



FARKLI ÖZELLİKLERİ VE ÖZEL YÖNLERİ İLE BİR BİTKİ HORMONLARI GRUBU: STRİGOLAKTONLAR

Özge DURMAZ^{1*}, Alper DURMAZ¹, Erdi Can AYTAR², Yasemin ÖZDENER KÖMPE¹

¹Ondokuz Mayıs University, Faculty of Science, Department of Biology, 55200 Samsun, Türkiye

²Uşak University, Faculty of Agriculture, Department of Horticulture, 64000, Uşak, Türkiye

Özet: Çok hücreli bir bitkinin yapısal değişimi ve fonksiyonu, organizmayı oluşturan hücreler arasındaki ilişkiye bağlıdır. Yüksek bitkilerde morfogenez, büyüme, metabolizmanın koordinasyonu ve düzenlenmesi, bitkinin bir kısmından diğer kısmına taşınan sinyal molekülleri ile sağlanmaktadır. Bitkiler, çeşitli sinyal molekülleri tarafından büyük ölçüde düzenlenen fizyolojik ve gelişimsel değişiklikler yoluyla çevresel tepkilere yanıt verir. Bu moleküller bitki büyüme düzenleyicileridir. Bitki büyüme düzenleyicileri, organizmalarda doğal olarak sentezlenen, büyüme ile buna bağlı diğer fizyolojik faaliyetleri kontrol eden ve sentezlendiği yerden diğer kısımlara taşıyıp, etkinliğini orada ve çok düşük konsantrasyonlarda gösteren organik maddelerdir. Yapılan çalışmalarla bitkilerde belirli işlevleri gerçekleştiren ve birbirleri ile etkileşim halinde olan birçok bitki büyüme düzenleyicileri belirlenmiştir. Strigolaktonlar da bitki yapısının kontrolünde önemli sinyaller olarak ortaya çıkan bitki büyüme düzenleyicilerinin yeni bir sınıfıdır. Strigolaktonlar, Orobanchaceae familyası türlerinde, tohum çimlenmesini uyarabilme yeteneğine sahipken, diğer birçok familyada da nodülasyonu arttırdığı düşünülmektedir. Nitekim, strigolaktonların moleküler yapısı, strigolaktonların görevleri, strigolaktonların bitki tarafından üretilmesi ve strigolaktonların diğer hormonlarla etkileşimleri konuları bu hormon grubunun daha iyi anlaşılmasını sağlayacaktır.

Anahtar kelimeler: Bitki büyüme düzenleyicileri, Tohum çimlenmesi, Fungus-bitki ilişkisi, Hormon yapısı

A Class of Plant hormones with Different Properties and Special Aspects: Strigolactones

Abstract: The structural change and function of a multicellular plant depend on the relationship between the cells of the organism. At the present, it is known that in high plants, the coordination and regulation of morphogenesis, growth and metabolism are provided by signals transmitted from one part of the plant to another. These signalling molecules are called hormones. Hormones are natural substances that are produced within an organism and play a significant role in regulating growth and other related physiological activities. They are transported to various parts of the organism from where they are synthesized, exerting their effects even at very low concentrations. Through various studies, researchers have identified specific hormones in plants that carry out specific functions and interact with each other. Strigolactone is also a new class of plant hormones that emerges as important signals in the control of plant structure. Strigolactones have the ability to stimulate seed germination in the Orobanchaceae family species, while it is thought to increase nodulation in many other families. Indeed, delving into topics such as the molecular structure of strigolactones, their functions, their biosynthesis within plants, and their interactions with other hormones will greatly contribute to a better comprehension of this group of hormones.

Keywords: Plant growth regulators, Seed germination, Fungus-plant relationship, Hormone structure

*Sorumlu yazar (Corresponding author): Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 55200 Samsun, Türkiye

E mail: ozgebilici0811@gmail.com (Ö. DURMAZ)

Özge DURMAZ



<https://orcid.org/0000-0003-1180-0022>

Alper DURMAZ



<https://orcid.org/0000-0001-6927-3283>

Erdi Can AYTAR



<https://orcid.org/0000-0001-6045-0183>

Yasemin ÖZDENER KÖMPE



<https://orcid.org/0000-0003-1649-4298>

Gönderi: 05 Mayıs 2023

Kabul: 14 Ağustos 2023

Yayınlanma: 01 Ekim 2023

Received: May 05, 2023

Accepted: August 14, 2023

Published: October 01, 2023

Cite as: Durmaz Ö, Durmaz A, Aytar EC, Özden K. 2023. A class of plant hormones with different properties and special aspects: strigolactones. BSJ Eng Sci, 6(4): 648-657.

1. Giriş

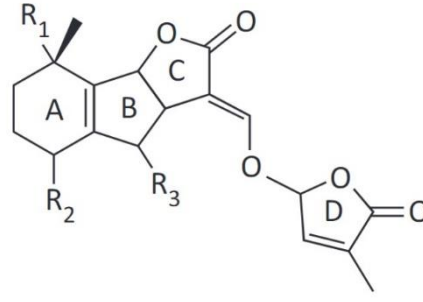
Başlangıçta parazitik bitkiler için tohum çimlenme uyarıcıları olarak kabul edilen strigolaktonlar, şimdi sürgün dallanması ve kök sistemi yapısı dahil olmak üzere bitki gelişiminin birçok yönünü etkileyen önemli endojen fitohormonlar olarak kabul edilmektedir (Wang ve ark., 2022). Orobanchaceae familyası türlerinin çoğu diğer bitkiler üzerinde parazit olarak yaşamaktadır (Smith, 2014). Strigolaktonlar, parazit bir bitki olan *Striga* spp. dahil Orobanchaceae familyasındaki kök paraziti bitkilerin tohumlarının çimlenmesini uyarabilme yeteneklerine sahiptir (Xie ve ark., 2010).

Strigolaktonların ilk defa tespit edilmesi; *Striga lutea* nın çimlenme stimülantı olarak pamuk köklerinden 1966 yılında saflaştırılmış ve kimyasal yapısı 1972 yılında tanımlanmıştır (Cook ve ark., 1966). Afrikada, bu yabancı otlar (*Striga* sp.) hiçbir uyarıcı olmadan rastgele ortaya çıktıkları ve ürünlere zarar verdikleri için çiftçiler tarafından "Cadı Otu" şeklinde adlandırılmıştır. Ayrıca, strigolaktonlar rizosferde arbusküler mikorizal funguslarla (AMF) bitki simbiyozu için sinyal molekülleri olarak görev alırlar (Besserer ve ark., 2006).



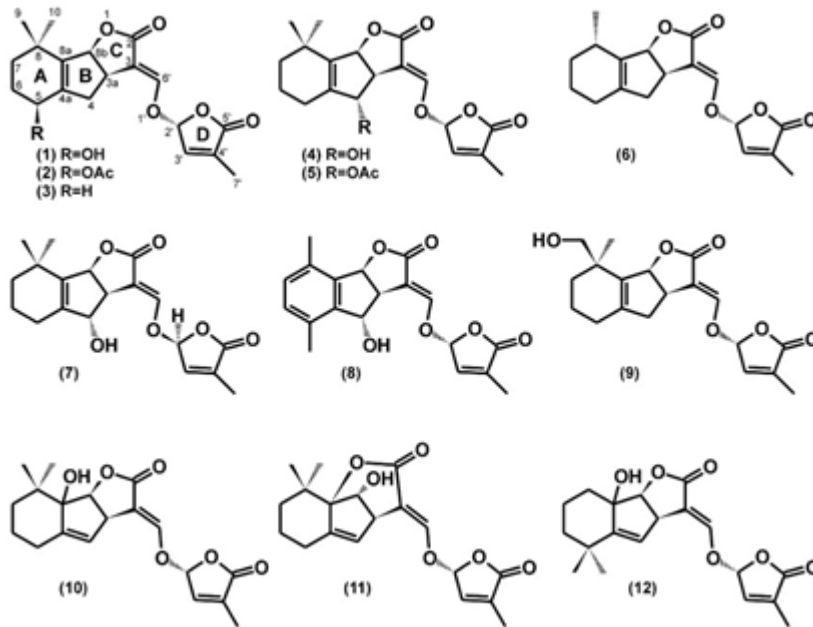
2. Strigolaktonların Moleküler Yapısı

Strigolaktonlar tipik lakton halkası içerir. Doğal strigolaktonlar, bir butenolid D-halkasına enol-eter köprüsü ile bağlanan trisiklik ABC lakton halka sisteminden oluşan çekirdeğe sahip karmaşık yapılardan oluşurlar (Zwanenburg ve Blanco-Ania, 2018). Strigolakton ailesinin üyeleri, çekirdek yapının kimyasal modifikasyonlarında ve stereokimyasal konformasyonlarında farklılık arz eder. Stereokimya, strigolaktona atfedilen biyolojik özelliklerinde çok önemli bir rol oynar (Scaffidi ve ark., 2013). Bu nedenle, Strigol ve Orobanchol, sırasıyla A ve B halkalarının oksitlendiği ve C halkasına göre B halkasının stereokimyasının farklı olduğu iki yaygın örnektir (Smith, 2014). B/C bağlantısının farklı yönelimine bağlı olarak doğal olarak oluşan strigolaktonlar Strigol ve Orobanchol olarak iki gruba ayrılabilir (Waters ve ark., 2017). Bunlar her zaman bir enol eter birimi vasıtasıyla bir butenolid halkasına (D-halkası) bağlanan üç halkalı yapı, ABC iskeleti içerir (Zwanenburg ve Pospíšil, 2013) (Şekil 1).



Şekil 1. Strigolaktonların genel yapısı (Ruyter-Spira ve ark., 2013)

5- deoksistrigol'den türevlenen birçok strigolakton vardır (Xie ve ark., 2010; Zwanenburg ve Pospíšil, 2013) (Şekil 2). Yapısal ve biyokimyasal olarak, şimdiye kadar yüksek bitkilerde belirlenen karotenoidler arasında muhtemel substrat adayı, 9 (Z) -β-karoten dir. Biyosentetik yollarda AB halkaları oksidasyon ve epoksidasyon, demetilasyon, dekarboksilasyon, protonasyon, hidroksilasyon, epoksidasyon, asetoksilasyon ile doğal Strigolaktonların mevcut olan yapısal çeşitliliğine yol açar (Al-Babili ve Bouwmeester, 2015). Sonuçta oluşan ara maddeler 5-deoksistrigol oluşmasını ve ardışık reaksiyonlarla strigolaktonların çeşitlerinin meydana gelmesini sağlar (Rani ve ark., 2008).



Şekil 2. Strigolaktonların yapısı: strigol (1), strigil asetat (2), 5-deoksistrigol (3), orobanchol (4), orobanchil asetat (5), sorgolakton (6), 20-epi-orobanchol (7), solanakol (8) ve sorgomol (9). Daha sonra orobanchil asetat olarak gösterilen alectrol için üç yapı (10,11,12) önerilmiştir (Rani ve ark., 2008).

Strigolaktonlar, kimyasal yapıları ve stereokimyası bakımından bitkiler arasında çeşitlilik gösterir. Yapısal çeşitlilikleri, trisiklik lakton halka kısmındaki yüksek düzeyde yapısal plastisitenin bir sonucu olarak, çok sayıda kiral karbonun ortaya çıkması, stereokimyasal

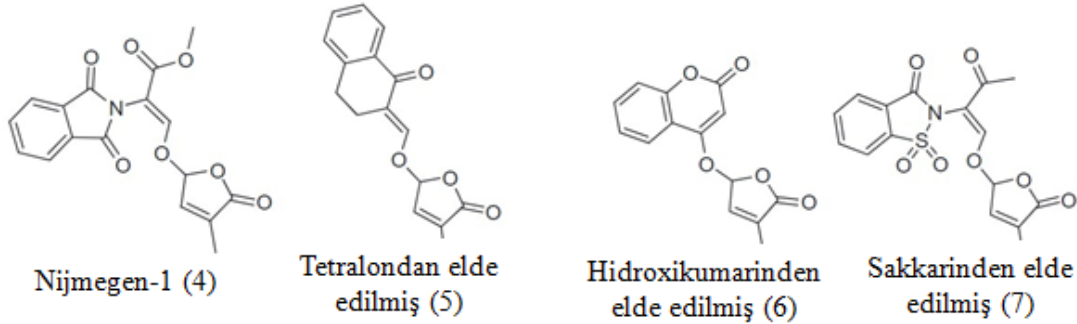
çeşitliliğinden sorumludur (Seto ve ark., 2014). Strigolaktonlar, trisiklik lakton halkasının varlığına/yokluğuna ve kimyasal yapısına göre gruplandırılır. Tam ABC halkasına sahip olanlar kanonik olarak adlandırılırken carlactone ve türevlerinde

görüldüğü gibi tam ABC halkasına sahip olmayanlar kanonik olmayan strigolaktonlar olarak adlandırılır (Waters ve ark., 2017). Bu çeşitliliklerin, strigolakton biyoaktiviteleri ve fonksiyonel özgüllük üzerinde önemli bir etkiye sahip olduğu gösterilmiştir (Boyer ve ark., 2012; Waters ve ark., 2017).

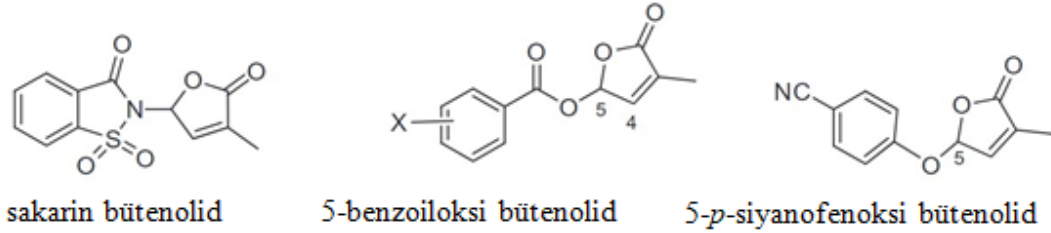
Strigolaktonların hem tarım hem de biyotıp alanlarında var olan potansiyeli düşünüldüğünde ve doğal Strigolaktonların mikromolar konsantrasyonda üretilmesi göz önüne alındığında, var olan potansiyellerinden yararlanmak için sentetik Strigolakton ürünlerinin elde edilmesi gerektiği kaçınılmaz bir gerçektir. Bu sentetik Strigolaktonların temel biyoaktivitesi, esas olarak D-halkasının varlığına bağlıdır (Boyer ve ark., 2012).

Pratik uygulama için bu doğal Strigolaktonlar çok karmaşık bir yapıya sahiptir ve bu nedenle, Strigolakton analogları daha basit bir yapı ile temel biyoaktiviteyi

muhafaza ederek geliştirilmiştir (Zwanenburg ve Pospíšil, 2013). Strigolakton analoglarının örnekleri, Nijmegen-1 (Nefkens ve ark., 1997) ve tetralondan türetilen analoglar (Mwakaboko ve Zwanenburg, 2011), hidroksi kumarin (Mwakaboko ve Zwanenburg, 2011) ve sakarindir (Nefkens ve ark., 1997). Strigolaktonun en çok bilinen analogu GR24'tür (Şekil 3) (Zwanenburg ve ark., 2013). Yeni keşfedilen Strigolakton taklitçileri ise sadece C-5'de uygun bir ayrılma grubu olan D-halkasına sahiptirler (Şekil 4). Strigolakton taklitçileri ve analogları arasında da büyük farklılıklar vardır. Analog Nijmegen-1 (4) (Şekil 3, 1 numaralı kimyasal) 'te butenolid halkasına fazladan bir metil grubu eklendiğinde çimlenme aktivitesi neredeyse etkilenmezken, taklit örneklerinde ekstra bir metil, aktivite kaybına neden olur. Davranıştaki bu farklılık, analogların ve taklitçilerin, farklı reseptör alanlarına sahip olduklarını kuvvetle göstermektedir (Zwanenburg ve ark., 2013).



Şekil 3. Analog GR24 ve yeni tasarlanmış Strigolakton analogları (Zwanenburg ve ark., 2013).



Şekil 4. Strigolakton taklitçileri (Zwanenburg ve ark., 2013).

3. Strigolaktonların Görevleri

Strigolaktonlar; sinyal molekülleri olarak ele alındığında oldukça ilginçtir; çünkü endojen bir hormon olarak bitki içinde ve kök hücre sinyali olarak da toprağın içinde hareket eder (Umehara ve ark., 2008). Birçok bitki türünde nitrat ve fosfor, strigolakton üretiminin düzenlemesini etkiler. Nitekim strigolaktonlar çevresel uyarılara karşı verilen yanıtların düzenleyicileri arasında da yer alır. Özellikle, besin maddesi kullanılabilirliği üzerine olan etkisi, strigolaktonlara karşı duyulan ilginin artmasına neden olmuştur (Yoneyama ve ark., 2012). Arbusküler mikoriza ve parazit yabancı otların etkileşimlerinin daha iyi belirlenmesi için yapılan çalışmalardan, tesadüfen strigolaktonlar ile ilgili sonuçlar elde edilmiştir. Strigolaktonların nodülasyonda, sürgün dallanmasında, ikincil büyümede ve kök büyümesinde önemli rollerinin olduğu ortaya çıkarılmıştır (Foo ve ark., 2013).

3.1 Kök ve Sürgün Dallanması

Bütün organizmalarda üniform bir büyüme ve yaşamın sürdürülebilmesi için ince ayarlanmış homeostazi vardır. Bitkiler de, canlılar arasında bu durum için bir istisna değildir. Bitki, sınırlı hareket kabiliyeti içinde faaliyet göstermek zorundadır ve pluripotent meristemler yoluyla yüksek bir esneklik seviyesine adapte olmuştur. Bir bitki içindeki tüm meristemlerin aktivitesi, çevresel koşullara yanıt olarak büyümeyi optimize etmek için sıkı bir şekilde koordine edilmektedir. Taşınabilen sinyaller (bitki büyüme düzenleyicileri -hormonlar), kontrollü ve sistematik gelişme ve büyüme için bitkilerde çok miktarda bulunur (Brewer ve ark., 2013).

2008'de yapılan çalışmalarda, köklerden sürgüne nakledilen önceden tanımlanmamış bir kimyasal sinyalin, ikincil sürgünlerin büyümesini bastırdığı fark edilmiş ve bu kimyasal sinyalin strigolakton olduğu düşünülmüştür (Shindo ve ark., 2018). Gözlemler sonucunda strigolakton

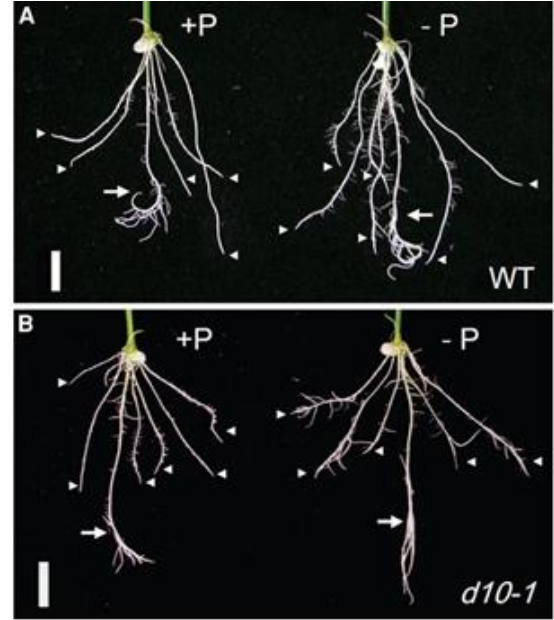
üretmeyen bitki mutantlarının birçok ikincil filiz ürettiği görülmüştür. Bunlara strigolakton sentetiği olan GR24 uygulayarak büyümeleri baskı altına alınmıştır. Daha sonra, strigolaktonların kökün sekonder kalınlaşmasına neden olduğu ve yan köklerin ve kök tüylerinin oluşumunu teşvik ettiği bulunmuştur. Elde edilen sonuçlar strigolaktonlar için kanıt olarak kabul edilir. (Brewer ve ark., 2013) (Şekil 5).



Şekil 5. d10-1 ve d14-1 mutantlarının fenotipi. A) 6 haftalık yabani tip bitkinin genel yapısı ve d10-1 ve d14-1 mutant bitkileri. B) Anaç d10-1, d14-1 mutantları ve WT bitkilerine ait anaçlarının kök görüntüleri. Ölçek çubuğu 10 cm (Arite ve ark., 2012).

Fosfor ve nitrat gibi toprak besin elementleri; kök ve sürgünlerin uzaması ve dallanmasında rol oynarlar. Bu nedenle bitkilerin gelişimleri üzerinde oldukça etkilidirler (S. M. Smith ve Waters, 2012). Strigolakton üretiminin topraktaki besin maddesi sınırlamasına yanıt olarak arttığı fark edildiğinde önemi daha da netlik kazanmaktadır. Strigolaktonların bu tür etkileri, kök sisteminin sürgün sistemine göre daha fazla büyümesine neden olur. (S. M. Smith, 2014). Besin eksikliği, köklerde daha fazla dallanmayı sağlarken sürgünlerde

dallanmanın azalmasını tetikler. Böylece köklerin potansiyellerini artırarak daha fazla besin elde etmesini sağlamış, sürgünlerin ise besin ihtiyacını azaltmış olur (S. M. Smith ve Waters, 2012). Tersine, mineral besin maddeleri bol olduğu zaman strigolakton üretimi düşer ve sürgünlere daha düşük miktarda taşınır. Buna bağlı olarak yeni ikincil filizler oluşur. Sonuçta bitki; güneş enerjisini ve atmosferdeki karbon dioksiti yakalamak için kapasitesini artıracak şekilde büyür (Şekil 6) (S. M. Smith, 2014). Ayrıca, son çalışmalar fotosentetik glikozun, pirinç bitkilerinde Strigolakton yolunu ve sürgün dallanmasını etkilediğini, sirkadiyen ritimlerin entegratörünü kontrol ettiğini ortaya koymuştur (Yoneyama ve Brewer, 2021)



Şekil 6. Fosfat eksikliği bitkilerin sürgün çoğalmasını engellerken, strigolakton varlığında ise sekonder köklerin sayısını ve uzamasını artırır (P içeren ortamda (600 μ M P, solda) ve P yokluğunda (sağda) büyütülen on dört günlük WT= yabani tip ve d10-1 mutant fideleri. (Arite ve ark., 2012).

3.2 Bitki ve Arbüsküler Mikorizal Fungusların Simbiyotik Yaşam Oluşturması

AMF zorunlu simbiyotlardır ve yaşam döngülerini tamamlamak için bitkileri konukçu olarak kullanırlar (Requena ve ark., 2007). AMF, en az 460 milyon yıl önce olduğu varsayılan Glomeromycota kökenli toprak canlılarıdır. Glomeromycota fungusları sürekli olarak yaşam içerisinde Angiosperm, Gymnosperm, Pteridofit ve bazı Bryofitlerin kökleri ile ortaklık içerisindeyler (J. E. Smith, 2009).

Strigolaktonların ilk önce endojen hormonlardan ziyade rizosfer sinyalleri olarak evrimleştiği öne sürülmüştür (Walker ve ark., 2019). Son veriler, *Marchantia paleacea*'da yeni tanımlanmış bir strigolakton olan biryosimbiol'ün büyüme ve gen ekspresyonu için gerekli olmadığını ancak AMF simbiyozu için gerekli olduğunu göstermektedir (Kodama ve ark., 2022). Simbiyoz esnasında, AMF konukçu bitkisinden karbonhidratları

alır ve karşılığında bitkiler funguslardan su ve mineral maddeleri (özellikle fosfor ve azot) elde eder (López-Ráez ve ark., 2011). Simbiyoz hem bitkinin besleme durumunu iyileştirir hem de stresli koşullara karşı daha dayanıklı olmasını sağlar (Parniske, 2008). Kimyasal iş birliği, iki canlı arasında herhangi bir temas gerçekleşmeden önce rhizosferde başlar. Strigolaktonlar hem bitki tepkilerini kontrol etmek için dahili sinyaller olarak hem de karşılıklılığı indüklemek için dışsal sinyaller olarak işlev görür. İki farklı canlı arasında bağlantı kurmanın en önemli nedeni inorganik besindir. Bitkiler besin mevcudiyetine, özellikle fosfata yanıt verir. Fosfat strigolakton üretimi ve eksüdasyonunu düzenler. Fosfat açlığı strigolakton üretimini önemli ölçüde artırırken, fosfat yeterliliği mikotropik bitkilerde bunu bastırır (Yoneyama, 2019). AMF simbiyozu, konukçu bitkiler tarafından inorganik besinlerin özellikle fosfatın alınmasında çok önemli roller oynadığından, bitkiler AMF simbiyozunu teşvik etmek için strigolakton salgısını artırır. Strigolaktonlar, bitki kökleri tarafından toprağa salındıktan sonra konak tespit sinyalleri olarak hareket ederek, AMF metabolizmalarını ve hif dallanmasını uyarırlar (Parniske, 2008).

Toprak içerisinde aseksüel sporlar hif üretir ve bitki köklerini kolonize eder. Bir appressorium vasıtasıyla kök yüzeyine hiflerin eklenmesinden sonra fungus kortekse nüfuz eder ve morfolojik olarak özel yapılar oluşturur. Strigolaktonların özellikle besin eksikliği durumunda AMF ile bitki arasındaki simbiyozu arttırdığı görülmüştür. Özellikle azot açlığı ise sorgum, mısır ve marul gibi bazı bitki türlerinde strigolakton üretimini ve eksüdasyonu artırır. Bu da bu bitkilerin nitrojen temini için AMF'ye bağlı olduğunu düşündürür (Yoneyama, 2019). Pirinçte sülfat eksikliği de strigolakton üretimini teşvik eder (Shindo ve ark., 2018). Fosfat eksikliği tüm strigolakton biyosentez genlerinin ekspresyonunu artırır (Yoneyama ve ark., 2020). Ancak sülfat eksikliğinde sadece D27 kuvvetli bir şekilde eksprese edilir, bu da D27'nin AMF simbiyozu yoluyla etkili kükürt kazanımında önemli bir rol oynayabileceğini düşündürür (Shindo ve ark., 2018).

Bitkilerin, değişen miktarlarda farklı strigolakton karışımları ürettiği bilinmektedir. Bunlar bitkinin gelişim aşaması ve ortam faktörlerinden etkilenmektedir (Al-Babili ve Bouwmeester, 2015). Bitki-mikoendofit simbiyotik birlikteliklerin, konukçunun gelişim aşaması ve ortam faktörlerinden önemli ölçüde etkilendiği göz önüne alındığında (Walters ve ark., 2008), gelişim aşamaları esnasında konak geçişi gerçekleşirken ve/veya abiyotik stres gibi değişen çevresel koşullar nedeniyle doku ve organların strigolakton çeşidindeki değişiklikler, mikoendofitik yaşam tarzlarını modüle etmek için bilgi kaynağı olarak kullanılabilirler (Jia ve ark., 2016).

Doku/organ tercihi veya özgülüğü, mikoendofitlerin sergilediği belirgin bir özelliktir (Qi ve ark., 2012). Örneğin, Qi ve ark., (2012) konukçu bitki materyallerinin yaşının mikoendofit çeşitliliğinin önemli bir belirleyicisi olmasına rağmen, doku tipinin

mikoendofit topluluğunu belirgin şekilde etkilediğini bulmuştur. Bu özelliğin bir önemi, mikoendofitlerin sınıflandırılmasında önemli bir faktör olabilir (Bamisile ve ark., 2018). Organ ve doku özgülüğü için önemli bir açıklama, bitki dokularının karakteristiği olan çeşitli fizyolojik koşullara mikoendofitik adaptasyondur. Benzer şekilde, belirli dokular, endofitleri etkileyen benzersiz bir dizi seçici baskı sağlar. Bu nedenle farklı mantar topluluğu, her doku tipine özgü karakteristik mikoendofit topluluklarının oluşumuna yol açan farklı dokularda baskındır. Strigolaktonlar, dokular ve organlar arasında çeşitli fizyolojik koşulların oluşmasına katkıda bulunabilir. Örneğin, strigolaktonlar, oksin taşınmasını ve ilişkili fizyolojik süreçleri kontrol eder. Bu durum bitki-mikoendofit etkileşimlerini de içerebilir. Çünkü oksinin, mikoendofit etkileşimini ve konak kolonizasyonunu kolaylaştırmak için kullanıldığı görülmüştür (Waqas ve ark., 2012).

Ayrıca, bitkiler içinde, strigolaktonların kökten sürgüne taşınmasının strigolaktonun yapısına ve stereokimyasına özgü olduğu gösterilmiştir (Waters ve ark., 2017). Bu aynı bitkinin farklı dokuları içinde yapısal veya stereokimyasal olarak farklı strigolaktonların birikmesine izin verir. Yukarıdakiler dikkate alındığında ve şu anda sadece AMF lerde doğrulanmış olmasına rağmen, fungus tepkilerinin farklı strigolakton moleküllerine göre değişiklik gösterdiği gerçeği ile strigolaktonların, mikoendofit dokusunu, organ tercihini ve özgülüğünü doğrudan etkileyerek bitki-mikoendofit etkileşimlerinin kurulmasında önemli bir rol oynaması mümkündür (Besserer ve ark., 2006; Tang ve Chu, 2020).

Strigolaktonların, simbiyoz oluştuktan sonra konukçu bitki içindeki seviyelerinin düzenlenmesinin öncelikleri vardır. López-Ráez ve ark., (2011) yılında strigolakton miktarının azalmasını domates ile yapmış oldukları bir çalışmada ortaya koymuşlardır. AMF simbiyozu ile strigolaktonların azaltılması ilk kez analitik olarak sıvı kromatografi-tandem kütle spektrometresi (LC-MS / MS) ile gösterilmiştir. Bu çalışmada *Glomus mosseae* (BEG12) ve *Glomus intraradices* (BEG 121) kullanılarak domates köklerinden elde edilen kök eksudatlarının *Phelipanche ramosa* tohumlarını çimlendirme yüzdesi kontrol edilmiştir. Sonuçta çimlenme miktarının yaklaşık %50 daha düşük olduğu görülmüştür (López-Ráez ve ark., 2011).

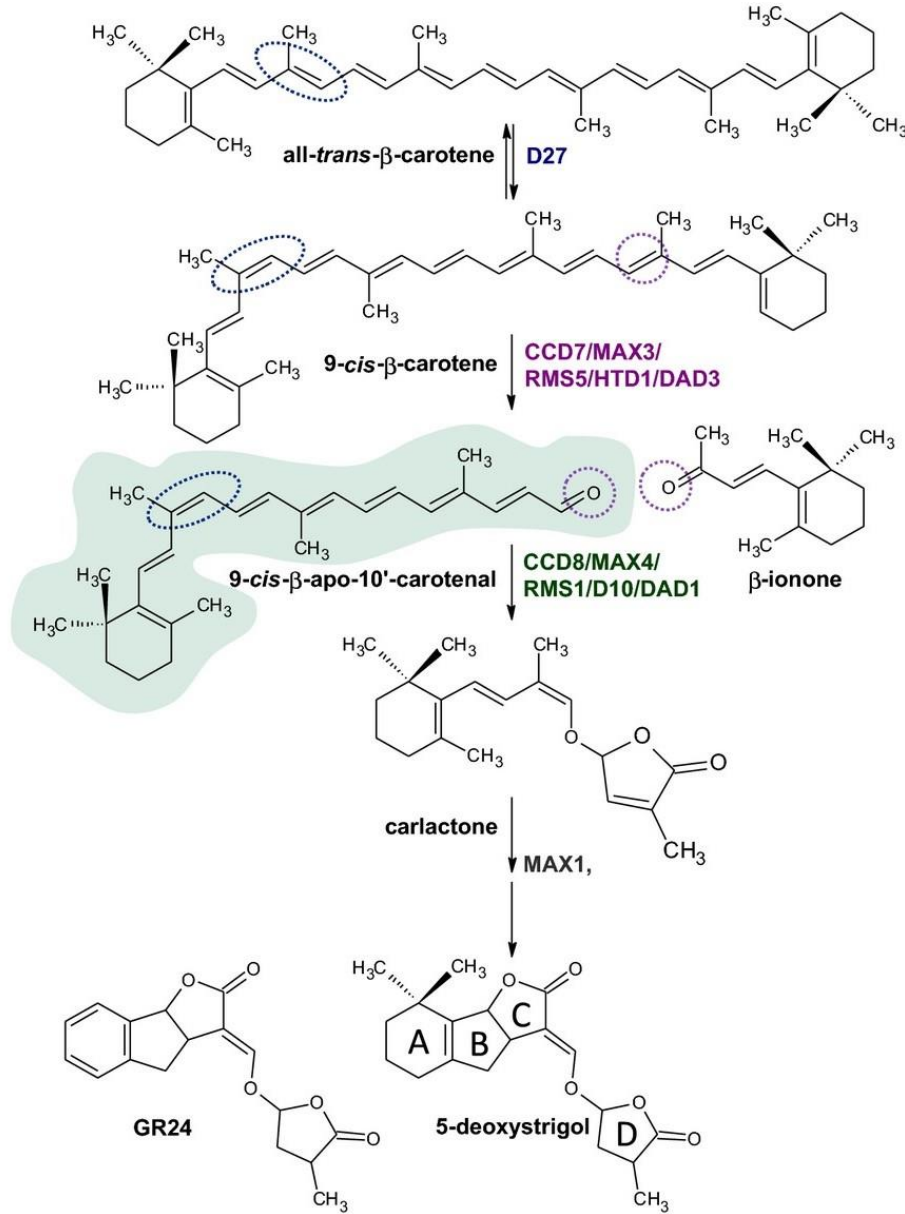
3.3 Nodülasyon Oluşumu

Rizosfer sinyali olan flavonoidler nodülasyon oluşumunu düşürür. Flavonoidlerin tersine sentetik strigolaktonların direk *Pisum sativum* ve *Medicago sativa* ya spesifik rizobiyal hücre kültürü şeklinde uygulanması büyümeyi arttırmazken nod faktörü üretimini ve kalsiyum artışını uyarmıştır (Soto ve ark., 2010). Mutantlarla yapılan son çalışmalar, strigolakton eksikliği bulunan bitkilerde nodül oluşumunun daha düşük olduğunu göstermiştir. Bu nedenle endojen strigolaktonların nodülasyonu arttırması gerektiği düşünülmüştür (Foo ve Davies, 2011).

3.4. Strigolaktonların Bitki Tarafından Üretilmesi

Strigolaktonlar karotenoidlerden oluşur ve bunlar terpenler veya izoprenler denilen yapı taşlarından yapılıdır. Bu nedenle karotenoidler ve dolayısıyla strigolaktonlar terpenoidler veya izoprenoitler olarak tanımlanabilir (Alder ve ark., 2012). Karotenoidler, muzda, havuç köklerinde ve domatesde gördüğümüz sarı, turuncu ve kırmızı renklerinin oluşmasını sağlar. Aynı zamanda ışık enerjisini absorbe etmek, fotosentezde kilit rol oynamak ve bitkiyi oksidatif hasara karşı korumak da dahil olmak üzere önemli işlevleri vardır (S. M. Smith, 2014). Bilinen tüm strigolaktonların türetildiği bitkilerde β -karoten biyosentezinin siyanobakteri kaynaklı olduğu bildirilmektedir (Sandmann, 2002). Strigolaktonların biyosentezinden sorumlu genler olan D27, CCD7, CCD8 hücre çekirdek DNA'sında kodlanmaktadır. Ancak, protein ürünleri plastidlerde görev yapar. Plastidlerle

ilişkili fonksiyonlar, hücre çekirdeğindeki genlerden genellikle siyanobakterilerin/plastidlerin atalarından türediği için (Gould ve ark., 2008; Timmis ve ark., 2004) D27/D27 benzeri, CCD7 ve CCD8 için bu gen ailelerinin erken siyanobakteriyel/plastidyal kökene sahip oldukları filogenetik analizlerle gösterilmiştir. Bitkilerdeki gen aileleri muhtemelen hücre içi gen transferi (IGT) yoluyla oluşmuş olabilir. Son çalışmalar, strigolaktonların çekirdek genler ve biyosentez yolunun ilk olarak angiospermlerde tanımlandığı gösterilirken, neredeyse tüm bitkilerde hatta bazı yeşil alglerde de bu biyosentez yolu ve çekirdek genlerin bulunduğu belirlenmiştir (Bonhomme ve Guillory, 2022; Kodama ve ark., 2022; Walker ve ark., 2019). Strigolaktonların biyosentetik yolunda, karlakton adı verilen β -karoteni bir laktona dönüştüren üç kloroplast enzimi içerdiği gösterilmiştir (Şekil 7)



Şekil 7. All-trans- β -karotenin öncü olarak kullanılarak strigolakton çeşitlerinin oluşmasını sağlayan 5-deoksistrigol'un sentez yolu. D27, CCD7 ve CCD8 tarafından katalize edilen moleküler yeniden düzenlemeler sırasıyla mavi, mor ve yeşil renkte vurgulanır. 5-Deoksistrigol'nin dört halkası A-D olarak adlandırılır (Waldie ve ark., 2014).

Yakın zamana kadar, seskiterpen laktonları olarak karakterize olmalarına rağmen, strigolaktonların biyosentetik kökeni bilinmemekteydi (Bouwmeester ve ark., 2003). Mısır (*Zea mays*) karotenoid mutantları ve mısır, kara fasulye (*Vigna unguiculata*) ve sorgum (*Sorghum bicolor*) bitkilerinde izoprenoid yollarının inhibitörleri kullanılarak, *Striga hermonthica* ve *Orobancha crenata*'nın kök salgısıyla tetiklenen çimlenmesi üzerinde etkilerini değerlendirdikleri çalışmalarında, bu üç konuk bitki türü ile iki parazit bitki türünde strigolakton çimlenme uyarıcılarının strigolaktonların seskiterpen formları olmadığını, bunların apokarotenoid olduğunu göstermiştir (López-Ráez ve ark., 2011). Bu keşfi takiben, karotenoid öncülünden bilinen tüm strigolaktonların oluşturulması için bir biyogenetik şema önerilmiştir (Matusova ve ark., 2005).

3.5. Strigolaktonların Diğer Hormonlarla Etkileşimleri

Oksin miktarı, sürgün ucunun aktivitesiyle orantılıdır. Sürgünün altındaki dokulara büyüme durumu hakkında bilgi verir ve yanal büyüme hakkında karar vermesine izin verir (Li ve Bangerth, 1999). Oksin, aksiller tomurcuk büyümesini engellemek ve kök büyümesini teşvik etmek için sürgünün tepe kısmından basipetal olarak taşınır. Birbirine antagonist çalışan strigolakton ve sitokininler, oksinin tomurcuk oluşumunu baskılayabilmesi veya etkisinin kırılması için ikincil haberci etkisi gösterirler. Strigolaktonlar tomurcuk büyümesini (Gomez-Roldan ve ark., 2008) ve sitokininler tomurcuk büyümesini teşvik eder ve her ikisi de tersine oksin tarafından regüle edilir (Dun ve ark., 2013). Aksiller sürgün büyümesi, nitrata yanıt olarak köklerde üretilen ve karbonhidrat miktarına göre değişiklik gösteren sitokininler tarafından desteklenmektedir. Oksin ve Strigolaktonlar, gövdelerde ve köklerde sekonder kalınlaşmayı teşvik etmek için birbirleri ile uyumlu bir etkileşime girer (Agusti ve ark., 2011). Böylece hem kök hem de filizden yayılan ve kaynak besin durumunu, apikal meristem aktivitesini bildiren sinyaller, hâkim olan koşullara göre bitki yapısını ve kaynak dağılımını ayarlamak amacıyla birlikte hareket eder.

Wang ve ark., (2013) yılında yapmış oldukları çalışmaların son gözlemleri, strigolakton ve brasinosteroid sinyalleme arasındaki potansiyel etkileşimleri göstermektedir (Y. Wang ve ark., 2013). Bu çalışmada, BES1'in MAX2 ile etkileşime girdiğini ve strigolakton-yanıt veren gen ifadesini düzenlemek için MAX2'nin substratı olarak işlev gördüğünü belirlenmiştir. Ayrıca, strigolakton ve brasinosteroid sinyal yollarının, aynı transkripsiyon faktörü olan BES1'i farklı şekillerde düzenlediği belirlenmiştir. Nitekim brassinosteroidler doğrudan kök dallanmasını etkilemese de BES1'in strigolaktona bağımlı tahrip edilmesi, potansiyel olarak brasinosteroid sinyalini zayıflatılabilir ve kök dallanması üzerinde bir kontrol mekanizması olarak işlev görebilir (Nakamura ve ark., 2013).

3.6. Biyomedikal Uygulamalar

Çeşitli bitki türevli biyoaktif bileşiklerin kanser hücresi büyümesini ve hayatta kalmasını engellediği gösterilmiştir (Fridlender ve ark., 2015). Strigolaktonların antiproliferatif aktivitesine ilişkin 2012'deki ilk raporda, strigolaktonların hücre replikasyonlarını bloke ederek bitkilerde sürgün dallanmasını engellediği gözlenmiştir. Bu ilk verilere dayanarak altı sentetik Strigolakton analogu göğüs kanseri hücre hattında test edilmiş ve meme kanseri hücrelerinin proliferasyonunu inhibe edebildiği ve Kanser hücrelerinin apoptozisini indükleyebildiği ve aynı zamanda 'kanser olmayan' hatlar üzerinde çok daha az etkili olduğu rapor edilmiştir (Pollock ve ark., 2012). Daha sonra yapılan çalışmada, aynı strigolakton analoglarının prostat, kolon, akciğer, melanom, osteosarkom ve lösemi hücre hatları dahil olmak üzere katı ve katı olmayan kanser hücrelerini temsil eden bir dizi kanserden türetilmiş hücre hatlarının büyümesini ve hayatta kalmasını engellediği gösterilmiştir (Pollock ve ark., 2014).

Kanserle ilgili çalışmaların yanı sıra, daha yakın zamanda doğal Strigolaktonların ve analoglarının diğer biyomedikal alanlarda potansiyel aktiviteye sahip olduğu gösterilmiştir (Modi ve ark., 2018).

Alzheimer hastalığındaki nöropatolojik değişiklikler, beyindeki erken inflamatuvar mikro çevre ile doğrudan bağlantılıdır. Yakın tarihli bir çalışmada, strigolakton analog GR24 ya bir rasemik karışım olarak ya da saf enantiyomerler olarak SIM-A9 mikroglial hücre hattında fenotipik tarama aracında kullanılmış ve nöroinflamatuvarın baskılanmasında dikkate değer bir güç gösterildiği tespit edilmiştir (Kurt ve ark., 2020).

4. Sonuçlar ve Tartışma

Gittikçe artış gösteren dünya nüfusu için tarım ürünlerinin yeterli gelmediği bilinen bir gerçektir. Bu durum mevcut tarım ürünlerindeki kayıpların engellenmesini zorunlu kılmaktadır. Tarım ürünlerinde kullanılan azotlu gübrelerin zaman içinde tükeneceği ve mevcut bitkisel ürünleri koruma ve geliştirme yöntemlerinin yetersiz kalacağı göz önüne alındığında alternatif yolların geliştirilmesi zorunlu hale gelmiştir. Strigolaktonlar ileri için bitkisel üretim koruma ve tıbbi alanlar gibi daha birçok alanda alternatif yol olma olasılığı taşımaktadır. Bu nedenle nispeten yeni ortaya çıkmış olan bu hormonlar üzerine daha ileri araştırmalar yapılarak, yapıları ve muhtemel kullanım alanları detaylıca incelenmelidir.

Katkı Oranı Beyanı

Yazar(lar)ın katkı yüzdesi aşağıda verilmiştir. Tüm yazarlar makaleyi incelemiş ve onaylamıştır.

	Ö.D.	A.D.	E.C.A	Y.Ö.K.
K	40	10	20	30
T	60	10	10	20
Y	70	10	10	10
VTI	70	10	10	10
VAY	70	10	10	10
KT	40	20	20	20
YZ	40	20	20	20
KI	40	20	20	20
GR	40	20	20	20

K= kavram, T= tasarım, Y= yönetim, VTI= veri toplama ve/veya işleme, VAY= veri analizi ve/veya yorumlama, KT= kaynak tarama, YZ= Yazım, KI= kritik inceleme, GR= gönderim ve revizyon.

Çalışma Beyanı

Yazarlar bu çalışmada hiçbir çıkar ilişkisi olmadığını beyan etmektedirler.

Kaynaklar

Agusti J, Herold S, Schwarz M, Sanchez P, Ljung K, Dun EA, Brewer PB, Beveridge CA, Sieberer T, Sehr E. M, Greb T. 2011. Strigolactone signaling is required for auxin-dependent stimulation of secondary growth in plants. *National Acad Sci United States of America*, 108(50): 20242-20247.

Al-Babili S, Bouwmeester HJ. 2015. Strigolactones a novel carotenoid-derived plant hormone. *Annu Rev Plant Biol*, 66: 161-186.

Alder A, Jamil M, Marzorati M, Bruno M, Vermathen M, Bigler P, Ghisla S, Bouwmeester H, Beyer P, Al-Babili S. 2012. The path from β -carotene to carlactone a strigolactone-like plant hormone. *Science* 335(6074): 1348-1351. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1218094>.

Arite T, Kameoka H, Kyojuka J. 2012. Strigolactone positively controls crown root elongation in rice. *J Plant Growth Regul*, 31(2): 165-172. <https://doi.org/10.1007/S00344-011-9228-6/FIGURES/5>.

Bamisile BS, Dash CK, Akutse KS, Keppanan R, Wang L. 2018. Fungal endophytes: Beyond herbivore management. *Front Microbiology* 9(MAR): 544. <https://doi.org/10.3389/FMICB.2018.00544/BIBTEX>.

Bessener A, Puech-Pagès V, Kiefer P, Gomez-Roldan V, Jauneau A, Roy S, Portais JC, Roux C, Bécard G, Séjalon-Delmas N. 2006. Strigolactones stimulate arbuscular mycorrhizal fungi by activating mitochondria. *PLOS Biol*, 4(7): e226. <https://doi.org/10.1371/J.PBIO.0040226>.

Bonhomme S, Guillory A. 2022. Synthesis and signalling of strigolactone and KAI2-ligand signals in bryophytes. *J Experimental Botany*, 73(13): 4487-4495. <https://doi.org/10.1093/XB/ERAC186>.

Bouwmeester HJ, Matusova R, Zhongkui S, Beale MH. 2003. Secondary metabolite signalling in host-parasitic plant interactions. *Current Opinion Plant Biol*, 6(4): 358-364. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00065-7](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00065-7).

Boyer FD, Germain A, de Saint Pillot JP, Pouvreau JB, Chen VX, Ramos S, Stévenin A, Simier P, Delavault P, Beau JM, Rameau C. 2012. Structure-Activity relationship studies of strigolactone-

related molecules for branching inhibition in garden pea: molecule design for shoot branching. *Plant Physiol*, 159(4): 1524-1544. <https://doi.org/10.1104/PP.112.195826>.

Brewer PB, Koltai H, Beveridge CA. 2013. Diverse roles of strigolactones in plant development. *Molec Plant*, 6(1): 18-28. <https://doi.org/10.1093/MP/SSS130>.

Cook CE, Whichard LP, Turner B, Wall M. E, Egle G. H. 1966. Germination of Witchweed (*Striga lutea* Lour.): Isolation and properties of a potent stimulant. *Sci*, 154(3753): 1189-1190. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.154.3753.1189>.

Dun EA, De Saint Germain A, Rameau C, Beveridge CA. 2013. Dynamics of strigolactone function and shoot branching responses in *pisum sativum*. *Molec Plant*, 6(1): 128-140. <https://doi.org/10.1093/MP/SSS131>.

Foo E, Davies NW. 2011. Strigolactones promote nodulation in pea. *Planta* 234(5): 1073-1081. <https://doi.org/10.1007/S00425-011-1516-7/FIGURES/4>.

Foo E, Yoneyama K, Huggill C, Quittenden LJ, Reid JB. 2013. Strigolactones. <https://doi.org/10.4161/psb.23168> 8(3). <https://doi.org/10.4161/PSB.23168>.

Fridlender M, Kapulnik Y, Koltai H. 2015. Plant derived substances with anti-cancer activity: From folklore to practice. *Frontiers in Plant Sci*, 6(OCTOBER): 799. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2015.00799/BIBTEX>.

Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewer PB, Puech-Pagès V, Dun EA, Pillot JP, Letisse F, Matusova R, Danoun S, Portais JC, Bouwmeester H, Bécard G, Beveridge CA, Rameau C, Rochange SF. 2008. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 455(7210): 189-194. <https://doi.org/10.1038/nature07271>.

Gould SB, Waller RF, McFadden GI. 2008. Plastid evolution. *Annu Rev Plant Biol*, 59: 491-517.

Jia M, Chen L, Xin HL, Zheng CJ, Rahman K, Han T, Qin LP. 2016. A friendly relationship between endophytic fungi and medicinal plants: A systematic review. *Frontiers in Microbiology* 7(JUN): 906. <https://doi.org/10.3389/FMICB.2016.00906/BIBTEX>.

Kodama K, Rich M. K, Yoda A, Shimazaki S, Xie X, Akiyama K, Mizuno Y, Komatsu A, Luo Y, Suzuki H, Kameoka H, Libourel C, Keller J, Sakakibara K, Nishiyama T, Nakagawa T, Mashiguchi K, Uchida K, Yoneyama K, ... Kyojuka J. 2022. An ancestral function of strigolactones as symbiotic rhizosphere signals. *Nature Commun*, 13(1): 1-15. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-31708-3>.

Kurt B, Ozleyen A, Antika G, Yilmaz YB, Tumer TB. 2020. Multitarget profiling of a strigolactone analogue for early events of alzheimer's disease: in vitro therapeutic activities against neuroinflammation. *ACS Chemical Neurosci*, 11(4): 501-507. https://doi.org/10.1021/ACSCHEMNEURO.9B00694/SUPPL_FILE/CN9B00694_SI_001.PDF.

Li CJ, Bangerth F. 1999. Autoinhibition of indoleacetic acid transport in the shoots of two-branched pea (*Pisum sativum*): plants and its relationship to correlative dominance. *Physiologia Plantarum*, 106(4): 415-420. <https://doi.org/10.1034/J.1399-3054.1999.106409.X>.

López-Ráez JA, Charnikhova T, Fernández I, Bouwmeester H, Pozo MJ. 2011. Arbuscular mycorrhizal symbiosis decreases strigolactone production in tomato. *J Plant Physiol*, 168(3): 294-297. <https://doi.org/10.1016/J.JPLPH.2010.08.011>.

Matusova R, Rani K, Verstappen FWA, Franssen MCR, Beale MH, Bouwmeester HJ. 2005. The Strigolactone Germination Stimulants of the Plant-Parasitic *Striga* and *Orobanche* spp. Are Derived from the Carotenoid Pathway. *Plant Physiol*, 139(2): 920-934. <https://doi.org/10.1104/PP.105.061382>.

Modi S, Yaluri N, Kokkola T. 2018. Strigolactone GR24 and pinosylvin attenuate adipogenesis and inflammation of white

- adipocytes. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 499(2): 164-169. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2018.03.095>.
- Mwakaboko AS, Zwanenburg B. 2011. Single step synthesis of strigolactone analogues from cyclic keto enols germination stimulants for seeds of parasitic weeds. *Bioorganic Med Chem*, 19(16): 5006-5011. <https://doi.org/10.1016/j.bmc.2011.06.057>.
- Nakamura H, Xue YL, Miyakawa T, Hou F, Qin HM, Fukui K, Shi X, Ito E, Ito S, Park S. H, Miyauchi Y, Asano A, Totsuka N, Ueda T, Tanokura M, Asami T. 2013. Molecular mechanism of strigolactone perception by DWARF14. *Nature Commun*, 4(1): 1-10. <https://doi.org/10.1038/ncomms3613>.
- Nefkens GHL, Thuring JWJF, Beenackers MFM, Zwanenburg B. 1997. Synthesis of a Phthaloylglycine-Derived Strigolactone Analogue and Its Germination Stimulatory Activity toward Seeds of the Parasitic Weeds *Striga hermonthica* and *Orobancha crenata*. *J Agri Food Chem*, 45(6): 2273-2277. <https://doi.org/10.1021/JF9604504>.
- Parniske M. 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses. *Nature Reviews Microbiol*, 6(10): 763-775. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1987>.
- Pollock CB, Koltai H, Kapulnik Y, Prandi C, Yarden RI. 2012. Strigolactones: A novel class of phytohormones that inhibit the growth and survival of breast cancer cells and breast cancer stem-like enriched mammosphere cells. *Breast Cancer Res Treatment*, 134(3): 1041-1055. <https://doi.org/10.1007/S10549-012-1992-X/FIGURES/11>.
- Pollock CB, McDonough S, Wang VS, Lee H, Ringer L, Li X, Prandi C, Lee RJ, Feldman AS, Koltai H, Kapulnik Y, Rodriguez OC, Schlegel R, Albanese C, Yarden RI. 2014. Strigolactone analogues induce apoptosis through activation of p38 and the stress response pathway in cancer cell lines and in conditionally reprogramed primary prostate cancer cells. *Oncotarget*, 5(6): 1683. <https://doi.org/10.18632/ONCOTARGET.1849>.
- Qi F, Jing T, Zhan Y. 2012. Characterization of endophytic fungi from acer ginnala maxim. in an artificial plantation: media effect and tissue-dependent variation. *PLOS ONE*, 7(10): e46785. <https://doi.org/10.1371/J.PONE.0046785>.
- Rani K, Zwanenburg B, Sugimoto Y, Yoneyama K, Bouwmeester HJ. 2008. Biosynthetic considerations could assist the structure elucidation of host plant produced rhizosphere signalling compounds (strigolactones): for arbuscular mycorrhizal fungi and parasitic plants. *Plant Physiol Biochem*, 46(7): 617-626. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2008.04.012>.
- Requena N, Serrano E, Ocón A, Breuninger M. 2007. Plant signals and fungal perception during arbuscular mycorrhiza establishment. *Phytochem*, 68(1): 33-40. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2006.09.036>.
- Ruyter-Spira C, Al-Babili S, van der Krol S, Bouwmeester H. 2013. The biology of strigolactones. *Trends Plant Sci*, 18(2): 72-83. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.10.003>.
- Sandmann G. 2002. Molecular evolution of carotenoid biosynthesis from bacteria to plants. *Physiologia Plantarum*, 116(4): 431-440. <https://doi.org/10.1034/J.1399-3054.2002.1160401.X>.
- Scaffidi A, Waters MT, Ghisalberti EL, Dixon KW, Flematti GR, Smith SM. 2013. Carlactone-independent seedling morphogenesis in *Arabidopsis*. *The Plant J*, 76(1): 1-9. <https://doi.org/10.1111/TPJ.12265>.
- Seto Y, Sado A, Asami K, Hanada A, Umehara M, Akiyama K, Yamaguchi S. 2014. Carlactone is an endogenous biosynthetic precursor for strigolactones. *National Academy Sci United States of America*, 111(4): 1640-1645. https://doi.org/10.1073/PNAS.1314805111/SUPPL_FILE/PNAS.201314805SI.PDF.
- Shindo M, Shimomura K, Yamaguchi S, Umehara M. 2018. Upregulation of DWARF27 is associated with increased strigolactone levels under sulfur deficiency in rice. *Plant Direct*, 2(4): e00050. <https://doi.org/10.1002/PLD3.50>.
- Smith JE. 2009. Mycorrhizal symbiosis. *Soil Sci Soc America J*, 73(2): 694-694. <https://doi.org/10.2136/SSSAJ2008.0015BR>
- Smith SM. 2014. Q&A: What are strigolactones and why are they important to plants and soil microbes? *BMC Biol*, 12(1): 1-7. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-12-19/FIGURES/6>.
- Smith SM, Waters M. T. 2012. Strigolactones: Destruction-dependent perception? *Current Biol*, 22(21): R924-R927. <https://doi.org/10.1016/J.CUB.2012.09.016>.
- Soto MJ, Fernández-Aparicio M, Castellanos-Morales V, García-Garrido JM, Ocampo JA, Delgado MJ, Vierheilig H. 2010. First indications for the involvement of strigolactones on nodule formation in alfalfa *Medicago sativa*. *Soil Biol Biochem*, 42(2): 383-385. <https://doi.org/10.1016/J.SOILBIO.2009.11.007>.
- Tang J, Chu C. 2020. Strigolactone signaling: repressor proteins are transcription factors. *Trends Plant Sci*, 25(10): 960-963. <https://doi.org/10.1016/J.TPLANTS.2020.07.002>.
- Timmis JN, Ayliff MA, Huang CY, Martin W. 2004. Endosymbiotic gene transfer: organelle genomes forge eukaryotic chromosomes. *Nature Rev Genet*, 5(2): 123-135. <https://doi.org/10.1038/nrg1271>
- Umehara M, Hanada A, Yoshida S, Akiyama K, Arite T, Takeda-Kamiya N, Magome H, Kamiya Y, Shirasu K, Yoneyama K, Kyoizuka J, Yamaguchi S. 2008. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature*, 455(7210): 195-200. <https://doi.org/10.1038/nature07272>.
- Waldie T, McCulloch H, Leyser O. 2014. Strigolactones and the control of plant development: lessons from shoot branching. *The Plant J*, 79(4): 607-622. <https://doi.org/10.1111/TPJ.12488>.
- Walker CH, Siu-Ting K, Taylor A, O'Connell MJ, Bennett T. 2019. Strigolactone synthesis is ancestral in land plants but canonical strigolactone signalling is a flowering plant innovation. *BMC Biol*, 17(1): 70. <https://doi.org/10.1186/S12915-019-0689-6/FIGURES/9>.
- Walters DR, Havis ND, Oxley SJP. 2008. Ramularia collo-cygni: the biology of an emerging pathogen of barley. *FEMS Microbiol Letters*, 279(1): 1-7. <https://doi.org/10.1111/J.1574-6968.2007.00986.X>.
- Wang Q, Smith SM, Huang J. 2022. Origins of strigolactone and karrikin signaling in plants. *Trends Plant Sci*, 27(5): 450-459. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.11.009>.
- Wang Y, Sun S, Zhu W, Jia K, Yang H, Wang X. 2013. Strigolactone/MAX2-Induced degradation of brassinosteroid transcriptional effector bes1 regulates shoot branching. *Develop Cell*, 27(6): 681-688. <https://doi.org/10.1016/J.DEVCEL.2013.11.010>.
- Waqas M, Khan AL, Kamran M, Hamayun M, Kang SM, Kim YH, Lee IJ. 2012. Endophytic fungi produce gibberellins and indoleacetic acid and promotes host-plant growth during stress. *Molecules*, 17(9): 10754-10773. <https://doi.org/10.3390/MOLECULES170910754>.
- Waters MT, Gutjahr C, Bennett T, Nelson DC. 2017. Strigolactone signaling and evolution. *Annu Rev Plant Biol*, 68: 291-322.
- Xie X, Yoneyama K, Yoneyama K. 2010. The strigolactone story. *Annu Rev Phytopathol*, 48: 93-117.
- Yoneyama K. 2019. How Do Strigolactones ameliorate nutrient deficiencies in plants? *Cold Spring Harbor Perspect Biol*, 11(8): a034686.

- Yoneyama K, Brewer PB. 2021. Strigolactones how are they synthesized to regulate plant growth and development? *Current Opinion Plant Biol*, 63: 102072. <https://doi.org/10.1016/j.PBI.2021.102072>.
- Yoneyama K, Xie X, Kim H, Il Kisugi T, Nomura T, Sekimoto H, Yokota T, Yoneyama K. 2012. How do nitrogen and phosphorus deficiencies affect strigolactone production and exudation? *Planta*, 235(6): 1197-1207. <https://doi.org/10.1007/S00425-011-1568-8/FIGURES/4>.
- Yoneyama K, Xie X, Nomura T, Yoneyama K. 2020. Do phosphate and cytokinin interact to regulate strigolactone biosynthesis or act independently? *Frontiers Plant Sci*, 11: 438. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2020.00438/BIBTEX>.
- Zwanenburg B, Blanco-Ania D. 2018. Strigolactones: new plant hormones in the spotlight. *J Experimental Botany*, 69(9): 2205-2218. <https://doi.org/10.1093/JXB/ERX487>.
- Zwanenburg B, Nayak S. K, Charnikhova TV, Bouwmeester HJ. 2013. New strigolactone mimics: Structure-activity relationship and mode of action as germinating stimulants for parasitic weeds. *Bioorganic Med Chem Letters*, 23(18): 5182-5186. <https://doi.org/10.1016/J.BMCL.2013.07.004>.
- Zwanenburg B, Pospíšil T. 2013. Structure and activity of strigolactones: New plant hormones with a rich future. *Molec Plant* 6(1): 38-62. <https://doi.org/10.1093/MP/SSS141>.