105
- Koga H, Kojima M, Takebayashi Y, Sakakibara H, Tsukaya H. (2021) Identification of the unique molecular framework of heterophylly in the amphibious plant *Callitriche palustris* L. *Plant Cell* 33:3272-3292. doi: 10.1093/plcell/koab192
- Koyama K, Sadamatsu K, Goto-Yamamoto N. (2010) Abscisic acid stimulated ripening and gene expression in berry skins of the Cabernet Sauvignon grape. *Funct Integr Genomics* 10:367-381. doi: 10.1007/s10142-009-0145-8
- Koyama R, Roberto SR, de Souza RT, Borges WFS, Anderson M, Waterhouse AL, Cantu D, Fidelibus MW, Blanco-Ulate B. (2018) Exogenous Abscisic Acid Promotes Anthocyanin Biosynthesis and Increased Expression of Flavonoid Synthesis Genes in *Vitis vinifera* x *Vitis labrusca* Table Grapes in a Subtropical Region. *Front Plant Sci* 9:323. doi: 10.3389/fpls.2018.00323
- Kuhn N, Guan L, Dai ZW, Wu BH, Lauvergeat V, Gomes E, Li SH, Godoy F, Arce-Johnson P, Delrot S. (2014) Berry ripening: recently heard through the grapevine. *J Exp Bot* 65:4543-4559. doi: 10.1093/jxb/ert395
- Kurup S, Jones HD, Holdsworth MJ. (2000) Interactions of the developmental regulator ABI3 with proteins identified from developing Arabidopsis seeds. *Plant J* 21:143-155. doi: 10.1046/j.1365-3113x.2000.00663.x
- Kuwabara A, Ikegami K, Koshihara T, Nagata T. (2003) Effects of ethylene and abscisic acid upon heterophylly in *Ludwigia arcuata* (Onagraceae). *Planta* 217:880-887. doi: 10.1007/s00425-003-1062-z
- Marion-Poll A, Seo M (2019) *Abscisic Acid in Plants*. Academic Press. ISBN 0081026218
- Martignago D, Siemiatkowska B, Lombardi A, Conti L. (2020) Abscisic Acid and Flowering Regulation: Many Targets, Different Places. *Int J Mol Sci* 21. doi: 10.3390/ijms21249700
- McAdam SA, Brodribb TJ, Ross JJ. (2016) Shoot-derived abscisic acid promotes root growth. *Plant Cell Environ* 39:652-659. doi: 10.1111/pce.12669
- Miao R, Yuan W, Wang Y, Garcia-Maquilon I, Dang X, Li Y, Zhang J, Zhu Y, Rodriguez PL, Xu W. (2021) Low ABA concentration promotes root growth and hydrotropism through relief of

- ABA INSENSITIVE 1-mediated inhibition of plasma membrane H(+)-ATPase 2. *Sci Adv* e7. doi: 10.1126/sciadv.abd4113
- Peppi MC, Fidelibus MW, Dokoozlian N. (2006) Abscisic Acid Application Timing and Concentration Affect Firmness, Pigmentation, and Color of Flame Seedless' Grapes. *HortScience* 41:1440-1445. doi: 10.21273/HORTSCI.41.6.1440
- Riboni M, Robustelli Test A, Galbiati M, Tonelli C, Conti L. (2016) ABA-dependent control of GIGANTEA signalling enables drought escape via up-regulation of FLOWERING LOCUS T in *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot* 67:6309-6322. doi: 10.1093/jxb/erw384
- Saab IN, Sharp RE, Pritchard J, Voetberg GS. (1990) Increased endogenous abscisic Acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiol* 93:1329-1336. doi: 10.1104/pp.93.4.1329
- Saika H, Okamoto M, Miyoshi K, Kushiro T, Shinoda S, Jikumaru Y, Fujimoto M, Arikawa T, Takahashi H, Ando M et al. (2007) Ethylene promotes submergence-induced expression of OsABA8ox1, a gene that encodes ABA 8'-hydroxylase in rice. *Plant Cell Physiol* 48:287-298. doi: 10.1093/pcp/pcm003
- Shu K, Chen Q, Wu Y, Liu R, Zhang H, Wang S, Tang S, Yang W, Xie Q. (2016) ABSCISIC ACID-INSENSITIVE 4 negatively regulates flowering through directly promoting *Arabidopsis* FLOWERING LOCUS C transcription. *J Exp Bot* 67:195-205. doi: 10.1093/jxb/erv459
- Shu K, Luo X, Meng Y, Yang W. (2018) Toward a Molecular Understanding of Abscisic Acid Actions in Floral Transition. *Plant Cell Physiol* 59:215-221. doi: 10.1093/pcp/pcy007
- Spollen WG, LeNoble ME, Samuels TD, Bernstein N, Sharp RE. (2000) Abscisic acid accumulation maintains maize primary root elongation at low water potentials by restricting ethylene production. *Plant Physiol* 122:967-976. doi: 10.1104/pp.122.3.967
- Voesenek L, Vriezen WH, Smekens M, Huitink F, Bogemann GM, Blom C. (1997) Ethylene Sensitivity and Response Sensor Expression in Petioles of *Rumex* Species at Low O₂ and High CO₂ Concentrations. *Plant Physiol* 114:1501-1509. doi: 10.1104/pp.114.4.1501
- Wang Y, Li L, Ye T, Lu Y, Chen X, Wu Y. (2013) The inhibitory effect of ABA on floral transition is mediated by ABI5 in *Arabidopsis*. *J Exp Bot* 64:675-684. doi: 10.1093/jxb/ers361
- Yoshida T, Fujita Y, Sayama H, Kidokoro S, Maruyama K, Mizoi J, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. (2010) AREB1, AREB2, and ABF3 are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation. *Plant J* 61:672-685. doi: 10.1111/j.1365-313X.2009.04092.x
- Zhang D-P (2014) *Abscisic acid: metabolism, transport and signaling*. Springer. ISBN 9401794243. ISBN: 9401794243
- Zhang X, Garreton V, Chua NH. (2005) The AIP2 E3 ligase acts as a novel negative regulator of ABA signaling by promoting ABI3 degradation. *Genes Dev* 19:1532-1543. doi:

10.1101/gad.1318705

- Zhao Y, Xing L, Wang X, Hou YJ, Gao J, Wang P, Duan CG, Zhu X, Zhu JK. (2014) The ABA receptor PYL8 promotes lateral root growth by enhancing MYB77-dependent transcription of auxin-responsive genes. *Sci Signal* 7:ra53. doi: 10.1126/scisignal.2005051
- Zoratti L, Karppinen K, Luengo Escobar A, Haggman H, Jaakola L. (2014) Light-controlled flavonoid biosynthesis in fruits. *Front Plant Sci* 5:534. doi: 10.3389/fpls.2014.00534