

# Revisión

## INTERACCIONES HORMONALES EN LA RESPUESTA FRENTE AL ESTRÉS ABIÓTICO

Carlos de Ollas, Matías Manzi y Vicent Arbona\*

Departamento de Ciencias Agrarias y del Medio Natural, Universitat Jaume I, Campus Riu Sec, E-12071, Castelló de la Plana, España

\*vicente.arbona@camn.uji.es

Los organismos sésiles como las plantas no pueden escapar de las condiciones adversas que frecuentemente afectan su crecimiento y desarrollo. Las plantas disparan diferentes mecanismos para ajustarse a las condiciones de estrés abiótico, entre ellos la modificación de la expresión génica, la actividad de proteínas o la síntesis de metabolitos. Estos procesos deben estar perfectamente coordinados para lograr una respuesta eficiente y es en este aspecto donde las fitohormonas juegan un papel relevante, siendo los compuestos responsables de la transducción de las señales en la célula vegetal. El ácido abscísico (ABA) constituye una de las hormonas más importantes en la respuesta de las plantas a los estreses abióticos, regulando procesos que permiten tolerar o resistir dichas condiciones. Sin embargo, en esta revisión se mostrarán datos que involucran a otras hormonas y a la acción conjunta de varios de estos compuestos en la señalización frente a condiciones ambientales adversas más relevantes.

### Interacciones del ABA en condiciones de estrés abiótico

El ABA juega un papel importante en el proceso de adaptación de las plantas a condiciones adversas, regulando procesos como el cierre estomático (Eyidogan et al. 2012), la desecación progresiva (Ye et al. 2012), la senescencia (Kato et al. 2006) y la abscisión de órganos (Gómez-Cadenas et al. 1996; 1998; 2000). Todos estos ajustes fisiológicos tienen como objetivo evitar (o al menos, retrasar) los efectos perniciosos del estrés abiótico sobre la fisiología de las plantas. Hoy en día parece claro que gran parte de los efectos del ABA sobre el metabolismo vegetal se llevan a cabo mediante interacciones con otros efectores o reguladores del crecimiento.

La acumulación de ABA en las células de las plantas es una de las respuestas más rápidas al estrés ambiental, siendo además, uno de los factores esenciales que desencadena el cierre estomático, el cual, a su vez reduce las pérdidas de agua debidas a la transpiración (Dodd et al. 2009).

De hecho, mutantes deficientes en la biosíntesis, percepción o transducción de señal de ABA están también comprometidos en su capacidad para regular las pérdidas de agua incluso en condiciones no estresantes, exhibiendo éstas un fenotipo denominado *wilty* (Verslues y Bray 2006; Dodd et al. 2009). Sin embargo, evidencias experimentales recientes indican que aparte del ABA, otros reguladores como los brasinosteroides (BR), el ácido salicílico (SA), el ácido jasmónico (JA) y el óxido nítrico (NO) tienen un efecto similar sobre el cierre estomático *in vivo* (Peleg y Blumwald 2011). El modelo, tal y como es presentado en Acharya y Assmann (2009) muestra un papel central del ABA tanto en el cierre estomático como en la inhibición de su apertura (Figura 1).

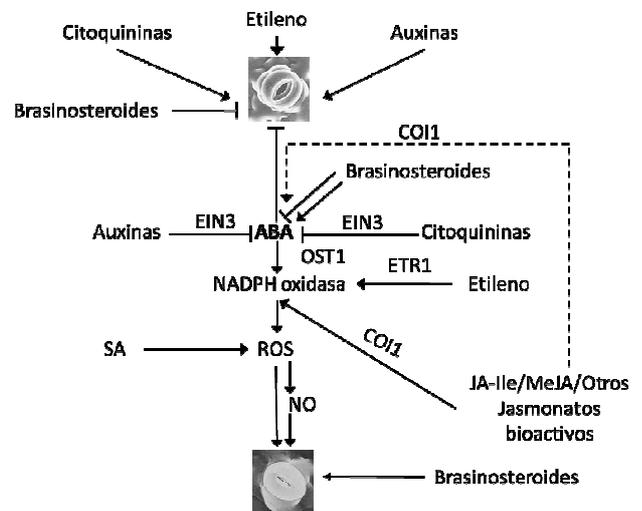


Figura 1. Interacciones del ABA con otras hormonas en la regulación de la apertura estomática. Adaptado de Acharya y Assmann (2009).

El ABA induciría la actividad de una oxidasa NADPH a través de OST1, la cual es una proteína quinasa 2C SnRK2 que actúa aguas abajo de ABI2, una proteína fosfatasa 2C. En este punto ABA podría actuar de forma sinérgica con la hormona gaseosa etileno, ya que ésta también contribuye a la activación de la oxidasa NADPH a través de la ruta de ETR1. Este

mecanismo también postularía que jasmonatos como JA-Ile o MeJA activarían a la oxidasa NADPH. Respecto a este hecho, es posible que esto ocurra a través de señalización dependiente de ABA (de Ollas et al. 2013). A su vez, la oxidasa NADPH dispararía la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) las cuales iniciarían el cierre estomático (Acharya y Assmann 2009). Parece que el NO podría ser un intermediario clave en la cadena de señalización dependiente de ABA que desemboca en el cierre estomático (Hancock et al. 2011), debido a que se han presentado evidencias de la acumulación de NO en las células guarda durante el proceso de cierre estomático regulado por ABA (Neill et al. 2002), además de en otros procesos donde también está involucrado el ABA (Zhang et al. 2009). Esta producción de NO parece estar inducida por ABA en asociación con la producción de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> por la oxidasa NADPH (Bright et al. 2006). Sin embargo, parece que la acumulación de NO no es necesaria para llevar a cabo el cierre estomático en hojas deshidratadas (Ribeiro et al. 2009). Por lo tanto, la producción de ROS elicada por el estrés estaría integrada en la ruta de señalización, la cual incluiría al ABA como modulador y la producción de NO mediada por ROS como un efector que llevaría finalmente a las respuestas fisiológicas.

Aparte de las respuestas al déficit hídrico, el ABA y el NO también interactúan en respuestas a la radiación UV-B. En condiciones de exposición a UV-B la concentración de ABA aumenta al igual que la concentración de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> y NO en los tejidos expuestos. Sin embargo, se encontró que un mutante vivíparo de maíz con mayor sensibilidad a la radiación UV-B presentaba menores acumulaciones de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> y NO. Tras tratar a estas plantas con ABA se recuperaron las respuestas descritas en el genotipo silvestre (Hancock et al. 2011).

Además de la regulación hormonal también existen otros factores que afectan a la capacidad del ABA para regular el movimiento estomático como por ejemplo, la edad de la hoja. Se ha demostrado en varias especies cómo el ABA es menos efectivo en términos de control estomático en las hojas viejas en comparación con hojas jóvenes. Chen et al. (2013) relacionaron este fenómeno con la modulación por etileno ya que comprobaron que la inhibición de la percepción del etileno mediante la aplicación de 1-metilciclopropeno era capaz de rescatar parcialmente el cierre estomático dependiente de ABA en hojas viejas de trigo. De forma sorprendente, una sobreacumulación de etileno en el mutante de Arabidopsis *eto1-1* era capaz de impedir el cierre estomático (Tanaka et al.

2005). De hecho, este efecto parece ser específico de la señalización dependiente de ABA ya que no tiene ningún efecto sobre el cierre estomático inducido por la oscuridad. No obstante, debido a que el etileno por sí solo promueve el cierre estomático, probablemente exista un amplio abanico de interacciones hormonales. En raíces de citrus en condiciones de sequía severa se encontró un tipo diferente de interacción entre ABA y etileno. En este sistema se necesitaba de la acumulación de ABA para el inicio de la biosíntesis de ACC (Gómez-Cadenas et al. 1996).

Las plantas tienen que integrar procesos de crecimiento y desarrollo con estímulos ambientales por lo que parece razonable que existan interacciones entre ABA y otras hormonas relacionadas con la regulación de procesos de desarrollo como giberelinas (GA), citoquininas (CK) o auxinas. Tradicionalmente las GA se han considerado como reguladores básicos del crecimiento, de hecho, mutantes deficientes en la biosíntesis (*ga1-3*) o la transducción de la señal (*gai1*) de GA, muestran alteraciones en sus patrones de crecimiento y floraciones deficientes. En condiciones fisiológicas, las GA activas se unen al receptor soluble GID1 (arroz) o a proteínas relacionadas con GID (Arabidopsis). Este complejo interactúa con las proteínas DELLA que actúan como represores del crecimiento a bajas concentraciones de GA, promoviendo su degradación (Golldack et al. 2013). En otros sistemas la interacción entre ABA y GA regulan procesos completamente antagónicos, como es el caso de la ontogénesis y la germinación de semillas. En el proceso de producción de semillas, aquellas que han sido fecundadas deben reducir su contenido en agua de forma progresiva y volverse quiescentes para producir una estructura vegetal autónoma capaz de soportar condiciones adversas. En este proceso de adquisición de tolerancia a la desecación el ABA juega un papel fundamental (Gómez-Cadenas et al. 1999) y de hecho, durante la maduración de las semillas se produce un aumento de los niveles de ABA, con la consiguiente expresión de genes de respuesta a ABA. A la inversa, durante el proceso de germinación los niveles de ABA se ven reducidos y es el GA quien toma el control. Considerando como sistema de estudio la capa de aleurona en cereales, las GA inducen la expresión de  $\alpha$ -amilasas, las cuales promueven la degradación de SLN1 (*slender1*, una proteína DELLA) que actuaría como represor. En semillas de cereales en proceso de germinación, este proceso es inhibido por el ABA a través de PKABA1, un represor de la expresión de GAMyb, el cual a su vez es un factor de transcripción el cual regula la expresión de la  $\alpha$ -amilasa (Ho et al. 2003). Recientemente se ha

propuesto otro punto de interacción en cual estarían involucradas las ROS, en este caso GA inducirían la producción de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> en la capa de aleurona mientras que el ABA la reprimiría; a su vez, el H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> podría inhibir la actividad de PKABA1, sin embargo, su papel en la señalización dependiente de GA se desconoce (Ishibashi et al. 2012). Para añadir más complejidad, se ha demostrado que tanto el metabolismo de GA como la actividad de las DELLA se ven afectadas por estrés osmótico, además, el factor de transcripción CBF1 controla la acumulación de proteínas DELLA. Sumado a todo lo anterior, se ha visto como mutaciones que afecten a DELLAs, GAI y RGA suprimen la tolerancia a la congelación en plantas de Arabidopsis (Golldack et al. 2013).

Las auxinas y en particular el ácido indol-3-acético (IAA) también se encuentran interconectadas con el ABA a nivel de señalización. Esta interacción ha sido extensamente descrita en la promoción del crecimiento de raíces laterales, la cual es una respuesta muy importante frente a varios estreses abióticos (Saini et al. 2013). El tratamiento con ABA produce una inhibición del desarrollo de raíces laterales. Es más, se ha demostrado que ABI3 interacciona con el Factor de Respuesta a Auxinas (ARF) o con proteínas AUX/IAA. De hecho, plantas *abi4* muestran un elevado número de raíces laterales, mientras que la sobreexpresión de este factor de transcripción trunca su desarrollo. ABI4 reprime la expresión del transportador del flujo de auxinas PIN1, esto probaría que el ABA estaría relacionado con el transporte polar de auxinas (Shkolnik-Inbar y Bar-Zvi 2010; Saini et al. 2013). A este respecto, se ha visto cómo plantas de citrus expuestas a prolongados períodos de encharcamiento mostraban elevados niveles de IAA junto con bajas concentraciones de ABA en raíces, esto podría implicar que la promoción de la formación de raíces laterales sería una respuesta fisiológica de adaptación a un encharcamiento severo (Arbona y Gómez-Cadenas 2008). Bajo estas condiciones, se ha descrito como las GTPasas ROP regulan la tolerancia a la privación de oxígeno en Arabidopsis (Baxter-Burrell et al. 2002), éstas serían el objetivo de proteínas RIC, las cuales regularían de forma positiva al IAA y de forma negativa la señalización dependiente de ABA (Choi et al. 2012).

### **Interacciones del ácido jasmónico en condiciones de estrés abiótico**

En plantas sometidas a ciertos tipos de estrés tanto biótico como abiótico tales como heridas mecánicas, alimentación por herbívoros e infecciones por hongos necróticos, se producen acumulaciones de JA (Wasternack 2007; Wu y Baldwin 2010). Las rutas de señalización de JA y

ABA pueden interactuar en varios puntos en respuesta a estrés o procesos de desarrollo, esto sugiere una posible implicación del JA en respuesta al estrés hídrico. Hay cierto solapamiento en las actividades biológicas mediadas por JA y ABA ya que ambas hormonas son capaces de inhibir tanto el crecimiento como la germinación de semillas, ambas son capaces de promover la tuberización y la senescencia e inducir de forma común un conjunto significativo de genes. Según Hays et al. (1999) la expresión de los genes correspondientes de napina y oleosina es dependiente tanto de ABA como de JA. Una de las posibles explicaciones para esta interacción hormonal sería que de alguna forma el JA es capaz de estimular la biosíntesis de ABA y por lo tanto, el JA podría utilizar al ABA como intermediario. Esta idea fue previamente considerada por Creelman et al. (1992).

A nivel molecular Lackman et al. (2011) describieron cómo el MeJA puede modular la transcripción de las proteínas PP2C NtPYL4 y NtT172 en plantas de tabaco. Además, en Arabidopsis, los patrones de expresión de la rama PYL4/PYL5/PYL6 de receptores de ABA pueden ser modulados por JA. De acuerdo con Lorenzo et al. (2004) la inducción de MYC2 dependiente de ABA parece requerir la participación del receptor de JA COI1. El gen homólogo a MYC2 en trigo (*OsHLH148*) interactúa con *OsJAZ* en respuesta a estrés hídrico; es más, plantas sobreexpresoras de *OsHLH148* mostraron un fenotipo de tolerancia al estrés hídrico asociado a la expresión de DREB1. En el trabajo publicado por Seo et al. (2011) se propuso un modelo en el que ABA y JA actuarían de forma sinérgica en respuesta al estrés, con el JA actuando aguas arriba del ABA.

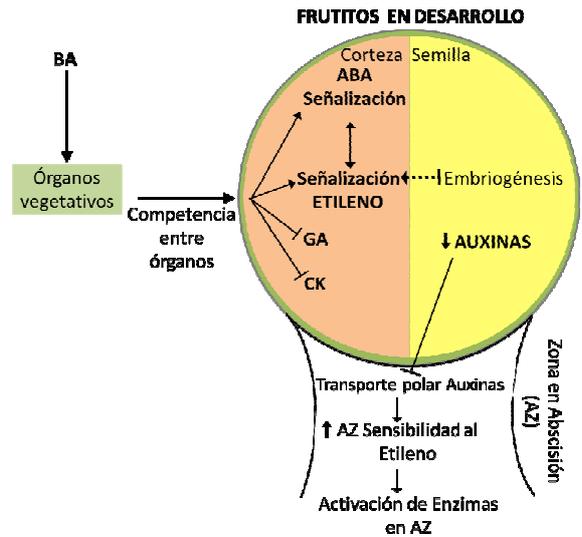
Mutantes insensibles al JA como coronatine insensitive 1-16 (*coi1-16*) o JA-resistant (*jar1*) mostraron una mayor sensibilidad en comparación con el genotipo silvestre frente a la aplicación de ABA exógeno. Es más, también se observó un efecto sinérgico al combinar los tratamientos de ABA y JA para inhibir la germinación en plantas de genotipo silvestre (Fernandez-Arbaizar et al. 2012).

Investigaciones recientes llevadas a cabo por de Ollas et al. (resultados no publicados) apuntan a una interacción entre la señalización dependiente de JA y la biosíntesis de ABA en raíces de Arabidopsis en condiciones de estrés hídrico. En este trabajo, mutantes deficientes en la biosíntesis de JA acumularon niveles significativamente menores de ABA durante las primeras etapas de desecación en comparación con el genotipo silvestre. Cabe destacar que esta menor acumulación de ABA tan solo ocurre en raíces.

### Interacciones del etileno en condiciones de estrés abiótico

La hormona gaseosa etileno está implicada en numerosas rutas relacionadas con la regulación de varias etapas del crecimiento y el desarrollo vegetal, como la inducción de la floración, la maduración de frutos y la senescencia (Arteca y Arteca 2008). Además, el etileno también juega un importante papel en la adaptación y la supervivencia en diversas condiciones de estrés ya sea como interruptor de otros mecanismos de señalización o bien siendo el efector final de la respuesta mediada por otras hormonas (Bleecker y Kende 2000).

Una de las respuestas habituales de las plantas frente al déficit hídrico es la abscisión masiva de hojas y frutos, cuya magnitud es directamente proporcional a la intensidad del estrés. Este proceso está regulado por la interacción entre ABA y etileno, aunque otras hormonas como las CK también juegan un papel en esta interacción (Dal Cin et al. 2009). La aplicación exógena de benciladenina (BA, una CK) estimula la competencia en términos de nutrición entre frutos y hojas y regula de forma positiva la expresión de genes relacionados con la señalización dependiente de ABA y etileno, además de la inactivación de GA y CK (Botton et al. 2011). A este respecto, ERF1, un factor de respuesta a etileno, interactúa físicamente con MAPK1, cuya expresión también es inducida por ABA y SA bajo diferentes condiciones de estrés. Es más, la sobreexpresión de *TaERF1* en maíz provocó mayor sensibilidad a ABA exógeno (Xu et al. 2007). El modelo propuesto por Botton et al. (2011) recientemente reseñado en Estornell et al. (2013) incluye la idea de que durante la abscisión de frutos, las CK deben ser percibidas en la corteza de los frutos causando una acumulación de etileno, el cual podría ser transportado desde este tejido hasta las semillas en desarrollo. La caída en los niveles de auxinas que se da de forma paralela en las semillas haría aumentar la sensibilidad al etileno induciendo la abscisión de frutos. Por lo tanto, se ha señalado que el balance entre auxinas y etileno podría ser el principal factor que regulara la abscisión ya que el flujo de transporte polar de auxinas hacia la zona de abscisión de las hojas y los frutos determina la sensibilidad a etileno (Estornell et al. 2013, Figura 2).



**Figura 2.** Modelo de interacción hormonal que explica la regulación de la abscisión de frutos de manzano. Aplicaciones exógenas de BA estimulan el crecimiento vegetativo favoreciendo la competencia entre los brotes y los frutos en desarrollo. Este estrés nutricional (principalmente de carbohidratos) induce genes involucrados en la vía de las GAs (GA2-oxidasa) y CKs (citoquinina deshidrogenasa) en la corteza de los frutos. Por su parte, la señalización del ABA (AMP-MAPKinasas) y el etileno (ERF) también son inducidas. Bajo esta situación, se detiene el desarrollo de los embriones y los niveles de auxinas disminuyen en las semillas. Las bajas concentraciones de auxinas y una despolarización de su transporte incrementan la sensibilidad del etileno en la zona de abscisión (AZ), promoviendo la activación de enzimas de degradación de la pared celular, provocando la abscisión de los frutos. Adaptado de Botton et al. 2011.

Las raíces sumergidas en agua son propensas a acumular etileno tanto en las células como en el espacio aéreo dentro de las raíces debido a la lenta difusión de etileno en el agua (Nakano et al. 2006; Vandebussche et al. 2012). Una de las respuestas más comunes en las plantas tolerantes al encharcamiento es una rápida elongación de los tallos que emergen del agua para mejorar el intercambio de gases y superar las condiciones de inmersión (Cox et al. 2004). En arroz, el etileno promueve la expresión de los genes Snorkel 1 y 2 (SK1 y SK2; Hattori et al. 2009; Nagai et al. 2010) los cuales de forma directa o indirecta promueven la acumulación de GA o de su señalización dependiente, favoreciendo de esta manera la elongación de los tallos (Hattori et al. 2009). Es más, la interacción entre diversas hormonas regula la elongación de los tallos, relacionando ABA y GA. En arroz se demostró que el etileno induce una cascada

de señalización hormonal que regula la elongación celular mediante la modificación del balance entre ABA y GA (Bailey-Serres et al. 2012). En relación al ABA, la concentración de esta hormona en los entrenudos y las hojas de arroz de aguas profundas (y en otras especies), desciende rápidamente tras solo unas horas de inmersión. Este descenso se debe a una regulación negativa de la expresión de *NCED* llevada a cabo por el etileno (Benschop et al. 2005; Saika et al. 2007). Además, el aumento concomitante en la expresión de *OsABA8ox1* (que codifica para una hidrolasa de ABA) acelera el catabolismo del ABA a ácido fáséico (Benschop et al. 2005; Saika et al. 2007). Este modelo propone que las concentraciones basales de ABA en plantas bajo condiciones de normoxia no permiten la expresión de genes inducibles por etileno, siendo necesario un descenso en los niveles de ABA para que se lleven a cabo los mecanismos dependientes de etileno (Jackson 2008).

#### **Interacciones de las auxinas en condiciones de estrés abiótico**

Las auxinas son un grupo de fitohormonas que llevan a cabo un papel determinante en el metabolismo de las plantas y son reconocidos como reguladores positivos del crecimiento vegetal (Nemhauser et al. 2006). El control de la dominancia apical y de la germinación de las yemas laterales son procesos en los cuales las auxinas llevan a cabo un papel central (Gallavotti 2013). Sin embargo, estudios recientes han revelado que las auxinas juegan un papel muy importante en la mediación de la respuesta a condiciones ambientales adversas (Popko et al. 2010). En condiciones de estrés osmótico, la señalización mediada por ABA afecta a la señalización mediada por auxinas, originándose una respuesta coordinada que finalmente ocasiona un menor crecimiento del tallo (Albacete et al. 2008). El hecho de que las raíces sean más resistentes que las hojas al estrés osmótico se acepta ampliamente y se sabe que éstas son capaces de continuar con su crecimiento incluso en condiciones adversas (Spollen and Sharp 1991). Se ha visto que, en condiciones de poca disponibilidad de agua, ambas hormonas, ABA y auxinas actúan de forma coordinada para minimizar la pérdida de agua en la parte foliar (Hansen and Grossmann 2000) y llevar a cabo una reorganización del crecimiento radicular (Popko et al. 2010). En *Arabidopsis*, se demostró que *ARF2*, un gen que regula negativamente la transcripción de genes de respuesta a auxinas (Lim et al. 2010) es inducible por ABA (Wang et al. 2011).

Como se mencionó anteriormente, bajo condiciones de déficit hídrico las plantas detienen el crecimiento de la parte aérea mientras mantienen (o en ocasiones incrementan) el crecimiento de las

raíces primarias, laterales o incluso adventicias, con el fin de alcanzar zonas más húmedas del sustrato (Van Der Weele et al. 2000; Sharp and LeNoble 2002; Yamaguchi and Sharp 2010), desarrollando una nueva arquitectura de raíz (Hong et al. 2013). El descenso del potencial hídrico en condiciones de estrés lleva a un incremento en los niveles de ABA en los ápices de las raíces que determina el cambio en la forma de las mismas (Zhang and Tardieu 1996; Sengupta et al. 2011). Sin embargo, este proceso se realiza conjuntamente con las auxinas, que controlan el crecimiento y desarrollo de las raíces (Ribaut and Pilet 1994; Fu and Harberd 2003; Rober-Kleber et al. 2003; Staal et al. 2011). Las auxinas aumentan la actividad  $H^+$  ATPasa de la membrana plasmática, aumentando la secreción de  $H^+$ . Este proceso constituye un factor clave en la elongación de la raíz primaria y en el desarrollo de los pelos radicales (Santi and Schmidt 2009). El incremento en los niveles de ABA bajo estrés osmótico controla el transporte de auxinas hacia los ápices de las raíces (Xu et al. 2013), resultando en una acumulación local y una redistribución de las auxinas dentro de las raíces (Ottenschläger et al. 2003). Mutantes deficientes en ABA bajo condiciones de estrés hídrico reducen la secreción de  $H^+$ , afectando la elongación de la raíz primaria y la densidad de los pelos radicales (Xu et al. 2013).

Un interesante ejemplo de la interacción entre auxinas y ABA es el que ocurre en respuesta al daño mecánico producido a yemas bajo paradormición (inhibición de las yemas laterales por influencia de la yema apical). La paradormición de las yemas resulta del balance de dichas hormonas (Fedoroff 2002; Anderson et al. 2012). De hecho, las auxinas son las responsables de la inhibición de la brotación de las yemas laterales (Booker et al. 2003; Leyser et al. 1993) aunque desde hace años se presumía que el efecto de las auxinas debía ser indirecto, ya que las auxinas generadas en la yema apical no alcanzan las yemas laterales (Hall and Hillman 1975; Morris 1977). Las vías de síntesis de otras hormonas como las CK y las GA se encuentran reprimidas en paradormición (Anderson et al. 2012), mientras que en el caso del ABA, genes de señalización y respuesta a ABA (como las proteínas DREBs) se encuentran inducidos (Ruttink et al. 2007; Anderson et al. 2012). Se ha reportado también que el transporte polar de auxinas afecta los niveles de otras hormonas como el etileno y las estrigolactonas (ST) en las raíces (Puig et al. 2012), las cuales actúan inhibiendo la brotación de las raíces (Grossmann and Hansen 2001; Shimizu-Sato and Mori 2001; Brewer et al. 2009; Beveridge and Kyoizuka 2010). En este sentido, se ha sugerido que el ABA puede regular la biosíntesis de ST (López-Ráez et al. 2010). Por otro lado, las ST y las auxinas

interactúan controlando la formación de las raíces adventicias (Rasmussen et al. 2012) y la brotación de las yemas subterráneas por efecto del transporte basípeto de las auxinas desde las yemas apicales, lo cual estimula la producción de ST a través de la acción coordinada de dos dioxigenasas de corte de carotenoides (More AXillary growth, MAX3/CCD7 y MAX4/CCD8). En Arabidopsis, éstas actúan junto a MAX1, un miembro de la familia de los citocromo P450, localizado por debajo de MAX3 y MAX4, las cuales producen ST (Booker et al. 2005; Gómez-Roldán et al. 2008; Umehara et al. 2008). Además, se ha reportado tanto en Arabidopsis como en guisante que la señalización a través de MAX2, una proteína F-box ubicada en el último paso de la señalización de las ST (Challis et al. 2013), resulta en una inhibición de la iniciación de las raíces adventicias (Rasmussen et al. 2012). De hecho, las ST son transportadas hacia las yemas y, gracias a la acción de MAX2, se inhibe el transporte de auxinas, para lo cual, la represión de PIN1 juega un papel primordial (Shinohara et al. 2013). Varios de esos genes MAX son regulados por las auxinas (Bennett et al. 2006; Simons et al. 2007; Gómez-Roldán et al. 2008). Además, se ha sugerido que tanto las auxinas como las ST pueden modular sus niveles mutuamente, de modo que su distribución resulta en una retroalimentación que controla la brotación de las yemas axilares (Hayward et al. 2009).

#### **Interacciones de las giberelinas en condiciones de estrés abiótico**

La función de las GA como reguladores de la germinación, el crecimiento y la floración se conoce con detalle. La señalización de las GA incluye a las proteínas DELLA, los receptores Gibberellin Insensitive Dwarf 1 (GID1) y las proteínas F-box SLEPY1 (SLY1) y SNEEZY (SNZ). Una vez que los receptores GID1 se unen a la GA, estos son capaces de capturar una proteína nuclear represora del crecimiento DELLA. Este complejo posteriormente se poliubiquitina y la proteína DELLA es finalmente degradada por una E3 ubiquitin-ligasa SCF<sup>SLY1/GID2/SNZ</sup> (Nakajima et al. 2006; Murase et al. 2008; Ariizumi et al. 2011). De esta manera, las proteínas DELLA actúan restringiendo el crecimiento, mientras que las GA lo promueven por la eliminación de las mismas (Shimada et al. 2008).

Las proteínas DELLA sin embargo, no solo juegan un rol fundamental en la señalización mediada por en la vía del GA, sino que también interactúan con otras hormonas en condiciones ambientales desfavorables, siendo claves para la adaptación vegetal al estrés (Achard et al. 2006; Hou et al. 2010). Así, mutantes cuádruples en *rga*, *gai*, *rgl1*, y *rgl2* (que codifican para proteínas

DELLA) muestran una baja tolerancia al estrés salino. Por su parte, se ha señalado que el factor de transcripción XERICO podría modular antagonicamente las vías de señalización de las GA y el ABA (Zentella et al. 2007; Gollmack et al. 2013). También se ha demostrado que las proteínas RGL tienen una función reguladora en la conexión y el balance entre las GA y el ABA en semillas de Arabidopsis (Piskurewicz and Lopez-Molina 2009).

Por otra parte, también se ha señalado que reguladores transcripcionales como SCR (SCARECROW) y SHR (SHORTROOT) están relacionados a la hipersensibilidad del ABA y de los carbohidratos en Arabidopsis, mientras que SCR también estaría involucrado en la adaptación de las plantas a la sequía (Cui et al. 2012). Por su parte, las proteínas tipo GRAS pueden ejercer diferentes funciones en la señalización y la adaptación celular tal como se ha señalado para SCL14 (SCARECROW-like 14) en la respuesta de frente a estreses xenobióticos, mientras que SCL13, SCL y PAT1 estarían involucrados en la transducción de la señal de los fitocromos A (Torres-Galea et al. 2006; 2013). De esta manera, parece que la restricción del crecimiento mediado por las DELLA son modulados por la interacción y la competencia con otros reguladores transcripcionales de la familia de proteínas de tipo GRAS, lo cual confiere a la planta de la flexibilidad necesaria para responder frente a cambios ambientales (Gollmack et al. 2013).

Por último, se conoce que la síntesis de GA se ve aumentada en los mutantes *aba2*, indicando que el ABA estaría involucrado en la supresión de la biosíntesis de GA (Seo et al. 2006). En este sentido, recientemente se ha señalado que el factor de transcripción ABI4 puede ser el factor molecular que modifica el balance de la biosíntesis de ABA y GA (Shu et al. 2013).

#### **Otras interacciones hormonales en condiciones de estrés abiótico**

Las CK juegan un papel clave en la respuesta al estrés ya que son reguladores de la arquitectura de las raíces. Así, descensos en los contenidos de CK retrasan la diferenciación de los meristemas de las raíces, lo que lleva a aumentar la longitud de las raíces (Werner et al. 2003) y aumentar la relación raíces/parte aérea. Las CK también tienen rol muy importante en el retraso de la senescencia de las hojas bajo condiciones de estrés, antagonizando el efecto de otras hormonas como el ABA (Jia et al. 2013), el etileno (Zhang and Zhou 2013), el JA (Yan et al. 2012) y el SA (Miao and Zentgraf 2007).

Otras evidencias demuestran que la sobreproducción de CK en plantas transgénicas

aumentan la tolerancia al estrés hídrico (Zhang et al. 2010). Los primeros estudios en este campo llevados a cabo por Radin et al. (1982) mostraron que las aplicaciones de kinetina podían modular la respuesta ejercida por el ABA en el control estomático. Además, se sabe que el descenso en los niveles de CK que ocurren durante el estrés abiótico (coincidentes con los incrementos de la concentración de ABA) se debe a la inducción mediada por ABA de la expresión de las enzimas CK oxidasa y otras involucradas en el catabolismo de las CKs (Wilkinson et al. 2012). Se ha visto que plantas transgénicas de tomate con mayores niveles de zeatina y zeatina ribósido bajo condiciones de estrés hídrico muestran menores niveles de ABA lo que aumenta la tasa relativa de crecimiento (Ghanem et al. 2011).

Por su parte, los brasinosteroides (BR) modulan el crecimiento y desarrollo de las plantas pero también su adaptación a condiciones ambientales adversas. En este sentido, se ha demostrado que los BR regulan el transporte a larga distancia del IAA, por su efecto sobre la expresión de los genes PIN y su influencia en la señalización mediada por las ROS en respuesta a las condiciones de estrés (Xia et al. 2011). Aplicaciones exógenas de 24-epibrassinolide (EBR) en pepinos, previenen la fotooxidación inducida por tratamientos con Paraquat, pero sin embargo, también inducen la acumulación sistémica de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, induciendo la expresión de numerosos genes involucrados en la defensa de las plantas (Xia et al. 2011). Las semillas de mutantes de *Arabidopsis* deficientes en BR, como *det2-1* (de-etiolated 2-1) and *bri1-1* (brassinosteroid insensitive 1-1) muestran hipersensibilidad a la inhibición de la germinación provocada por el ABA (Choudhary et al. 2012). A nivel de planta entera, la aplicación conjunta de ABA y EBR ejerce un efecto sinérgico positivo en la protección frente a deficiencia hídrica.

Por otra parte, se ha demostrado que tratamientos con inhibidores de la enzima NCED reducen la liberación de ST en los exudados radiculares (Kitahata et al., 2006). Esto está en la línea de los resultados reportados por López-Ráez et al. (2010) que observaron que las plantas deficientes en ABA tenían niveles de ST reducidos. Además, los mutantes *max2* presentan un retraso en la senescencia asociada altos niveles de tolerancia al estrés oxidativo (Marzec et al. 2013). En condiciones de alta radiación, la mayoría de los transcritos que aumentan su expresión son aquellos que están asociados a la producción de <sup>1</sup>O<sub>2</sub>. Los niveles de estos transcritos permanecen inalterados cuando se utilizan mutantes *aba1* y *max4*, sugiriendo una fuerte relación entre la

señalización dependiente de ABA y ST y la expresión de esos genes (González-Pérez et al. 2011).

### Consideraciones finales

Los datos aquí revisados sobre interacciones hormonales han ayudado a explicar los procesos involucrados en la respuesta vegetal a situaciones adversas. En este sentido, se espera que en un futuro cercano se aporte nueva evidencia sobre los mecanismos moleculares que controlan dichas interacciones. La gran disponibilidad de técnicas existentes en la actualidad junto al acceso a mutantes, no solo de *Arabidopsis*, permitirá profundizar en los conocimientos en esta materia. Sin embargo, parece importante que los resultados aportados cuenten con información específica de las condiciones experimentales, junto al tejido, órgano y especie objeto estudio. De esta forma, los modelos propuestos deberán ser contextualizados, evitando generalizaciones que conduzcan a una interpretación errónea y, en muchos casos sobredimensionada, de los resultados obtenidos. La información fisiológica aportada será de especial relevancia si se pretenden establecer programas de mejora genética de cultivos para garantizar rendimientos satisfactorios bajo condiciones de estrés abiótico.

### Referencias

- Acharya BR, Assmann SM (2009) Hormone interactions in stomatal function. *Plant Mol Biol* 69:451–462.
- Albacete A, Ghanem ME, Martínez-Andújar C, Acosta M, Sánchez-Bravo J, Martínez V, Lutts S, Dodd IC, Pérez-Alfocea F (2008) Hormonal changes in relation to biomass partitioning and shoot growth impairment in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *J Exp Bot* 59:4119–4131.
- Anderson JV, Dođramacı M, Horvath DP, Foley ME, Chao WS, Suttle JC, Thimmapuram J, Hernandez AG, Ali S, Mikel M (2012) Auxin and ABA act as central regulators of developmental networks associated with paradormancy in Canada thistle (*Cirsium arvense*). *Funct Integr Genom* 12:515–531.
- Arbona V, Gómez-Cadenas A (2008) Hormonal modulation of citrus responses to flooding. *J Plant Growth Regul* 27:241–250.
- Arteca RN, Arteca JM (2008) Effects of brassinosteroid, auxin, and cytokinin on ethylene production in *Arabidopsis thaliana* plants. *J Exp Bot* 59:3019–3026.

- Bailey-Serres J, Lee SC, Brinton E (2012) Waterproofing crops: effective flooding survival strategies. *Plant Physiol* 160:1698–709.
- Baxter-Burrell A, Yang Z, Springer PS, Bailey-Serres J (2002) RopGAP4-dependent Rop GTPase rheostat control of Arabidopsis oxygen deprivation tolerance. *Science* 296:2026–2028.
- Benschop JJ, Bou J, Peeters AJM, Wagemaker N, Gühl K, Ward D, Hedden P, Moritz T, Voeselek LACJ (2006) Long-term submergence-induced elongation in *Rumex palustris* requires abscisic acid-dependent biosynthesis of gibberellin 1. *Plant Physiol* 141:1644–1652.
- Beveridge CA, Kyojuka J (2010) New genes in the strigolactone-related shoot branching pathway. *Curr Opin Plant Biol* 13:34–39.
- Bleecker AB, Kende H (2000) Ethylene: a gaseous signal molecule in plants. *Ann Rev Cell Dev Biol* 16:1–18.
- Booker J, Chatfield S, Leyser O (2003) Auxin acts in xylem-associated or medullary cells to mediate apical dominance. *Plant Cell* 15:495–507.
- Botton A, Eccher G, Forcato C, Ferrarini A, Begheldo M, Zermiani M, Moscatello S, Battistelli A, Velasco R, Ruperti B, Ramina A (2011) Signaling pathways mediating the induction of apple fruitlet abscission. *Plant Physiol* 155:185–208.
- Brewer PB, Dun EA, Ferguson BJ, Rameau C, Beveridge CA (2009) Strigolactone acts downstream of auxin to regulate bud outgrowth in pea and Arabidopsis. *Plant Physiol* 150:482–493.
- Bright J, Desikan R, Hancock JT, Weir IS, Neill SJ (2006) ABA-induced NO generation and stomatal closure in Arabidopsis are dependent on H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> synthesis. *Plant J* 45:113–22.
- Chen L, Dodd IC, Davies WJ, Wilkinson S (2013) Ethylene limits abscisic acid- or soil drying-induced stomatal closure in aged wheat leaves. *Plant Cell Environ*. in press.
- Choi Y, Lee YY, Kim SY, Hwang J-U (2012) Arabidopsis ROP-interactive CRIB motif-containing protein 1 (RIC1) positively regulates auxin signaling and negatively regulates ABA signaling during root development. *Plant Cell Environ* 1:945–955.
- Choudhary SP, Yu J-Q, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K, Tran L-SP (2012) Benefits of brassinosteroid crosstalk. *Trends Plant Sci* 17:594–605.
- Creelman RA, Tierney ML, Mullet JE (1992) Jasmonic acid/methyl jasmonate accumulate in wounded soybean hypocotyls and modulate wound gene expression. *Proc Natl Acad Sci USA* 89:4938–4941.
- Cox MCH, Benschop JJ, Vreeburg RAM, Wagemaker CAM, Moritz T, Peeters AJM, Voeselek LACJ (2004) The roles of ethylene, auxin, abscisic acid, and gibberellin in the hyponastic growth of submerged *Rumex palustris* petioles. *Plant Physiol* 136:2948–2960.
- Cui H, Hao Y, Kong D (2012) SCARECROW has a SHORT-ROOT independent role in modulating sugar response. *Plant Physiol* 158:1769–1778.
- Da Costa CT, de Almeida MR, Ruedell CM, Schwambach J, Maraschin FS, Fett-Neto AG (2013) When stress and development go hand in hand: main hormonal controls of adventitious rooting in cuttings. *Front Plant Sci* 4: 133.
- Dal Cin V, Velasco R, Ramina A (2009) Dominance induction of fruitlet shedding in *Malus × domestica* (L. Borkh): Molecular changes associated with polar auxin transport. *BMC Plant Biol* 9:Art. n.139.
- Dodd IC, Theobald JC, Richer SK, Davies WJ (2009) Partial phenotypic reversion of ABA-deficient flacca tomato (*Solanum lycopersicum*) scions by a wild-type rootstock: normalizing shoot ethylene relations promotes leaf area but does not diminish whole plant transpiration rate. *J Exp Bot* 60:4029–39.
- Estornell LH, Agustí J, Merelo P, Talón M, Tadeo FR (2013) Elucidating mechanisms underlying organ abscission. *Plant Sci* 199-200:48–60.
- Eyidogan F, Oz MT, Yucel M, Oktem HA (2012) Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants. In: Khan NA, Nazar R, Iqbal N, Anjum NA (eds) Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants. Springer-Verlag, Berlin, pp 1–49.
- Fedoroff N V (2002) Cross-talk in abscisic acid signaling. *Sci Signal* 2002:re10.
- Fernandez-Arbaizar A, Regalado JJ, Lorenzo O (2012) Isolation and characterization of novel mutant loci suppressing the ABA hypersensitivity of the Arabidopsis coronatine insensitive 1-16 (*coi1-16*) mutant during germination and seedling growth. *Plant Cell Physiol* 53:53–63.

- Fu X, Harberd NP (2003) Auxin promotes *Arabidopsis* root growth by modulating gibberellin response. *Nature* 421:740–743.
- Gallavotti A (2013) The role of auxin in shaping shoot architecture. *J Exp Bot* 64:2593–2608.
- Ghanem ME, Albacete A, Smigocki AC, Frébort I, Pospíšilová H, Martínez-Andújar C, Acosta M, Sánchez-Bravo J, Lutts S, Dodd IC, Pérez-Alfocea F (2011) Root-synthesized cytokinins improve shoot growth and fruit yield in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *J Exp Bot* 62:125–140.
- Goldack D, Li C, Mohan H, Probst N (2013) Gibberellins and abscisic acid signal crosstalk: living and developing under unfavorable conditions. *Plant Cell Rep.* in press.
- Gómez-Cadenas A, Tadeo FR, Primo-Millo E, Talón M (1998) Involvement of abscisic acid and ethylene in the responses of citrus seedlings to salt shock. *Physiol Plant* 103:475–484.
- Gómez-Cadenas A, Tadeo FR, Talon M, Primo-Millo E (1996) Leaf abscission Induced by ethylene in water-stressed Intact seedlings of Cleopatra mandarin and requires previous abscisic acid accumulation in roots. *Plant Physiol* 112:401–408.
- Gómez-Cadenas A, Verhey SD, Holappa LD, Shen Q, Ho TD, Walker-simmons MK (1999) An abscisic acid-induced protein kinase, PKABA1, mediates abscisic acid-suppressed gene expression in barley aleurone layers. *Proc Natl Acad Sci USA* 96:1767–1772.
- Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewer PB, Puech-Pagès V, Dun EA, Pillot J-P, Letisse F, Matusova R, Danoun S, Portais J-C, Bouwmeester H, Bécard G, Beveridge CA, Rameau C, Rochange SF (2008) Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature* 455:189–194.
- González-Pérez S, Gutiérrez J, García-García F, Osuna D, Dopazo J, Lorenzo Ó, Revuelta JL, Arellano JB (2011) Early transcriptional defense responses in *Arabidopsis* cell suspension culture under high-light conditions. *Plant Physiol* 156:1439–56.
- Grossmann K, Hansen H (2001) Opinion paper: ethylene-triggered abscisic acid. A principle in plant growth regulation? *Physiol Plant* 113:9–14.
- Hall SM, Hillman JR (1975) Correlative inhibition of lateral bud growth in *Phaseolus vulgaris* L. timing of bud growth following decapitation. *Planta* 123:137–143.
- Han W, Rong H, Zhang H, Wang M-H (2009) Abscisic acid is a negative regulator of root gravitropism in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem Biophys Res Comm* 378:695–700.
- Hancock JT, Neill SJ, Wilson ID (2011) Nitric oxide and ABA in the control of plant function. *Plant Sci* 181:555–559.
- Hansen H, Grossmann K (2000) Auxin-induced ethylene triggers abscisic acid biosynthesis and growth inhibition. *Plant Physiol* 124:1437–48.
- Hattori Y, Nagai K, Furukawa S, Song X-J, Kawano R, Sakakibara H, Wu J, Matsumoto T, Yoshimura A, Kitano H, Matsuoka M, Mori H, Ashikari M (2009) The ethylene response factors SNORKEL1 and SNORKEL2 allow rice to adapt to deep water. *Nature* 460:1026–30.
- Hays DB, Wilen RW, Sheng C, Moloney MM, Pharis RP (1999) Embryo-Specific Gene Expression in microspore-derived embryos of *Brassica napus*. An interaction between abscisic acid and jasmonic acid. *Plant Physiol* 119:1065–1072.
- Hayward A, Stirnberg P, Beveridge C, Leyser O (2009) Interactions between auxin and strigolactone in shoot branching control. *Plant Physiol* 151:400–12.
- Ho THD, Gomez-Cadenas A, Zentella R, Casaretto J (2003) Crosstalk between gibberellin and abscisic acid in cereal aleurone. *J Plant Growth Regul* 22:185–194.
- Hong JH, Seah SW, Xu J (2013) The root of ABA action in environmental stress response. *Plant Cell Rep* in press.
- Ishibashi Y, Tawaratsumida T, Kondo K, Kasa S, Sakamoto M, Aoki N, Zheng S-H, Yuasa T, Iwaya-Inoue M (2012) Reactive oxygen species are involved in gibberellin/abscisic acid signaling in barley aleurone cells. *Plant Physiol* 158:1705–14.
- Jackson MB (2008) Ethylene-promoted elongation: an adaptation to submergence stress. *Ann Bot* 101:229–248.
- Jia C, Zhang L, Liu L, Wang J, Li C, Wang Q (2013) Multiple phytohormone signalling pathways modulate susceptibility of tomato plants to *Alternaria alternata*. *J Exp Bot* 64:637–650.
- Kato M, Matsumoto H, Ikoma Y, Okuda H, Yano M (2006) The role of carotenoid cleavage dioxygenases in the regulation of carotenoid profiles during maturation in citrus fruit. *J Exp Bot* 57:2153–2164.

- Kitahata N, Han SY, Noji N, Saito T, Kobayashi M, Nakano T, Kuchitsu K, Shinozaki K, Yoshida S, Matsumoto S et al. (2006) A9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase inhibitor for use in the elucidation of abscisic acid action mechanisms. *Bioorganic & Medicinal Chemistry* 14: 5555–5561.
- Lackman P, González-Guzmán M, Tilleman S, Carqueijeiro I, Pérez AC, Moses T, Seo M, Kanno Y, Häkkinen ST, Van Montagu MCE, Thevelein JM, Maaheimo H, Oksman-Caldentey K-M, Rodriguez PL, Rischer H, Goossens A (2011) Jasmonate signaling involves the abscisic acid receptor PYL4 to regulate metabolic reprogramming in *Arabidopsis* and tobacco. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:5891–5896.
- Leyser HMO, Lincoln CA, Timpte C, Lammer D, Turner J, Estelle M (1993) *Arabidopsis* Auxin-Resistance Gene-Axr1 encodes a protein related to ubiquitin-activating enzyme-E1. *Nature* 364:161–164.
- Lim PO, Lee IC, Kim J, Kim HJ, Ryu JS, Woo HR, Nam HG (2010) Auxin response factor 2 (ARF2) plays a major role in regulating auxin-mediated leaf longevity. *J Exp Bot* 61:1419–1430.
- Lorenzo O, Chico JM, Sánchez-Serrano JJ, Solano R (2004) JASMONATE-INSENSITIVE1 Encodes a MYC transcription factor essential to discriminate between different jasmonate-regulated defense responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 16:1938–1950.
- López-Ráez J, Kohlen W, Charnikhova T, Mulder P, Undas AK, Sergeant MJ, Verstappen F, Bugg TDH, Thompson AJ, Ruyter-Spira C, Bouwmeester H (2010) Does abscisic acid affect strigolactone biosynthesis? *New Phytol* 187:343–354.
- Marzec M, Muszynska A, Gruszka D (2013) The role of strigolactones in nutrient-stress responses in plants. *Int J Mol Sci* 14:9286–9304.
- Miao Y, Zentgraf U (2007) The antagonist function of *Arabidopsis* WRKY53 and ESR/ESP in leaf senescence is modulated by the jasmonic and salicylic acid equilibrium. *Plant Cell* 19:819–830.
- Morris RO (1977) Mass spectroscopic identification of cytokinins: glucosyl zeatin and glucosyl ribosylzeatin from *Vinca rosea* crown gall. *Plant Physiol* 59:1029–1033.
- Murase K, Hirano Y, Sun T, Hakoshima T (2008) Gibberellin-induced DELLA recognition by the gibberellin receptor GID1. *Nature* 456:459–463.
- Müssig C, Altmann T (1999) Physiology and molecular mode of action of brassinosteroids. *Plant Physiol Biochem* 37:363–372.
- Nagai K, Hattori Y, Ashikari M (2010) Stunt or elongate? Two opposite strategies by which rice adapts to floods. *J Plant Res* 123:303–309.
- Nakajima M, Shimada A, Takashi Y, Kim Y-C, Park S-H, Ueguchi-Tanaka M, Suzuki H, Katoh E, Iuchi S, Kobayashi M, Maeda T, Matsuoka M, Yamaguchi I (2006) Identification and characterization of *Arabidopsis* gibberellin receptors. *Plant J* 46:880–889.
- Nakano T, Suzuki K, Ohtsuki N, Tsujimoto Y, Fujimura T, Shinshi H (2006) Identification of genes of the plant-specific transcription-factor families cooperatively regulated by ethylene and jasmonate in *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Res* 119:407–413.
- Neill SJ, Desikan R, Clarke A, Hancock JT (2002) Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells. *Plant Physiol* 128:13–16.
- Nemhauser JL, Hong F, Chory J (2006) Different plant hormones regulate similar processes through largely nonoverlapping transcriptional responses. *Cell* 126:467–475.
- Ottenschläger I, Wolff P, Wolverton C, Bhalerao RP, Sandberg G, Ishikawa H, Evans M, Palme K (2003) Gravity-regulated differential auxin transport from columella to lateral root cap cells. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:2987–2991.
- Peleg Z, Blumwald E (2011) Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. *Curr Opin Plant Biol* 14:290–295.
- Piskurewicz U, Lopez-Molina L (2009) The GA-signaling repressor RGL3 represses testa rupture in response to changes in GA and ABA levels. *Plant Signal Behaviour* 4:63–65.
- Popko J, Hänsch R, Mendel R-R, Polle a, Teichmann T (2010) The role of abscisic acid and auxin in the response of poplar to abiotic stress. *Plant Biol* 12:242–258.
- Puig J, Pauluzzi G, Guiderdoni E, Gantet P (2012) Regulation of shoot and root development through mutual signaling. *Mol Plant* 5:974–983.
- Radin JW, Parker LL, Guinn G (1982) Water relations of cotton plants under nitrogen deficiency. *Plant Physiol* 2:1066–1070.

- Rasmussen A, Mason MG, De Cuyper C, Brewer PB, Herold S, Agusti J, Geelen D, Greb T, Goormachtig S, Beeckman T, Beveridge CA (2012) Strigolactones suppress adventitious rooting in *Arabidopsis* and pea. *Plant Physiol* 158:1976–1987.
- Ribaut J-M, Pilet PE (1994) Water stress and indol-3yl-acetic acid content of maize roots. *Planta* 193:502–507.
- Ribeiro DM, Desikan R, Bright J, Confraria A, Harrison J, Hancock JT, Barros RS, Neill SJ, Wilson ID (2009) Differential requirement for NO during ABA-induced stomatal closure in turgid and wilted leaves. *Plant Cell Environ* 32:46–57.
- Rober-Kleber N, Albrechtova JTP, Fleig S, Huck N, Michalke W, Wagner E, Speth V, Neuhaus G, Fischer-Iglesias C (2003) Plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase is involved in auxin-mediated cell elongation during wheat embryo development. *Plant Physiol* 131:1302–1312.
- Ruttink T, Arend M, Morreel K, Storme V, Rombauts S, Fromm J, Bhalerao RP, Boerjan W, Rohde A (2007) A molecular timetable for apical bud formation and dormancy induction in poplar. *Plant Cell* 19:2370–2390.
- Saika H, Okamoto M, Miyoshi K, Kushiro T, Shinoda S, Jikumaru Y, Fujimoto M, Arikawa T, Takahashi H, Ando M, Arimura S-I, Miyao A, Hirochika H, Kamiya Y, Tsutsumi N, Nambara E, Nakazono M (2007) Ethylene promotes submergence-induced expression of OsABA8ox1, a gene that encodes ABA 8'-hydroxylase in rice. *Plant Cell Physiol* 48:287–298.
- Saini S, Sharma I, Kaur N, Pati PK (2013) Auxin: a master regulator in plant root development. *Plant Cell Rep* 32:741–757.
- Santi S, Schmidt W (2009) Dissecting iron deficiency-induced proton extrusion in *Arabidopsis* roots. *New Phytol* 183:1072–1084.
- Sengupta D, Kannan M, Reddy AR (2011) A root proteomics-based insight reveals dynamic regulation of root proteins under progressive drought stress and recovery in *Vigna radiata* (L.) Wilczek. *Planta* 233:1111–1127.
- Seo J-S, Joo J, Kim M-J, Kim Y-K, Nahm BH, Song SI, Cheong J-J, Lee JS, Kim J-K, Choi Y Do (2011) OsbHLH148, a basic helix-loop-helix protein, interacts with OsJAZ proteins in a jasmonate signaling pathway leading to drought tolerance in rice. *Plant J* 65:907–921.
- Seo M, Hanada A, Kuwahara A, Endo A, Okamoto M, Yamauchi Y, North H, Marion-Poll A, Sun T-P, Koshiba T, Kamiya Y, Yamaguchi S, Nambara E (2006) Regulation of hormone metabolism in *Arabidopsis* seeds: Phytochrome regulation of abscisic acid metabolism and abscisic acid regulation of gibberellin metabolism. *Plant J* 48:354–366.
- Sharp RE, LeNoble ME (2002) ABA, ethylene and the control of shoot and root growth under water stress. *J Exp Bot* 53:33–37.
- Shimada A, Ueguchi-Tanaka M, Nakatsu T, Nakajima M, Naoe Y, Ohmiya H, Kato H, Matsuoka M (2008) Structural basis for gibberellin recognition by its receptor GID1. *Nature* 456:520–523.
- Shkolnik-Inbar D, Bar-Zvi D (2010) ABI4 mediates abscisic acid and cytokinin inhibition of lateral root formation by reducing polar auxin transport in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 22:3560–3573.
- Shimizu-Sato S, Mori H (2001) Control of outgrowth and dormancy in axillary buds. *Plant Physiol* 127:1405–1413.
- Simons JL, Napoli CA, Janssen BJ, Plummer KM, Snowden KC (2007) Analysis of the DECREASED APICAL DOMINANCE genes of *Petunia* in the control of axillary branching. *Plant Physiol* 143:697–706.
- Spollen WG, Sharp RE (1991) Spatial distribution of turgor and root growth at low water potentials. *Plant Physiol* 96:438–443.
- Staal M, De Cnodder T, Simon D, Vandenbussche F, Van der Straeten D, Verbelen J-P, Elzenga T, Vissenberg K (2011) Apoplastic alkalization is instrumental for the inhibition of cell elongation in the *Arabidopsis* root by the ethylene precursor 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Plant Physiol* 155:2049–2055.
- Tanaka Y, Sano T, Tamaoki M, Nakajima N, Kondo N (2005) Ethylene inhibits abscisic acid-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 138:2337–2343.
- Torres-Galea P, Hirtreiter B, Bolle C (2013) Two GRAS proteins, SCARECROW-LIKE21 and PHYTOCHROME A SIGNAL TRANSDUCTION1, function cooperatively in phytochrome A signal transduction. *Plant Physiol* 161:291–304.
- Torres-Galea P, Huang L-F, Chua N-H, Bolle C (2006) The GRAS protein SCL13 is a positive regulator of phytochrome-dependent red light

- signaling, but can also modulate phytochrome A responses. *Mol Genet Genom* 276:13–30.
- Umehara M, Hanada A, Yoshida S, Akiyama K, Arite T, Takeda-Kamiya N, Magome H, Kamiya Y, Shirasu K, Yoneyama K, Kyojuka J, Yamaguchi S (2008) Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature* 455:195–200.
- Van Der Weele CM, Spollen WG, Sharp RE, Baskin TI (2000) Growth of *Arabidopsis thaliana* seedlings under water deficit studied by control of water potential in nutrient-agar media. *J Exp Bot* 51:1555–1562.
- Vandenbussche F, Vaseva I, Vissenberg K, Van Der Straeten D (2012) Ethylene in vegetative development: a tale with a riddle. *New Phytol* 194:895–909.
- Verslues PE, Bray E (2006) Role of abscisic acid (ABA) and *Arabidopsis thaliana* ABA-insensitive loci in low water potential-induced ABA and proline accumulation. *J Exp Bot* 57:201–212.
- Wang L, Hua D, He J, Duan Y, Chen Z, Hong X, Gong Z (2011) Auxin Response Factor2 (ARF2) and its regulated homeodomain gene HB33 mediate abscisic acid response in *Arabidopsis*. *PLoS Genet* 7:e1002172.
- Wasternack C (2007) Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. *Ann Bot* 100:681–697.
- Werner T, Hanuš J, Holub J, Schmölling T, Van Onckelen H, Strnad M (2003) New cytokinin metabolites in IPT transgenic *Arabidopsis thaliana* plants. *Physiol Plant* 118:127–137.
- Wilkinson S, Kudoyarova GR, Veselov DS, Arkhipova TN, Davies WJ (2012) Plant hormone interactions: innovative targets for crop breeding and management. *J Exp Bot* 63:3499–3509.
- Wu J, Baldwin IT (2010) New insights into plant responses to the attack from insect herbivores. *Ann Rev Genet* 44:1–24.
- Xia X-J, Zhou Y-H, Ding J, Shi K, Asami T, Chen Z, Yu J-Q (2011) Induction of systemic stress tolerance by brassinosteroid in *Cucumis sativus*. *New Phytol* 191:706–720.
- Xu W, Jia L, Shi W, Liang J, Zhou F, Li Q, Zhang J (2013) Abscisic acid accumulation modulates auxin transport in the root tip to enhance proton secretion for maintaining root growth under moderate water stress. *New Phytol* 197:139–150.
- Xu Z-S, Xia L-Q, Chen M, Cheng X-G, Zhang R-Y, Li L-C, Zhao Y-X, Lu Y, Ni Z-Y, Liu L, Qiu Z-G, Ma Y-Z (2007) Isolation and molecular characterization of the *Triticum aestivum* L. ethylene-responsive factor 1 (TaERF1) that increases multiple stress tolerance. *Plant Mol Biol* 65:719–732.
- Yamaguchi M, Sharp RE (2010) Complexity and coordination of root growth at low water potentials: recent advances from transcriptomic and proteomic analyses. *Plant Cell Environ* 33:590–603.
- Yan F, Deng W, Wang X, Yang C, Li Z (2012) Maize (*Zea mays* L.) homologue of ABA-insensitive (ABI) 5 gene plays a negative regulatory role in abiotic stresses response. *Plant Growth Regul* 68:383–393.
- Ye N, Jia L, Zhang J (2012) ABA signal in rice under stress conditions. *Rice* 5:1.
- Zentella R, Zhang Z-L, Park M, Thomas SG, Endo A, Murase K, Fleet CM, Jikumaru Y, Nambara E, Kamiya Y, Sun T (2007) Global analysis of DELLA direct targets in early gibberellin signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 19:3037–3057.
- Zhang G, Chen M, Li L, Xu Z, Chen X, Guo J, Ma Y (2009) Overexpression of the soybean GmERF3 gene, an AP2/ERF type transcription factor for increased tolerances to salt, drought, and diseases in transgenic tobacco. *J Exp Bot* 60:3781–96.
- Zhang H, Zhou C (2013) Signal transduction in leaf senescence. *Plant Mol Biol* 62:539–545.
- Zhang J, Tardieu F (1996) Relative contribution of apices and mature tissues to ABA synthesis in droughted maize root systems. *Plant Cell Physiol* 37:598–605.
- Zhang Q, Li P, Wang Z, Cao Z, Zhang H, Zhang C, Quist TM, Goodwin SM, Zhu J, Shi H, Damsz B, Charbaji T, Gong Q, Ma S, Fredricksen M, Galbraith DW, Jenks MA, Rhodes D, Hasegawa PM, Bohnert HJ, Joly RJ, Bressan RA, Zhu J (2010) Salt cress. A halophyte and cryophyte *Arabidopsis* relative model system and its applicability to molecular genetic analyses of growth and development of extremophiles. *Plant Physiol* 135:1718–1737.