



# Bitkisel Hormonlar Sınıfının Yeni Bir Üyesi Olarak Strigolaktonlar

Semra Arıkan<sup>1</sup>, Şengül Karaman<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Kahramanmaraş Sütçü İmam Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Kahramanmaraş, Türkiye (ORCID: 0000-0002-9242-8236), [semraarikan46@gmail.com](mailto:semraarikan46@gmail.com)

<sup>2</sup> Kahramanmaraş Sütçü İmam Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Kahramanmaraş, Türkiye (ORCID: 0000-0001-7617-9917), [sengulk@ksu.edu.tr](mailto:sengulk@ksu.edu.tr)

(İlk Geliş Tarihi 3 Haziran 2021 ve Kabul Tarihi 3 Kasım 2021)

(DOI: 10.31590/ejosat.947571)

**ATIF/REFERENCE:** Arıkan, S. & Karaman, Ş. (2021). Bitkisel Hormonlar Sınıfının Yeni Bir Üyesi Olarak Strigolaktonlar. *Avrupa Bilim ve Teknoloji Dergisi*, (27), 735-746.

## Öz

Strigolaktonlar (SL) bitkinin çeşitli biyotik ve abiyotik streslere tepkisinde rol oynayan terpen grubundan çok düşük molekülü bitki hormonlarıdır. Bitki köklerinden toprağa sızan SL'ler sürgün ve kök gelişiminde, arbusküler mikorizal mantarının dallanmasının desteklenmesinde ve *Striga* (cadı otu), *Orobanche* (canavar otu) gibi parazit bitkilerin çimlenmesinde önemli rol oynarlar. Özellikle fosfat eksikliğinde SL ler kök gelişimi ve hifal dallanmayı artırarak bitkiye ihtiyaç duyduğu minerali bulmaya çalışırlar. 2008 yılında bitkisel hormon olarak kabul edilen SL'ler karotenoid türevi olup stres karşısında sürgün dallanmasını inhibe etmede, tohum çimlenmesi, kök mimarisi gibi çeşitli bitki gelişim aşamalarını uyarmada, bitki büyümesini ve gelişimini optimize etmede aktif rol alırlar. Bugüne kadar 30'dan fazla SL türevi tanımlanmış olmasına rağmen SL biyosentezi tam olarak açıklanamamıştır. Bu makalede strigolaktonların yapısı, biyosentezi, stres karşısında fizyolojik cevapları ve diğer bitkisel hormonlar ve bitki büyüme düzenleyicileri ile etkileşimi özetlenmiştir.

**Anahtar Kelimeler:** Strigolakton, Bitki hormonları, Arbusküler mikorizal mantar, Parazit bitki, Stres.

## Strigolactones as a New Member of Plant Hormones Class

### Abstract

Strigolactones (SLs) are very low molecular plant hormones from the terpene class that play a role in the response of the plant to various biotic and abiotic stresses. SLs exuded by roots play an important role in the branching of arbuscular mycorrhizal fungus supported, shoot and root development, and germination of parasitic plants such as *Striga* (witch grass), *Orobanche* (monster grass). In particular in the lack of phosphate, the SLs try to find the minerals that the plant needs increasing the root development and hyphal branching. The SLs, accepted as plant hormones in 2008, are carotenoid derivatives and play an active role in inhibiting shoot branching against the stress, stimulating various stages of plant development like seed germination, the root architecture, optimizing plant growth and development. Although more than 30 SLs derivatives have been described so far, the details of the biosynthetic pathways remain unclear. In this article, the structure, biosynthesis, physiological responses against stress, interaction with other plant hormones and plant growth regulators of SLs are summarized.

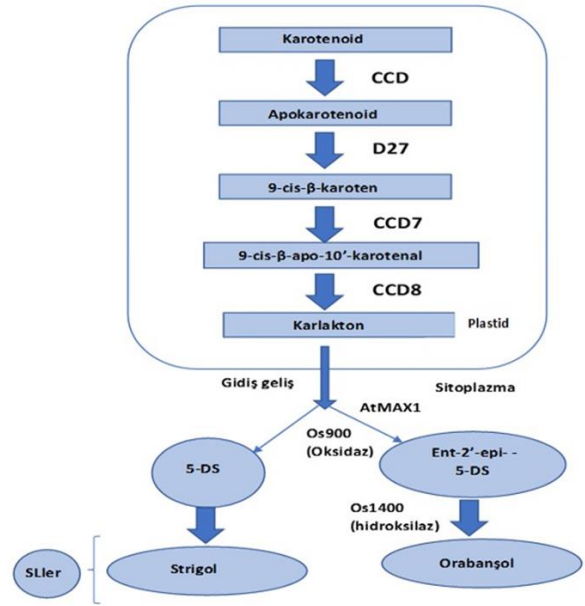
**Keywords:** Strigolactone, Plant hormones, Arbuscular mycorrhizal fungi, Parasitic plant, Stress.

\* Sorumlu Yazar: [semraarikan46@gmail.com](mailto:semraarikan46@gmail.com)

## 1. Giriş

Strigolaktonlar (SL'ler), geniş bir bitki grubunca sentezlenen (kara yosunları, mantarlar ve Angiospermiler) ve bitki gelişiminde rol oynayan bir sinyal molekülüdür (Foo vd., 2013). 1823'te Vaucher, *Orobanch* (canavarotu) tohumlarının çimlenebilmek için konakçıdan uyarıcılara ihtiyaç duyduğunu bildirmiştir, yirminci yüzyılın başlarında yapılan araştırmalar da konakçı kökündeki bazı kimyasalların canavarotu tohumlarında çimlenmeyi teşvik ettiği tespit edilmiştir (Xie vd., 2010). İlk SL türevi strigol, 1966'da izole edilmiş, ancak yapısı 6 yıl sonra açıklanabilmiş, yapısının detaylarının tamamen belirlenmesi ise neredeyse 20 yıl sürmüştür (Cook vd., 1966; Zwanenburg ve Blanco-Ania, 2018). 'Strigolakton' ismi (Larry Butler tarafından verilmiştir), parazit cadı otu türlerinin tohumunun çimlenmesini teşvik etmesinden dolayı ve lakton halkası içeren kimyasal yapılarından dolayı verilmiştir (Butler, 1995; Čavar vd., 2015). *Orobanch* tohumlarında çimlenmeyi sağlayan madde kırmızı yoncanın (*Trifolium pratense* L.) kök sızıntılarından izole edilmiş orobanşal adı verilen SL türevi bir organik bileşik olarak tespit edilmiştir böylece hem *Striga* hem de *Orobanch* spp'nin çimlenmek için SL'lere ihtiyaç duyduğu netlik kazanmıştır (Mori vd., 1999; Xie vd., 2010). Bu bileşiklerin parazitik ilişkileri açıklandıktan sonra 2005 yılında bitki köklerinde simbiyotik yaşayan AM mantarlarının hifal dallanması üzerine SL'lerin etkisi keşfedilmiştir (Akiyama ve Hayashi, 2006). 2008'de SL'ler üzerine yapılan çalışmalarda, sürgün dallanmasını bastırmada rol oynadığı görülmüş ve bu nedenle bitki gelişimini modüle eden bitki hormonları listesine dahil edilmiştir (Gomez-Roldan vd., 2008; Lopez-Obando vd., 2015). SL üzerine devam eden çalışmalarda SL'lerin çoğunlukla diğer hormonlarla etkileşim halinde olduğu kök gelişimi, hipokotil uzaması, ikincil büyüme, erken fide gelişimi, yaprak yaşlanmasının düzenlenmesi, endosperm gelişimi (Kapulnik vd., 2011; Brewer vd., 2013; Koltai, 2013; Vurro vd., 2016; Mostofa vd., 2018) ve bunlara ek olarak kuraklık ve tuz stresine karşı yanıtta rolleri ortaya çıkmıştır (Van Ha vd., 2014; Du vd., 2018) (Şekil 1).

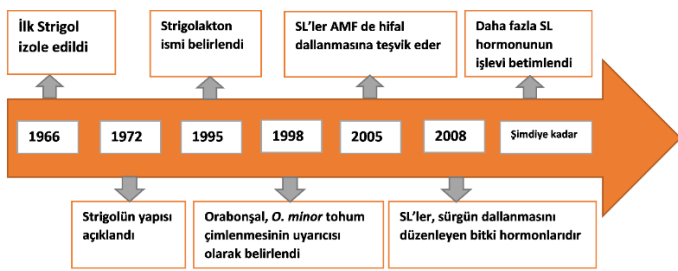
eden absisik asitin de öncüleridir. SL biyosentezleri iki ayrı bölümde, plastid ve sitosolde meydana gelir. SL'in öncü maddesi karlaktonun üretimi plastidlerde gerçekleşir. Karotenoidden karlaktona kadar geçen sentez basamaklarında karotenoid cleavage dioksigenaz (CCD, CCD7, CCD8) ve D27 enzimleri görev alır. Karlaktonun sitoplazmada parçalanması sonunda SL oluşumu gerçekleşir (Banerjee ve Roychoudhury, 2018) (Şekil 2). Son zamanlarda, SL'lerin bitki içinde uzun mesafe translokasyonunda ve köklerden sızmasında görev alan SL'leri hücrenin dışına taşıyan ATP'ye bağlı taşıyıcı proteinler [petunya ABC proteini (petunya bitkisinde kök subepidermal hücreleri ve gövde/yaprak iletim sisteminde yer alan ABC taşıyıcısı Pleiotropic Drug Resistance1 (PDR1), hücrenel SL taşıyıcısı olarak tanımlanır)] keşfedilmiştir (Kapulnik ve Koltai, 2014; Özel, 2018). Bu taşıyıcılar sayesinde SL'lerin bitkilerin kök, gövde ve yapraktaki etkisi ortaya çıkmaktadır.



Şekil 2. SL'lerin biyosentetik yolu: strigolün ve orobanşolun oluşumu (Banerjee & Roychoudhury, 2018).

SL bir trisiklik lakton (ABC halkası) ve bir metilbutenolid halkasına (D halkası) sahiptir ve bu iki kısım bir enol eter bağı ile bağlanmıştır (Seto vd., 2012). Şimdiye kadar tanımlanan tüm doğal strigolaktonlar, biyolojik aktiviteden sorumlu olduğu düşünülen ortak C ve D halkasına sahiptirler (Yoneyama vd., 2008). Kimyasal yapılarına dayanarak, strigolaktonlar iki gruba ayrılabilir: kanonik ve kanonik olmayan SL'ler. Kanonik SL'ler, bir enol eter köprüsü aracılığıyla ABC halka sistemine bağlı butenolid D halkasını içerir, bu grup bugüne kadar karakterize edilen çoğu SL'i içerir. Kanonik SL'ler, C halkasının stereokimyasına göre strigol ve orobanchol tipi SL'ler olmak üzere 2'ye ayrılır (Xie vd., 2019). Aksine, kanonik olmayan SL'ler ABC halka sistemini değil, enol eter-D halka yapısını içerir yani D-halkası değişirse de ABC-halkalarından biri veya birkaçı yoktur (Yoneyama vd., 2018; Yoneyama vd., 2019; Bürger ve Chory, 2020). Kanonik olmayan SL'a avenol (Kim vd., 2014; Yasui vd., 2017), heliolakton (Ueno vd., 2014), zealackton (Charnikhova vd., 2017; Xie vd., 2017), zeapiranolakton (Charnikhova vd., 2018) ve lotuslakton (Xie vd., 2019) örnek verilebilir.

İlk keşfedilen SL olan strigolün kimyasal yapısı 1972 yılında aydınlatılmıştır (Cook vd., 1972). Uzun bir süre strigol tek doğal strigolakton molekülü olarak bilinmiştir. Sonrasında farklı



Şekil 1. SL'lerin keşfi ve biyolojik işlevlerinin tarihi gösterimi (Jia vd., 2019)

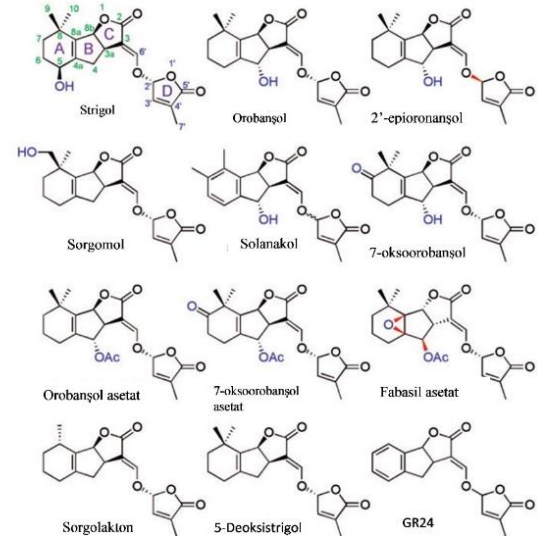
## Strigolaktonların kimyasal yapısı, biyosentezi ve çeşitleri

SL sentez yolları, *Arabidopsis thaliana*, pirinç (*Oryza sativa*), petunya (*Petunia hybrid*), bezelye (*Pisum sativum*), domates (*Solanum lycopersicum*) ve krizantem (*Dendranthema grandiflorum*) dahil olmak üzere birçok bitki türünde tanımlanmıştır (Koltai ve Kapulnik, 2011). Matusova vd. (2005) SL biyosentezinin karotenoid yolağı ile ilişkili olduğunu ortaya çıkarmışlardır. Strigolaktonlar terpen sınıfında 40 karbon atomu içeren karotenoidlerden oluşur (Smith, 2014; Borghi vd., 2016). Karotenoidler, bitkilerin çevresel strese olan tepkisini kontrol

bitkilerin kök sızıntılarından farklı SL'ler izole edilmeye başlanmıştır. Mısır kök sızıntılarında 5-deoksistrigol, sorgomol ve son zamanlarda da zealakton ve zeapyranolakton olarak adlandırılan SL türleri keşfedilmiştir (Yoneyama vd., 2015; Xie vd., 2017; Charnikhova vd., 2017; Charnikhova vd., 2018). Benzer şekilde çalışılan Sorgum bitkisinin kök sızıntılarında strigol, sorgolakton, 5-deoksistrigol ve sorgomol dahil olmak üzere yapısal olarak farklı çeşitli SL'ler tanımlanmıştır (Awad vd., 2006; Xie vd., 2008; Jamil vd., 2013; Jia vd., 2019). Bugüne kadar, en az 25 farklı strigolakton tanımlanmıştır (Bouwmeester vd., 2019) (Şekil 3).

Doğal SL'lerin sentezi zor, zaman alıcı ve pahalı olmaları sebebi ile tarım uygulamaları için uygun değildir. Doğal olarak oluşan SL'ler, multigram ölçeğinde ve sentez için çok karmaşık bir yapıya sahiptir. Sentetik SL'ler doğal SL'lerden daha basit bir yapıya sahip olmaları ve biyoaktivitelerini muhafaza etmeleri açısından tercih edilmektedir (Vurro vd., 2016). SL'in sentetik analogu olan GR24'ün ismi ilk kez sentezleyen Gerry Roseberry adlı araştırmacının baş harfleri kullanılarak verilmiştir (Cardinale vd., 2018). GR24, stereoizomerlerin (hem 5-deoksistrigol hem de 4-deoksiorobanchol tiplerini bulundurur) bir karışımı olarak multigram ölçeğinde üretilmiştir (Vurro vd., 2016). Bu iki stereoizomerin enantiyomerleri (GR24<sup>5DS</sup> ile GR24<sup>ent-5DS</sup> veya GR24<sup>4DO</sup> ile GR24<sup>ent-4DO</sup>) eşit miktarda karıştırılıp rasemik GR24 (rac-GR24) elde edilmektedir (Scaffidi vd., 2014; Özbilen, 2019). Sentetik GR24 biyolojik çalışmalarda çimlenme uyarıcısı ve hormonların fizyolojik etkilerini test etmede SL'ler için bir model bileşik olarak kullanılmaktadır (Zwanenburg ve Blanco-Ania, 2018).

SL'lerin çok işlevli moleküler rolünden dolayı, basit SL inhibitörlerinin sentezlenmesi ve inhibitörler ile SL karşılaştırması hem temel araştırmalarda hem de tarım uygulamalarında önemli bir rol oynamaktadır. Fluridon, tüm karotenoidlerin ve karotenoid türevli metabolitlerin biyosentezini inhibe ettiğinden SL biyosentezinin de bir inhibitörü olabilir diye düşünülmüştür. Fakat fluridon klorofilin foto tahribatına ve hücrelerde ölümcül hasara neden olduğu için, SL'lerin bitkilerdeki biyolojik rollerini incelemek için ideal bir inhibitör olamamıştır (Nakamura ve Asami, 2014). Bunun yerine SL biyosentez inhibitörleri olarak ilk önce TIS13 (2,2-dimetil-7-fenoksi-4-(1H-1,2,4-triazol-1-il) heptan-3-ol) adlı kimyasal sentezlenmiştir. Bu kimyasal ile yapılan deneylerde SL seviyeleri azalsa da SL biyosentezinin inhibisyonu ile ilişkili olmayan bazı anormal fenotipler gözlenmiştir. Yan etkileri azaltmak için birçok TIS13 türevi sentezlenmiştir ve daha iyi sonuçlar elde edilmiştir. İçlerinde en yaygın kullanılanı TIS108 (6-fenoksi-1-fenil-2-(1H-1,2,4-triazol-1-il) heksan-1-on) olarak bildirilmiştir (Ito vd., 2013).



Şekil 3. Bazı doğal strigolaktonların yapısı ve sentetik analog GR24 (Yoneyama vd., 2010).

## 2. Strigolaktonların Simbiyotik ve Parazitik İlişkisi

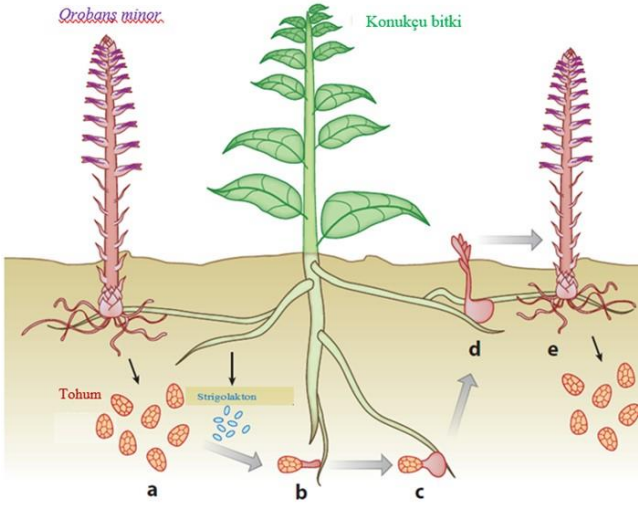
### 2.1. Hifal dallanmaya etkisi

Bitki köklerindeki mantarlar bitkiye çeşitli faydalar sağlamaktadır, fungal hifler özellikle fosfat ve nitrat gibi bitkinin ihtiyacı olan mineralleri elde etmek ve su alımı için toprağa yayılır buna karşılık bitkiden karbon ve azot metabolitlerini (enerji ve amino asitler) kullanır (Smith, 2014). Arbusküler mantarlar (AM) zorunlu biyotroflardır ve konakçı bitki bu mantarlar için çok önemlidir. Sporları genellikle kendiliğinden üreyebilir, ancak hifal büyümesi sınırlı olup konakçı bitki yokluğunda son bulur. Strigolaktonlar, AM mantarlarının presimbiyotik büyümesini son derece düşük konsantrasyonlarda aktive etmektedir (Gomez-Roldan vd., 2007). Bitki sızıntıları ilk koloni oluşumunda önem kazanmaktadır. Bitki kökleri, mikorizal mantar partnerliğini etkinleştiren SL'ler salgılayarak hem çimlenme hem de hifal dallanmasını uyarır (Steinkellner vd., 2007). Özellikle fosfat eksikliğinde bitkide SL üretiminin arttığı ve bu durumun hifal dallanmayı artırarak AM hiflerinin bitki için gerekli fosfatı topraktan sağlamaya çalıştığı görülmüştür (Bouwmeester vd., 2019). Strigolaktonların kök mikrobiyomunu şekillendirmedeki potansiyel rolü araştırmacıların dikkatini çekmiştir. Teknolojideki gelişmeler ile artan SL üretimi ile faydalı mikroorganizmalardaki artış sonucunda verimde de artış kaçınılmaz olacaktır (Bouwmeester vd., 2019).

### 2.2. Strigolakton ve konukçu özgünlüğü

Cadı otu ve canavar otu, Canavar otugiller ailesine ait en tahrip edici kök parazit bitkilerdir ve dünya çapında önemli ürün kaybına neden olmaktadır (Ćavar vd., 2015). Türlerin çoğu zorunlu bir parazittir ve konukçunun yokluğunda yaşam döngüsünü tamamlayamamaktadır. Yaşam döngüsündeki ilk önemli adım, tohum çimlenmesidir. Parazit tohumları, konukçu kökleri tarafından üretilen ve sızan bir kimyasal tarafından uyarılınca kadar uykuda kalır (Akiyama ve Hayashi, 2006). SL türevleri sayesinde çimlenmiş parazit tohumları konakçı bitkilerin köklerine doğru gelişerek hostoryumları ile köklere tutunurlar. Konakçı ve parazit arasındaki vasküler bağlantılar kurulduktan sonra, parazit bitki gelişebilir (Şekil 4). Parazit bitkinin besin

maddelerini elde etmesi sonucu konakçı bitkinin ürün verimi ciddi şekilde etkilenir (Zwanenburg vd., 2016a). Bu olaydan yola çıkarak SL'lerin ilk önerilen uygulamaları "intihar çimlenmesi" olarak adlandırılan parazit yönetimi olmuştur. Parazitik bitkilerin tohumları çimlendikten sonra konakçuya ulaşamazlar ise çok kısa bir süre hayatta kalabilirler, bu stratejinin ardındaki fikir, konakçı bulunmadığı zamanda sentetik SL türevleri ile parazitik tohumların çimlenmesini uyarmak ve böylece çimlendirilmiş tohumları konakçuyu bulamayacağı için ölümlerinin gerçekleşmesi sağlanmış olacaktır (Vurro vd., 2016). Bu amaçla tütün bitkisinde Orobanç kontrolü için SL analoglarından Nijmegen-1 ile yapılan tarla denemeleri, parazitlerin intihar çimlenmesi ile kontrol altına alınabileceğinin kanıtlamaktadır (Zwanenburg vd., 2016b).



Şekil 4. Parazit *Orobanche minor*'un hayat döngüsü. (a) Parazit tohumu çimlenmesi, konakçıdan sıızan SL türevi uyarıcılar ile sağlanır. (b) Parazit tohum hostoryumları konakçı köküne ulaşır. (c-d) Parazit fideleri, çiçek açan sürgünlerinin ortaya çıkmasından önce birkaç hafta veya ayda yeraltında gelişir. (e) Konakçıdan besin sağlayan parazit, toprakta uzun yıllar yaşayabilecek çok sayıda tohum üretir (Xie vd., 2010).

### 3. Strigolaktonların Bitki Gelişimindeki Roller

#### 3.1. Strigolaktonlar gövde dallanmasını inhibe ederler

Bitkilerde dallanma genetik olarak belirlenirken, çevre değişimlerine yanıt olarak da aksiler tomurcukların davranışı değişebilmektedir (Xie vd., 2010). Sürgün dallanması, çeşitli faktörler ile hormonal sinyal etkileşimi ile düzenlenir. Dallanmada etkin rol oynayan oksin, SL ve sitokinin biyosentez genlerinin ekspresyonunu düzenlemektedir. SL'lerin, oksin kusurlu bitkilerde ve oksin sinyal mutantlarında dallanmayı inhibe ettiği belirtilmektedir (Koltai ve Beveridge, 2013). Sürgün dallanmasının önleyicileri olarak SL'lerin keşfi, hormonun biyolojik aktivitesine önemli bir boyut ortaya koymuştur (Marzec, 2016a). Sınırlı besin alımı durumunda bitkiler, yeni sürgün üretimini en aza indirgeyerek sınırlı miktarda besin kaynaklarını mevcut sürgünlere yönlendirmektedir (Xie vd., 2010). Umehara vd., (2010) bu görüşü test etmiş düşük fosfor koşullarında artan

SL miktarı ile pirincin sürgün büyümesinin bastırıldığını, bununla birlikte SL sentezi eksik mutantlarda sürgün büyümesinin baskılanmadığını gözlemlemişlerdir. Umehara vd., (2015), doğal ve sentetik SL'lerin sürgün dallanma inhibisyonu üzerindeki etkisini değerlendirmek için SL eksikliği olan pirinç ve *Arabidopsis* mutantları ile yaptıkları çalışmada SL analogu olan GR5'i, hidrofonic kültür ortamına uyguladıklarında hem pirinçte hem de *Arabidopsis*'te sürgün dallanmasını inhibe ettiğini gözlemlemişlerdir. SL sentezinin özellikle düşük fosfor koşullarına tepki olarak strese yanıt olarak bitki tarafından dallanmanın baskılanması için gerekli olduğu anlaşılmaktadır.

#### 3.2. Strigolaktonun kök üzerine etkisi

SL'ler primer köklerin ve kök tüylerinin uzamasını arttırırken lateral köklerin oluşumunu bastırmaktadır (Koltai, 2015). Uygulanan GR24'ün tüm konsantrasyonlarında primer kök gelişiminde SL biyosentez genlerinden MAX2 (more axillary growth locus 2)'ye bağlı artış kaydedilmiştir. Lateral köklerde SL'ler, oksinin lateral köklerin oluşumunu düzenlediği PIN proteinlerini kontrol ederek oksin akışını etkileyebilir. SL uygulaması, köklerdeki PIN oksin akış taşıyıcılarına müdahale eder ve lateral kök primordiyumunda PIN1-GFP yoğunluğunda azalmaya yol açar, böylece lateral kök oluşumu için gerekli oksin konsantrasyonunu değiştirerek lateral kök oluşumunu baskılar (Brewer vd., 2009; Sun vd., 2014; Bhatt ve Bhatt, 2020). Kök tüyleri topraktan su ve besinleri emer, ayrıca rizobium ve baklagiller arasında simbiyotik etkileşimlerin kurulmasına yardımcı olur. *Arabidopsis*'in SL mutantlarının yabancı tiplerden daha kısa kök tüyleri oluşturduğu, ancak GR24'ün ekzojen uygulamasından sonra diğer mutantlarda ve yabancı bitkilerde önemli ölçüde daha uzun kök tüyleri olduğu görülmüştür (Faizan vd., 2020). Oksin ve SL'lerin kök üzerine araştırmak amacı ile çimlenmiş domates tohumları oksin içeren petri kaplarına yerleştirilmiş ve ortama farklı konsantrasyonlarda GR24 ilave edilmiştir. GR24 uygulamalarında (0.027-13  $\mu\text{M}$ ) yüksek konsantrasyonlar (2.7, 8.1, 13.5  $\mu\text{M}$ ) ana kök uzunluğu üzerindeki oksinin baskılayıcı etkisini ortadan kaldırmıştır. Yüksek konsantrasyonlarda SL asimetrik kök büyümesine ve kök tüyü uzamasının inhibisyonuna yol açmaktadır (Koltai vd., 2010).

#### 3.3. Strigolakton ve Yaprak primordiyumuna ekisi

SL'ler yaprak yaşlanmasını hızlandırır, boğum arası uzamasını teşvik eder ve yaprak şeklini de kontrol ederler (Yamada vd., 2014). Yaprak yaşlanması, besin açısından fakir bir toprak ortamında aktif olarak teşvik edilir ve besinler eski yapraklardan genç dokulara ve tohumlara taşınır (Yamada ve Umehara, 2015). SL eksik ve SL'e duyarsız mutantlarda yaşlanmanın geciktiği bildirilmiştir. SL'ler karanlığa bağlı yaprak yaşlanmasını da düzenlemektedir (Ueda ve Kusaba, 2015). Ayrıca *Arabidopsis* ve pirinç yapraklarına GR24 uygulamasında hem *Arabidopsis* hem de pirinçte SL eksik mutantlara yapılan uygulamada yaprak yaşlanmasını arttırdığı gözlemlenmiştir (Joshi vd., 2019). *Arabidopsis*'te, SL eksik ve yanıt mutantları, daha kısa yaprak sapları ile daha yuvarlak rozet yaprakları sergilemektedir. Hidrofonic ortamda yetiştirilen SL eksikliği olan *Arabidopsis* mutantları ekzojen rac-GR24 uygulaması yapılarak yaprak şeklini eski haline getirilmiştir. (Scaffidi vd., 2013; Rameau vd., 2019).

## 4. Stres Şartlarında Strigolaktonlar

### 4.1. Strigolakton-Besin Eksikliği İlişkisi

SL'lerin bitkide sentezlenme oranı, topraktaki bazı mineral seviyelerine karşı oldukça duyarlı olup düşük fosfat ve azot koşulları altında SL seviyelerinin önemli ölçüde arttığı bildirilmiştir (Umehara vd., 2010; Sun vd., 2014). Düşük fosfat şartlarında SL'lerin artan düzeyleri dallanmayı baskılar, yan kök oluşumunu ve kök tüy yoğunluğunu artırır, SL yolu kusurlu olan mutantlar düşük fosfata daha az tepki verirler (Brewer vd., 2013). SL'lerin fosfat homeostazisinin yönetimindeki rolü dışında, SL'ler azot ihtiyacına bağlı olarak bitki büyümesini düzenleyen olası bir yol olarak da bilinirler. *Arabidopsis*te SL-biyosentez (max1-1) ve SL'e-duyarsız (atd14-1) mutantlar ile yapılan bir çalışmada, azot eksikliğinde değişen yanıtlar gözlemlenmiştir. Sınırlı azot şartları altında, SL biyosentez genlerinin (MAX3 ve MAX4) ekspresyon seviyelerinin arttığı fark edilmiştir (Mishra vd., 2017). Fosfat ve nitrat eksikliğinde köklerden sızan SL'ler AM mantarı tarafından algılanır ve simbiyoz oluşturmak için gerekli bir adım olan hifal dallanmasına neden olur. AM mantarları, fosfat ve nitrat gibi inorganik besinler elde etmede bitkiye yardımcı olduklarından eksikliği durumunda SL seviyelerinin artışı bitki için hayati bir stratejidir (Seto vd., 2012). Azot eksikliği, yaprak yaşlanmasının neden olduğu klorofil içeriğinin azalmasını hızlandırır. Azot eksikliği koşulları altında uygulanan GR24 azot eksikliğinin göstergesi olan bitki ağırlığı ve klorofil içeriğindeki azalmaları bastırmıştır (Ito vd., 2015).

### 4.2. Strigolakton- Biyotik ve Abiyotik Stres İlişkisi

Son zamanlarda yapılan araştırmalarda, SL'lerin besin eksikliği karşısında sürgün dallanmasının engellenmesinde, kök mimarisinin modüle edilmesinde ve yaprak yaşlanmasının arttırılmasındaki rollerinin yanı sıra SL biyosentez gen ekspresyonunun artan düzeyi kuraklık, tuzluluk, ışık ve soğuk stresi gibi bitkilerin abiyotik streslerde hormonun pozitif düzenleyiciler olarak görev yapabileceğini göstermektedir (Van Ha vd., 2014; Visentin vd., 2016; Min vd., 2019). Aroca vd. (2013), AM ile simbiyotik ilişkili marul bitkilerinde tuz stresinde SL üretimindeki artışın AM mantar büyümesini tetiklediğini ve böylece stres koşulları ile bitkinin başa çıkmasına yardımcı olduğunu ileri sürmektedir. *Arabidopsis*'de kuraklık ve tuzluluk tepkisine cevabın SL arabuluculuğuyla olduğu gözlemlenmiştir. SL biyosentez (max3 ve max4) ve yanıt (max2) mutantları ile yapılan çalışmaların sonucunda, incelenen tüm mutantlarda SL bulunmadığı için bitkilerin kuraklık ve tuz stresine karşı hassasiyet gösterdiği bulunmuştur (Van Ha vd., 2014). GR24 uygulanan üzümlerin kuraklık koşullarında büyüme durumunu inceleyen Min vd. (2019) GR24 uygulanan bitkilerde fotosidasyonlardaki oksidaz kaynaklı hasar dahil olmak üzere olumsuz etkilerin azaldığını ve GR24'ün klorofil miktarını ve farklı hormonların seviyelerini de düzenlediğini bildirmişlerdir. Araştırmacılar GR24 uygulanmasının, asma fidelerinin kuraklık toleransı geliştirmesinde etkili bir strateji olabileceği sonucuna ulaşmışlardır. SL'ler, kalsiyum, azot, demir, sülfür, fosfor ve alüminyum dahil olmak üzere besinlerin ve ağır metallerin olumsuz etkisini hafifleterek kök ve kök tüylerinin gelişiminin düzenlenmesinde rol oynar (Koltai ve Kapulnik, 2011, Emamverdian vd., 2020). Tohumlar yüksek sıcaklık, sınırlı ışık veya ozmotik stres gibi çeşitli abiyotik stres koşullarına uzun süre maruz kaldıklarında bitki çimlenmeye uygun hale gelse bile çimlenme yeteneği azalır. Toh vd., (2012) yaptıkları çalışmalarında *Arabidopsis* tohumlarının yüksek sıcaklığa maruz

bırakarak ekzojen GR24 uygulamışlardır. Yapılan çalışmada SL'lerin termo inhibisyona ve tohumların ikincil uyku haline etkisi gözlenmiş olup tohum çimlenmesinde SL'lerin olumlu yönde bir rolü olduğu ortaya çıkarılmıştır. Farklı bir çalışmada yüksek sıcaklık altında ekzojen uygulanan GR24'ün, SL kusurlu *Arabidopsis* mutantında çimlenmeyi sağladığı gözlenmiştir (Tsuchiya vd., 2010). Tohum kabuğunu yumuşatmak veya tohum embriyosunun olgunlaşmasına izin vermek için yapılan sıcak katlama sırasında, uykuda olan canavar otu (*Phelipanche ramosa* L. *Pomel*) tohumunun çimlenmesi ABA miktarını azaltan SL tarafından sağlanır (Lechat vd., 2015). SL'lerin ışığa karşı pozitif tepkiler verdiği öne sürülmüştür. Mashiguchi vd., (2009) *Arabidopsis* fidelerinde GR24 uygulamasında kısa bir süre sonra (90 dakika) ışık sinyaline bağlı genlerin indüklendiğini tespit etmişlerdir. Yabani tip domates bitkilerinin ve SL sentezi eksik domates mutanı SI-ORT1'in köklerinde ve sürgünlerinde yapılan analizler SL'lerin bitkinin ışık hasarını azaltan pozitif düzenleyiciler olduğunu bildirmişlerdir (Koltai ve Kapulnik, 2011). Işık stresine maruz kalan tohumlarda içsel üretilen SL lerin çimlenmede küçük bir rol aldığı düşünülmektedir. Ancak SL'lerin cadı otu ve canavar otu tohumlarının çimlenmesinde rolleri çok güçlüdür (Zwanenburg ve Pospisil, 2013). SL'lerin, spesifik patojenlere karşı bitkide dayanıklılığı artırdığı bildirilmektedir (Marzec, 2016b). SL-kusurlu ccd8 domates (*Solanum lycopersicum*) mutantlarının yaprakları, *Botrytis cinerea* ve *Alternaria alternate* 'ın neden olduğu enfeksiyonlara karşı oldukça hassastır (Torres-Vera vd., 2014). Nasir vd. (2019) yaptıkları çalışmalarında pirinçte zarar verici patojen mantar *Magnaporthe oryzae*'ye karşı SL'lerin bitkideki savunmayı artırdığını bildirmişlerdir. Mutant *A.thaliana* bitkileri ile yapılan çalışma SL'in *Rhodococcus fascians*, *Pectobacterium carotovorum* ve *Pseudomonas syringae* gibi bakterilerin enfeksiyonuna karşı bitki direncindeki olumlu rolünü göstermektedir (Mishra vd., 2017).

## 5. Strigolaktonlar ve Diğer Hormonlar Arasındaki İlişki

Bitki verimliliğini olumsuz yönde etkileyen ve gelecekteki gıda güvenliğini tehdit eden çevresel streslere karşı bitki toleransının arttırılmasında fitohormonlar merkezi rol oynamaktadır (Poza vd., 2015). SL'lerin aksiller tomurcuk büyümesinin inhibisyonunda rol oynadığının keşfinin devamında kök mimarisi, ikincil büyüme, hipokotil uzaması ve tohum çimlenmesine etkilerinin diğer hormonlarla etkileşimi sonucu gerçekleştiği bildirilmiştir (Cheng vd., 2013). Son zamanlarda SL'ler ve diğer hormonlar arasındaki karşılıklı ilişkinin bitki fizyolojisine ve morfolojisine önemli katkısı olmuştur (Zhang vd., 2013; Mostofa vd., 2018). Bu bölümde strigolaktonların diğer bitki hormonları ile ikili ilişkilerini açıklayan son bulgular özetlenmiştir.

### 5.1. Strigolakton-Oksin

Çeşitli çalışmalar oksin ve SL'ler arasındaki haberleşmeyi (cross-talk) ortaya çıkartmıştır. SL'lerin, oksin destekli ikincil haberciler olarak bitkide büyümeyi bastırmak için tomurcuklara doğru hareket ettiği öne sürülmektedir (Brewer vd., 2009; Dun vd., 2009; Ferguson ve Beveridge, 2009; Kapulnik vd., 2011). SL'ler, oksinin polar taşınmasını sistemik ve bölgesel olarak kısıtlayarak yan sürgün dallanmasını baskılaması için tomurcuklarda büyümeyi engelleyen seviyelerde oksin birikmesine neden olur (Bartoli vd., 2013). Bu durum SL'lerin oksin ile sinerjik olarak hareket ettiğini göstermektedir (Brewer

vd., 2009; Crawford vd., 2010; Zhang vd., 2013). Polar oksin taşınmasında sürgün dallanmasının kontrolünün SL'ler tarafından düzenlendiği, SL'lerin oksinin bazal taşınmasını azalttığı ve oksinin varlığında SL'lerin gövde üzerindeki iki dal arasındaki rekabeti arttırdığı bildirilmiştir (Crawford vd., 2010; Koltai, 2013). Diğer taraftan SL'ler oksin ile zıt çalışarak yaprak yaşlanmasını da düzenler (Yamada vd., 2014). SL'lerin, oksin akışını düşürerek vasküler kambiyumda hücre bölünmesini aktive etmesi ile sekonder büyüme üzerinde doğrudan pozitif bir etkisi vardır (Agusti vd., 2011). Bensmihen, (2015) yapmış olduğu çalışmada sınırlı fosfat koşullarında yetiştirdiği *Arabidopsis* mutantlarında yabani tip bitkilerden daha yüksek sayıda yan kök gözlemlenmiştir. Araştırmasında *Arabidopsis*'te olduğu gibi baklagillerde de SL tepkilerinin oksin tepkileriyle yakından ilişkili olduğunu her iki hormonun etkisinin bitkideki fosfat durumuna bağlı olarak değişmekle birlikte, yan kök oluşumu ve nodül oluşumunda negatif düzenleyiciler olduğunu bildirmiştir. Oksin, incelenen tüm türlerde hem sürgünlerde hem de köklerde kanonik sinyal yolu aracılığıyla SL sentez genlerinin ekspresyonunu pozitif olarak düzenlemektedir (Rameau vd., 2019).

## 5.2. Strigolakton-Sitokinin

Sitokininler (CK) sürgün dallanmasının teşvik edilmesi, yaprak yaşlanmasını önleme ve meristematik aktivitenin desteklenmesi gibi önemli faaliyetlerde görev alırlar (Rameau vd., 2019). CK ve SL sentezinin farklı fizyolojik süreçlerde değiştiği bildirilmiştir (Jiang vd., 2016). CK'lar SL'ler ile tomurcuk aktivasyonu ve sürgün dallanmasında antagonistik olarak, adventif köklenmede birbirlerinden bağımsız, ancak yan kök gelişiminin düzenlenmesinde sinerjik olarak hareket ederler (Dun vd., 2012; Zhang vd., 2013; Manandhar vd., 2018). Her iki hormon da diğerinin biyosentez genlerinin ekspresyonunu düzenler (Ferguson ve Beveridge, 2009; Rameau vd., 2019). SL'ler ile ilişkili genlerin CK biyosentezine aracılık ettiği ve kökten dışa aktarıldığı gösterilmiştir, ancak SL taşınması üzerinde CK'nin etkisi hakkında bilgi bulunmamaktadır (Omoarelojie vd., 2019). GR24 meristem hücre sayısı ve büyüklüğünde artışı teşvik ederken, CK hücre farklılaşmasını teşvik eder ve dolayısıyla meristem büyüklüğünü azaltır (Ioio vd., 2008; Ruyter-Spira vd., 2011; Koren vd., 2013; Omoarelojie vd., 2019). SL'nin ABA-GA dengesini GA lehine düşürdüğü ve tohumda çimlenmeye yönelik olarak CK seviyelerini artırdığı gözlenmiştir (Mishra vd., 2017).

## 5.3. Strigolakton-Etilen

Hem SL hem de gaz formunda olan etilen tohum çimlenmesi, yaprak yaşlanması, kök tüy uzaması ve hipokotil büyümesi dahil çeşitli bitki büyümesi ve gelişim süreçlerinde aktif rol oynar (Cheng vd., 2013; Ueda and Kusaba 2015; Wani vd., 2020). Kapulnik vd., 2011 de etilen, oksin ve strigolakton arasındaki ilişkiyi belirlemek için yaptığı çalışmada oksin ve etilenin, kök tüy uzaması üzerinde olumlu etkileri olduğunu göstermiştir. SL ve etilen *Arabidopsis*'deki kök tüy uzamasının düzenlenmesinde etkili olurken, etilenin SL'lere epistatik (birbirlerinin etkisini bastıran) etkisi olmasına rağmen SL'lerin kök tüy uzaması üzerindeki etkisini göstermesi için etilen sentezlenmesi gerektiği bildirilmiştir. SL'lere kök tüy yanıtı için etilen yolu gerekliliği, etilenin SL ve oksin yolları arasında bir çapraz iletişim bağlantısı oluşturduğunu göstermektedir (Kapulnik vd., 2011). Işık uygulamaları sırasında, SL'ler HY5'in (Long Hypocotyl5) ekspresyonunu artırarak hipokotil uzamasını inhibe eder (Jia vd., 2014). Aksine, etilen, COP1 (Yapısal Fotomorfogenez 1) yoluyla HY5 bozunmasını artırarak hipokotil

uzamasını destekler (Yu vd., 2013). Bunlar, hipokotil büyümesini düzenlemede bu iki hormonun zıt rollerini gösterir (Wani vd., 2020). SL'ler, yaprak senesensi sırasında etilenin aracılık ettiği ilgili sinyalleri aktive eder (Ueda ve Kusaba, 2015). SL'lerin parazit bitki *Striga*'nın tohumlarında etilen biyosentezini indüklediği ve çimlenmelerine yol açtığı gösterilmiştir. Bu nedenle, SL'lerin bitki üzerindeki etkisi etilen biyosentezini etkilemektedir (Sugimoto vd., 2003; Koltai, 2013; Rasmussen vd., 2017). SL'ler, topraktaki fosfat miktarının eksikliğine yanıt olarak farklı gelişim programlarını aktive etmek için oksin ve etilen sinyalleme yolları arasındaki dengeyi ayarlamaktadır, böylece pozitif bir geri bildirim döngüsü aracılığıyla kendi biyosentezini kontrol etmiş olmaktadır (Koltai, 2013).

## 5.4. Strigolakton-Absisik asit

Absisik asit (ABA), tohum gelişimi, uyku hali ve stres toleransının düzenlenmesinde önemli role sahiptir. Çalışmalarda SL biyosentezinin düzenlenmesinde ABA'nın rol oynadığı görülmektedir (López-Ráez vd., 2010). *Arabidopsis*'te yapılan çalışmada, SL'lerin, termo-inhibisyon sırasında ABA'nın inhibe edici etkisine karşı koyarak tohum çimlenmesini pozitif olarak düzenlediği tespit edilmiştir (Zhang vd., 2013). Ferrero vd., (2018) üzümde GR24 ve ABA uygulaması ile yaptıkları çalışmada her iki hormonun birlikte uygulanmasında antosiyanin birikiminin geciktiğini, tek başına GR24 ile muamele edilmiş meyvelerde antosiyanin birikiminde kontrol grubu ile hiçbir fark olmadığı veya çok az olduğunu ve SL'in üzüm meyvelerinin olgunlaşmasında ABA yerine kullanılabilme potansiyelini bildirmişlerdir. Strese tepki ve adaptasyon ile yakından ilişkili iki özellik olan stomaların kapanması ve yaprak yaşlanmasının düzenlenmesinde ABA, CK ve SL'nin işlevleri vurgulanmaktadır. ABA ve SL yaprakların yaşlanmasını teşvik ederken, CK yaprak yaşlanmasını geciktirir. Öte yandan, ABA ve SL stomal kapanma ve dolayısıyla strese tepkide pozitif düzenleyiciler olarak hareket ederken, CK aynı sürecin negatif bir düzenleyicisi olarak hareket etmektedir. (Van Ha vd., 2014). Ekzojen ABA, özellikle stres koşullarında SL birikimini artırabilmektedir. Ayrıca, SL ve ABA tuz stresine karşı bitkideki savunmanın düzenlenmesi ve konakçı bitkiler ile AMF arasında simbiyotik ilişkilerin kurulması için kritik öneme sahiptir (Ren vd., 2018). Bitkide strese toleransın indüklenmesinde SL ve ABA arasındaki ilişkinin karmaşık olduğu çeşitli çalışmalarda gösterilmektedir. Haider vd., (2018) yapmış oldukları çalışmalarında, SL ve ABA yolları arasında bir bağlantı olduğunu ve pirinçte ABA ve SL sentezinde D27 geninin önemli rol oynadığını ve bu genin ürünlerde kuraklığın iyileştirilmesi için umut verici bir yolak olabileceğini bildirmişlerdir.

## 5.5. Strigolakton-Gibberellik asit

Gibberellik asit (GA) tohumun uyku halini kırmak, tohum gelişimini ve kök büyümesini, bazı bitkilerin yapraklarında mitotik bölünmeyi ve bitki ve çiçek büyümesini teşvik etmekte sorumlu hormondur (Rameau vd., 2019). Son çalışmalar, GA ve SL'lerin bitki gelişimi süreçlerinde birlikte hareket edebileceğini göstermektedir (Marzec, 2017). De Saint Germain vd., (2013) internod uzamasının düzenlenmesindeki SL'in rolünü araştırmak için bezelye ile yaptıkları çalışmada GA'dan bağımsız olarak SL'lerin bezelyede hücre bölünmesini ve hücre içi uzamasını etkileyerek internod uzamasını uyardığını bildirmişlerdir (Rameau vd., 2019; Omoarelojie vd., 2019). SL yönünden eksik *O. sativa* mutantlarından cüce bitki elde etmişlerdir. Bu bitkilerde GA uygulaması ile cüceliği engellemişlerdir. İlginç bir şekilde, cüce bitkilerin GA'ye karşı duyarlılığı azalmıştır. SL

biyosentezindeki veya sinyalindeki eksiklik, GA içeriğinin azalmasına ve GA tepkisinin zayıflamasına yol açmaktadır ve bu da hücre bölünmesi ve hücre uzaması ile ilgili genlerin transkripsiyon seviyelerini düşürerek sürgün uzunluğunu azaltmaktadır. (Zou vd., 2019; Wani vd., 2020). SL ve GA arasındaki iletişimi ortaya çıkarmak isteyen Toh vd. (2012), SL'lerin *Arabidopsis*'te tohum çimlenmesini düzenlemede GA ile sinerjik olarak hareket ettiğini göstermişlerdir. Başka bir çalışmada 10 mM GA<sub>3</sub> uygulaması pirinçte SL-biyosentez genlerinin ekspresyonunu 15, 30 ve 60 dakika süre ile azaltırken, daha düşük bir GA<sub>3</sub> konsantrasyonu (50 nM) SL-biyosentez genlerinin ekspresyonunu 24 saate kadar azaltmıştır (Marzec, 2017). Genel olarak, SL ve GA'nın gelişimdeki işlevleri büyük ölçüde zıttır (Rameau vd., 2019). SL sinyali, odunsu bitki *Jatropha curcas*'ta sürgün dallanmasının düzenlenmesinde GA sinyali ile uyumlu olmaktan ziyade antagonistik olarak etki etmektedir (Wallner vd., 2016).

### 5.6. Strigolakton-Brassinosteroid

SL ve brasinosteroid (BR) sinyal yolları arasındaki haberleşme son yıllarda keşfedilmesine rağmen bu iki hormon arasındaki ilişki henüz tam olarak ortaya çıkarılamamıştır. Foo vd., (2014) çalışmalarında bezelyede hem SL'lerin hem de BR'lerin nodül başlangıcı üzerinde olumlu bir etkiye sahip olduğunu göstermişlerdir ancak bunların nodülasyon üzerindeki etkilerini ortaya çıkartamamışlardır. *Arabidopsis*'te keşfedilen en önemli sinyal bileşenlerinden biri, yan sürgünlerin dallanmasını engelleyen MAX2'dir. Ekzojen SL uygulanması, MAX2 nin aracılık ettiği BR transkripsiyon faktörünün bozunmasını tetiklemiş ve sonuç olarak, sürgün dallanmasını inhibe etmiştir (Beveridge vd., 2010; Peres vd., 2019). Yapılan başka bir çalışmanın sonucunda SL ve BR sinyal yollarının pirinçte dallanmayı antagonistik olarak düzenlediği genetik ve moleküler mekanizmaları ile ortaya koymuşlardır (Wang vd., 2013; Faizan vd., 2020). Şimdiye kadar, SL ve BR sinyal yolu hakkında çok az veri elde edilmiştir. Bu yeni fitohormon sınıfının araştırmasındaki ilerlemeler, SL ve BR arasındaki hormonal iletişimi daha da netleştirecektir.

## 6. Strigolakton ve Önemli Bitki Büyüme Düzenleyicileri Arasındaki İlişki

### 6.1. Strigolakton-Jasmonik Asit

SL ve Jasmonik Asit (JA)'in birlikte yürüttüğü prosesler hakkında yeterli veri bulunmamakla birlikte her iki hormonun da mezokotil uzaması, yaşlanma, bitki mikroorganizma etkileşimleri gibi benzer gelişim süreçlerinde ortak yanıtla ortaya koyduğu gözlenmiştir (Omoarelojie vd., 2019). SL'lerin bitki savunma yanıtına nasıl dahil olduğunu araştıran Torres-Vera vd., (2014) domateste yıkıcı bir etkiye sahip yaprak mantar patojenlerinden *Botrytis cinerea* ve *Alternaria alternata*'ya karşı SL ve diğer bitki hormonlarının (SA, JA, ABA) birlikte uygulamalarının bitkilerin direnci ve duyarlılığını artırıp artırmadığını tespit etmek için yaptıkları çalışmada SL eksik mutant domates ve yabancı tipli domates fidelerinde (cv. Craigella), fosfor eksikliği oluşturulmuş ve yabancı tip bitki fidelerinin SL salgılamaları sağlanmış olup sonradan her iki gruba da iki patojen eklenmiştir. Savunma ile ilişkili hormonların jasmonik asit, salisilik asit ve absisik asit içeriğinde bir azalma tespit edilmiş, bu da hormon homeostazinin mutant bitkide değiştiğini göstermiştir. SL'in, özellikle jasmonik asit sinyal yolu ile diğer savunma ile ilgili hormonlarla etkileşimleri yoluyla bitki savunmalarının düzenlenmesinde rol

oynadığını belirtmişlerdir. Bidabadi ve Sharifi, (2020) *Dracocephalum kotschy* 'nin kuraklık toleransı ve uçucu yağ veriminde SL'in saptanmamış rolünü ve metil jasmonat (MeJA) ve SL arasındaki olası etkileşimini tespit etmek için yaptıkları çalışmalarında MeJA ve SL arasında kuraklık direncinin iyileştirilmesinde ve *D. kotschy* 'nin uçucu yağ üretiminin optimize edilmesinde önemli bir ilişki olduğunu ortaya koymuşlardır.

### 6.2. Strigolakton-Salisilik Asit

Fenolik bir bileşik olan salisilik asit (SA), tohum çimlenmesini, fide oluşumunu, hücre büyümesini, solunum, stoma kapanması, baklagillerde nodülasyonu ve meyve verimini etkiler (Hernández-Ruiz ve Arnao, 2018). SA patojenlere karşı savunmanın yanı sıra strese karşı bitkideki cevabı düzenleyen önemli bir sinyal molekülüdür (Singh ve Usha, 2003). Pek çok çalışma, SA'nın bitkilerde tuzluluk (Azooz vd., 2011), kuraklık (El Tayeb ve Ahmed, 2010), yüksek sıcaklık (Khan vd., 2013) ve ağır metal stresine karşı koruyucu etkilerini bildirmektedir (Chavoushi vd., 2019). SA ve SL üzerine yapılan çalışmalarda GR24 ekzojen uygulamaları SA birikimine neden olurken, SL yönünden eksik MAX2 mutantlarında SA konsantrasyonları düşmüştür, bu da SL'lerin SA üretimini indükleyerek bitki savunmalarına dahil olduğunu düşündürmektedir (Rozpadek vd., 2018; Omoarelojie vd., 2019; Wani vd., 2020). Buğdayda, SL ve SA'nın birlikte yapraktan uygulanması, kuraklık stresi sırasında daha düşük elektrolit sızıntısı, daha yüksek nispi yaprak su içeriği ve gelişmiş antioksidan enzim aktiviteleri ile sonuçlanmıştır (Sedaghat vd., 2017). Sedaghat vd., (2020) SL ve SA'nın ekzojen olarak spreyleme yöntemi ile uygulanmasının, buğday bitkilerinin stoma iletkenliği, fotosentez ve terleme hızının yanı sıra prolin ve çözümlü şeker içeriğini de artırdığını tespit etmişlerdir. SL ve SA'nın birlikte uygulandığı buğdayda kuraklığa toleransın arttığı gözlemlenmiştir, kuraklık stresinde SA ve SL arasında bir etkileşim olduğu görülmektedir.

### 6.3. Strigolakton-Karrikin

Karrikinler, çimlenmeyi teşvik etme ve fide oluşumunu geliştirme kapasitesine sahip küçük butenolid molekülleridir (Yao ve Waters, 2020). Karrikinler, orman yangınlarından sonra yanmış bitki örtüsünün dumanında bulunan oldukça aktif, tohum çimlenmesini sağlayan ve yeniden büyümeyi uyaran moleküllerdir (Nelson vd., 2011; Janssen ve Snowden, 2012; Akeel vd., 2019; Wani vd., 2020). Karrikinler SL'in sentez yolağından oluşmakla birlikte fizyolojik olarak farklı görevleri olan bitki büyüme düzenleyicileridir (Waters vd., 2012; Nasir vd., 2020). SL'ler bitki dokuları tarafından sentezlenir ve dokular arasında taşınır veya kök sızıntılarının bileşenleri olarak rizosfere sızar. Karrikinler ise bitki materyallerinin yanmasından kaynaklanan bitki duman bileşenidir (Omoarelojie vd., 2019). Li vd., (2020) *Arabidopsis*'te SL ve karrikin reseptörleri, D14 ve KAI2'nin, absisik asit cevabını, antosiyanin birikimini, stoma kapanmasını, hücre zarı bütünlüğünü ve kütikula oluşumunu ayarlayarak kuraklığa karşı direnci düzenlediğini bildirmişlerdir. Araştırmacılar reseptörlerin *Arabidopsis*'te kök gelişimi üzerine etkilerini bulmak için yaptıkları çalışmalarında KAI2 sinyal yolunun, kök eğriliğini, kök tüyü yoğunluğunu ve kök kıl uzunluğunu kontrol ettiğini ve D14 sinyal yolu ile birlikte yanal kök yoğunluğunu da düzenlediğini tespit etmişlerdir (Swarbreck vd., 2019; Villaécija-Aguilar vd., 2019; Yao ve Waters, 2020). Wang vd., (2018) tuzluluk veya ozmotik stres gibi abiyotik streslerin karrikinleri pozitif bir çimlenme düzenleyicisi olmaktan çıkarp bir inhibitör haline getirilebileceğini bildirmiştir.

Karrikinlerin yabancı bitkilerin (Daws vd., 2007) ve tıbbi bitkilerin (MousaviNik vd., 2016) fide büyümesini artırmada olumlu bir rol oynayabileceği kanıtlanmıştır. Bu nedenle, nispeten yeni olan duman uygulama teknolojisi hem geleneksel hem de organik tarım açısından çimlenmede kullanılabilen bir tekniktir (Akeel vd., 2019).

## 7. Sonuç

Strigolaktonlar, başlangıçta canavar otu ve cadı otu diye bilinen parazit türlerin tohumlarının çimlenmesini sağlayarak parazitin konakçı bitkiye bağlanmasına sebep olan bileşenler olarak anılmalarına karşın, 2008 yılından itibaren özellikle strese karşı cevapta bitkideki önemli fizyolojik görevleri sebebi ile hormon sınıfında değerlendirilen terpen türevi bileşiklerdir. Bu derleme, SL'lerin bitki büyüme ve gelişim proseslerinde aldıkları roller hakkında bilgi sunmak amacı ile hazırlanmıştır. SL'ler, bitkide AM mantarları ile simbiyotik ilişkileri düzenler, parazitik ve parazitik olmayan tohumlarda tohum çimlenmesine ve baklagillerdeki nodül oluşumuna yardımcı olur, yan kök gelişimini artırırken sürgün gelişimini olumsuz etkiler ve yaprak yaşlanmasını teşvik ederler. Doğal SL'lerden daha basit bir yapıya sahip olmaları ve biyoaktivitelerini muhafaza etmeleri açısından tercih edilen sentetik SL GR24 ile yapılan uygulamalarda SL'lerin biyotik ve abiyotik strese karşı bitki toleransını ve verimini arttırdığı ortaya konmuştur. SL'ler strese dallanmayı engelleyerek aksillar meristem oluşumuna ve gelişimine etki etmektedir. SL'ler ve diğer bitki hormonları arasındaki etkileşimlerin ne kadar önemli olduğunu gösteren çeşitli araştırmalar yapılmış olmasına rağmen abiyotik ve biyotik stres karşısındaki rolleri hakkında moleküler, hücresel ve tüm bitki seviyesinde ayrıntılı çalışmalara ihtiyaç duyulmaktadır. SL biyosentezi ve sinyal yollarını içeren yeni çalışmalar umut verici olup araştırmalar arttıkça hormonun yapısı ve özellikleri ile ilgili daha detaylı bilgiler elde edilecektir. SL araştırmaları, sürdürülebilir tarımda canavar otu mücadelesinde de umut vaat etmektedir. Ekimden önceki dönemde uygulanan SL türevli kimyasallar parazit bitkilerin konakçı bitki olmadan çimlenip devamında ölmelerini sağlamaktadır. Son yıllarda SL üzerine yapılan araştırmalar stres üzerine yoğunlaşmış olup, yapılacak araştırmalar ile yüksek sıcaklık, kuraklık ve tuz stresi gibi veya besin eksikliği gibi olumsuz çevre koşullarına yanıtta SL türevlerinin pozitif yönde yardımcı olacağı ve bu sayede tarımsal verimdeki düşüşün azaltılmasına katkıda bulunacağı öngörülebilir.

## Kaynakça

Akeel, A., Khan, M. M. A., Jaleel, H., & Uddin, M. (2019). Smoke-saturated Water and Karrikinolide Modulate Germination, Growth, Photosynthesis and Nutritional Values of Carrot (*Daucus carota* L.). *Journal of Plant Growth Regulation*, 38(4), 1387-1401.

Akiyama, K., & Hayashi, H. (2006). Strigolactones: chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plant roots. *Annals of Botany*, 97(6), 925-931. doi:10.1093/aob/mcl063.

Agusti, J., Herold, S., Schwarz, M., Sanchez, P., Ljung, K., Dun, E. A., Brewer, P. B., Beveridge, C. A., Sieberer, T., Sehr, E. M., & Greb, T. (2011). Strigolactone signaling is required for auxin-dependent stimulation of secondary growth in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(50), 20242-20247.

Aroca, R., Ruiz-Lozano, J. M., Zamarreño, Á. M., Paz, J. A., García-Mina, J. M., Pozo, M. J., & López-Ráez, J. A. (2013). Arbuscular mycorrhizal symbiosis influences strigolactone production under salinity and alleviates salt stress in lettuce plants. *Journal of Plant Physiology*, 170(1), 47-55.

Awad, A. A., Sato, D., Kusumoto, D., Kamioka, H., Takeuchi, Y., & Yoneyama, K. (2006). Characterization of strigolactones, germination stimulants for the root parasitic plants *Striga* and *Orobanche*, produced by maize, millet and sorghum. *Plant Growth Regulation*, 48(3), 221.

Azooz, M. M., Youssef, A. M., & Ahmad, P. (2011). Evaluation of salicylic acid (SA) application on growth, osmotic solutes and antioxidant enzyme activities on broad bean seedlings grown under diluted seawater. *International Journal of Plant Physiology and Biochemistry*, 3(14), 253-264.

Banerjee, A., & Roychoudhury, A. (2018). Strigolactones: multi-level regulation of biosynthesis and diverse responses in plant abiotic stresses. *Acta Physiologiae Plantarum*, 40(5), 1-10.

Bartoli, C. G., Casalongué, C. A., Simontacchi, M., Marquez-Garcia, B., & Foyer, C. H. (2013). Interactions between hormone and redox signalling pathways in the control of growth and cross tolerance to stress. *Environmental and Experimental Botany*, 94, 73-88.

Bensmihen, S. (2015). Hormonal control of lateral root and nodule development in legumes. *Plants*, 4(3), 523-547.

Beveridge, C. A., & Kyojuka, J. (2010). New genes in the strigolactone-related shoot branching pathway. *Current Opinion in Plant Biology*, 13(1), 34-39.

Bhatt, M. D., & Bhatt, D. (2020). Strigolactones in Overcoming Environmental Stresses. Protective Chemical Agents in the Amelioration of Plant Abiotic Stress: *Biochemical and Molecular Perspectives*, 327.

Bidabadi, S. S., & Sharifi, P. (2020). Strigolactone and Methyl Jasmonate-Induced Antioxidant Defense and the Composition Alterations of Different Active Compounds in *Dracocephalum kotschy* Boiss Under Drought Stress. *Journal of Plant Growth Regulation*.

Borghi, L., Liu, G. W., Emonet, A., Kretzschmar, T., & Martinoia, E. (2016). The importance of strigolactone transport regulation for symbiotic signaling and shoot branching. *Planta*, 243(6), 1351-1360.

Bouwmeester, H. J., Fonne-Pfister, R., Screpanti, C., & De Mesmaeker, A. (2019). Strigolactones: plant hormones with promising features. *Angewandte Chemie International Edition*, 58(37), 12778-12786.

Brewer, P. B., Dun, E. A., Ferguson, B. J., Rameau, C., & Beveridge, C. A. (2009). Strigolactone acts downstream of auxin to regulate bud outgrowth in pea and *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 150(1), 482-493.

Brewer, P. B., Koltai, H., & Beveridge, C. A. (2013). Diverse roles of strigolactones in plant development. *Molecular Plant*, 6(1), 18-28.

Butler, L. G., in *Insights into Allelopathy*, ACS Symposium Series (Eds.: K. Inderjit, F. A. Einhellig), ACS Books, Washington, 1995, pp. 158-168.

Bürger, M., & Chory, J. (2020). The many models of strigolactone signaling. *Trends in Plant Science*, 25(4), 395-405.

Cardinale, F., Korwin Krukowski, P., Schubert, A., & Visentin, I. (2018). Strigolactones: mediators of osmotic stress responses with a potential for agrochemical manipulation of crop resilience. *Journal of Experimental Botany*, 69(9), 2291-2303.



- Ćavar, S., Zwanenburg, B., & Tarkowski, P. (2015). Strigolactones: occurrence, structure, and biological activity in the rhizosphere. *Phytochemistry Reviews*, 14(4), 691-711.
- Charnikhova, T. V., Gaus, K., Lumbroso, A., Sanders, M., Vincken, J. P., De Mesmaeker, A., Ruyter-Spira, C. P., Screpanti, C., & Bouwmeester, H. J. (2017). Zealactones. Novel natural strigolactones from maize. *Phytochemistry*, 137, 123-131.
- Charnikhova, T. V., Gaus, K., Lumbroso, A., Sanders, M., Vincken, J. P., De Mesmaeker, A., & Bouwmeester, H. J. (2018). Zeapyranolactone— A novel strigolactone from maize. *Phytochemistry Letters*, 24, 172-178.
- Chavoushi, M., Najafi, F., Salimi, A., & Angaji, S. A. (2019). Improvement in drought stress tolerance of safflower during vegetative growth by exogenous application of salicylic acid and sodium nitroprusside. *Industrial Crops and Products*, 134, 168-176.
- Cheng, X., Ruyter-Spira, C., & Bouwmeester, H. (2013). The interaction between strigolactones and other plant hormones in the regulation of plant development. *Frontiers in Plant Science*, 4, 199.
- Cook, C. E., Whichard, L. P., Turner, B., Wall, M. E., & Egley, G. H. (1966). Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.): isolation and properties of a potent stimulant. *Science*, 154(3753), 1189-1190.
- Cook CE, Whichard LP, Wall ME, Egley GH, Coggon P, Luhan PA, McPhail AT (1972) *J Am Chem Soc* 94:6198–6199.
- Crawford, S., Shinohara, N., Sieberer, T., Williamson, L., George, G., Hepworth, J., Müller, D., Domagalska, M., A. & Leysler, O. (2010). Strigolactones enhance competition between shoot branches by dampening auxin transport. *Development*, 137(17), 2905-2913.
- Daws, M. I., Davies, J., Pritchard, H. W., Brown, N. A., & Van Staden, J. (2007). Butenolide from plant-derived smoke enhances germination and seedling growth of arable weed species. *Plant Growth Regulation*, 51(1), 73-82.
- De Saint Germain, A., Ligerot, Y., Dun, E. A., Pillot, J. P., Ross, J. J., Beveridge, C. A., & Rameau, C. (2013). Strigolactones stimulate internode elongation independently of gibberellins. *Plant Physiology*, 163(2), 1012-1025.
- Du, H., Huang, F., Wu, N., Li, X., Hu, H., & Xiong, L. (2018). Integrative regulation of drought escape through ABA-dependent and-independent pathways in rice. *Molecular Plant*, 11(4), 584- 597.
- Dun, E. A., Brewer, P. B., & Beveridge, C. A. (2009). Strigolactones: discovery of the elusive shoot branching hormone. *Trends in Plant Science*, 14(7), 364-372.
- Dun, E. A., de Saint Germain, A., Rameau, C., & Beveridge, C. A. (2012). Antagonistic action of strigolactone and cytokinin in bud outgrowth control. *Plant Physiology*, 158(1), 487-498.
- El Tayeb, M. A., & Ahmed, N. L. (2010). Response of wheat cultivars to drought and salicylic acid. *American-Eurasian Journal of Agronomy*, 3(1), 1-7.
- Emamverdian, A., Ding, Y., & Xie, Y. (2020). The Role of New Members of Phytohormones in Plant Amelioration under Abiotic Stress with an Emphasis on Heavy Metals. *Polish Journal of Environmental Studies*, 29(2).
- Faizan, M., Faraz, A., Sami, F., Siddiqui, H., Yusuf, M., Gruszka, D., & Hayat, S. (2020). Role of strigolactones: Signalling and crosstalk with other phytohormones. *Open Life Sciences*, 15(1), 217-228.
- Ferguson, B. J., & Beveridge, C. A. (2009). Roles for auxin, cytokinin, and strigolactone in regulating shoot branching. *Plant Physiology*, 149(4), 1929-1944.
- Ferrero, M., Pagliarani, C., Novák, O., Ferrandino, A., Cardinale, F., Visentin, I., & Schubert, A. (2018). Exogenous strigolactone interacts with abscisic acid-mediated accumulation of anthocyanins in grapevine berries. *Journal of Experimental Botany*, 69(9), 2391-2401.
- Foo, E., Yoneyama, K., Hugill, C., Quittenden, L. J., & Reid, J. B. (2013). Strigolactones: internal and external signals in plant symbioses?. *Plant Signaling & Behavior*, 8(3), e23168.
- Foo, E., Ferguson, B. J., & Reid, J. B. (2014). The potential roles of strigolactones and brassinosteroids in the autoregulation of nodulation pathway. *Annals of Botany*, 113(6), 1037-1045.
- Gomez-Roldan, V., Roux, C., Girard, D., Bécard, G., & Puech, V. (2007). Strigolactones: promising plant signals. *Plant Signaling & Behavior*, 2(3), 163-164.
- Gomez-Roldan, V., Fermas, S., Brewer, P. B., Puech-Pagès, V., Dun, E. A., Pillot, J. P., Letisse, F., Matusova, R., Danoun, S., Portairs, J. C., Bouwmeester, H., Becard, G., Beveridge, C., A., Rameau C., & Rochange, S. F. (2008). Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature*, 455(7210), 189-194.
- Haider, I., Andreo-Jimenez, B., Bruno, M., Bimbo, A., Floková, K., Abuauf, H., ... & Bouwmeester, H. J. (2018). The interaction of strigolactones with abscisic acid during the drought response in rice. *Journal of Experimental Botany*, 69(9), 2403-2414.
- Hernández-Ruiz, J., & Arnao, M. B. (2018). Relationship of melatonin and salicylic acid in biotic/abiotic plant stress responses. *Agronomy*, 8(4), 33.
- Ito, S., Umehara, M., Hanada, A., Yamaguchi, S., & Asami, T. (2013). Effects of strigolactone biosynthesis inhibitor TIS108 on Arabidopsis. *Plant Signaling & Behavior*, 8(5), e24193.
- Ito, S., Nozoye, T., Sasaki, E., Imai, M., Shiwa, Y., Shibata-Hatta, M., Ishige, T., Fukui, K., Ito, K., Nakanishi, H., Nishizawa, N. K., Yajima, S., & Asami, T. (2015). Strigolactone regulates anthocyanin accumulation, acid phosphatases production and plant growth under low phosphate condition in Arabidopsis. *PLoS One*, 10(3), e0119724.
- Ioio, R. D., Nakamura, K., Moubayidin, L., Perilli, S., Taniguchi, M., Morita, M. T., Aoyama, T., Costantino, P., & Sabatini, S. (2008). A genetic framework for the control of cell division and differentiation in the root meristem. *Science*, 322(5906), 1380-1384.
- Janssen, B. J., & Snowden, K. C. (2012). Strigolactone and lrrrikin signal perception: receptors, enzymes, or both?. *Frontiers in Plant Science*, 3, 296.
- Jamil, M., Van Mourik, T. A., Charnikhova, T., & Bouwmeester, H. J. (2013). Effect of diammonium phosphate application on strigolactone production and *Striga hermonthica* infection in three sorghum cultivars. *Weed Research*, 53(2), 121-130.
- Jia, K. P., Luo, Q., He, S. B., Lu, X. D., & Yang, H. Q. (2014). Strigolactone-regulated hypocotyl elongation is dependent on cryptochrome and phytochrome signaling pathways in Arabidopsis. *Molecular Plant*, 7(3), 528-540.
- Jia, K. P., Li, C., Bouwmeester, H. J., & Al-Babili, S. (2019). Strigolactone biosynthesis and signal transduction. In *Strigolactones—Biology and Applications* pp 1-45.
- Jiang, L., Matthys, C., Marquez-Garcia, B., De Cuyper, C., Smet, L., De Keyser, A., Boyer, F. D., Beeckman, T., Stephen, D., & Goormachtig, S. (2016). Strigolactones spatially influence lateral root development through the cytokinin

- signaling network. *Journal of Experimental Botany*, 67(1), 379-389.
- Joshi, N., Nautiyal, P., & Papnai, G. (2019). Unravelling diverse roles of strigolactones in stimulating plant growth and alleviating various stress conditions: A review. *J Pharmaco Phytochem*, 8(5), 396-404.
- Kapulnik, Y., Resnick, N., Mayzlish-Gati, E., Kaplan, Y., Wininger, S., Hershenhorn, J., & Koltai, H. (2011). Strigolactones interact with ethylene and auxin in regulating root-hair elongation in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, 62(8), 2915-2924.
- Kapulnik, Y., & Koltai, H. (2014). Strigolactone involvement in root development, response to abiotic stress, and interactions with the biotic soil environment. *Plant Physiology*, 166(2), 560-569.
- Khan, M. I. R., Iqbal, N., Masood, A., Per, T. S., & Khan, N. A. (2013). Salicylic acid alleviates adverse effects of heat stress on photosynthesis through changes in proline production and ethylene formation. *Plant Signaling & Behavior*, 8(11), e26374.
- Kim, H. I., Kisugi, T., Khetkam, P., Xie, X., Yoneyama, K., Uchida, K., Uchida, K., Yokota, T., Nomura, T., McErlean, C. S. P., & Yoneyama, K. (2014). Avenaol, a germination stimulant for root parasitic plants from *Avena strigosa*. *Phytochemistry*, 103, 85-88.
- Koltai, H. (2013). Strigolactones activate different hormonal pathways for regulation of root development in response to phosphate growth conditions. *Annals of Botany*, 112(2), 409-415.
- Koltai, H. (2015). Cellular events of strigolactone signalling and their crosstalk with auxin in roots. *Journal of Experimental Botany*, 66(16), 4855-4861.
- Koltai, H., Dor, E., Hershenhorn, J., Joel, D. M., Weininger, S., Lekalla, S., Shealtiel H., Bhattacharya, C., Eliahu, E., Resnick, N., Barg, R., & Kapulnik, Y. (2010). Strigolactones' effect on root growth and root-hair elongation may be mediated by auxin-efflux carriers. *Journal of Plant Growth Regulation*, 29(2), 129-136.
- Koltai, H., & Beveridge, C. A. (2013). Strigolactones and the coordinated development of shoot and root. In Long-Distance Systemic Signaling and Communication in Plants (pp. 189-204). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Koltai, H., & Kapulnik, Y. (2011). Strigolactones as mediators of plant growth responses to environmental conditions. *Plant Signaling & Behavior*, 6(1), 37-41.
- Koren, D., Resnick, N., Gati, E. M., Belausov, E., Weininger, S., Kapulnik, Y., & Koltai, H. (2013). Strigolactone signaling in the endodermis is sufficient to restore root responses and involves SHORT HYPOCOTYL 2 (SHY2) activity. *New Phytologist*, 198(3), 866-874.
- Lechat, M. M., Brun, G., Montiel, G., Véronési, C., Simier, P., Thoirion, S., Pouvreau, J., B., & Delavault, P. (2015). Seed response to strigolactone is controlled by abscisic acid-independent DNA methylation in the obligate root parasitic plant, *Phelipanche ramosa* L. Pomel. *Journal of Experimental Botany*, 66(11), 3129-3140.
- Li, W., Gupta, A., Tian, H., Nguyen, K. H., Tran, C. D., Watanabe, Y., Tian, C., Li, K., Yang, Y., Guo, J., Luo, Y., Miao, Y., & Phan Tran, L. S. (2020). Different strategies of strigolactone and karrikin signals in regulating the resistance of Arabidopsis thaliana to water-deficit stress. *Plant Signaling & Behavior*, 15(9), 1789321.
- Lopez-Obando, M., Ligerot, Y., Bonhomme, S., Boyer, F. D., & Rameau, C. (2015). Strigolactone biosynthesis and signaling in plant development. *Development*, 142(21), 3615-3619.
- López-Ráez, J. A., Kohlen, W., Charnikhova, T., Mulder, P., Undas, A. K., Sergeant, M. J., Verstappen, F., Bugg, T., D., H., Thompson, A. J., Ruyter-Spira, C., & Bouwmeester, H. (2010). Does abscisic acid affect strigolactone biosynthesis?. *New Phytologist*, 187(2), 343-354.
- Manandhar, S., Funnell, K. A., Woolley, D. J., & Cooney, J. M. (2018). Interaction between strigolactone and cytokinin on axillary and adventitious bud development in *Zantedeschia*. *J Plant Physiol Pathol* 6, 1, 2.
- Marzec, M. (2016a). Perception and signaling of strigolactones. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1260.
- Marzec, M. (2016b). Strigolactones as part of the plant defence system. *Trends Plant Sci*. 16, 30121–30122. doi: 10.1016/j.tplants.2016.08.010
- Marzec, M. (2017). Strigolactones and gibberellins: a new couple in the phytohormone world?. *Trends in Plant Science*, 22(10), 813-815.
- Mashiguchi, K., Sasaki, E., Shimada, Y., Nagae, M., Ueno, K., Nakano, T., Nakano, T., Yoneyama, K., Suzuki, Y., & Asami, T. (2009). Feedback-regulation of strigolactone biosynthetic genes and strigolactone-regulated genes in Arabidopsis. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 73(11), 2460-2465.
- Matusova, R., Rani, K., Verstappen, F. W., Franssen, M. C., Beale, M. H., & Bouwmeester, H. J. (2005). The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobanche* spp. are derived from the carotenoid pathway. *Plant Physiology*, 139(2), 920-934.
- Min, Z., Li, R., Chen, L., Zhang, Y., Li, Z., Liu, M., Ju, Y., & Fang, Y. (2019). Alleviation of drought stress in grapevine by foliar-applied strigolactones. *Plant Physiology and Biochemistry*, 135, 99-110.
- Mishra, S., Upadhyay, S., & Shukla, R. K. (2017). The role of strigolactones and their potential cross-talk under hostile ecological conditions in plants. *Frontiers in Physiology*, 7, 691.
- Mori, K., Matsui, J., Yokota, T., Sakai, H., Bando, M., & Takeuchi, Y. (1999). Structure and synthesis of orobanchol, the germination stimulant for *Orobanche minor*. *Tetrahedron Letters*, 40(5), 943-946.
- Mostofa, M. G., Li, W., Nguyen, K. H., Fujita, M., & Tran, L. S. P. (2018). Strigolactones in plant adaptation to abiotic stresses: An emerging avenue of plant research. *Plant, Cell & Environment*, 41(10), 2227-2243.
- MousaviNik, M., Jowkar, A., & RahimianBoogar, A. (2016). Positive effects of karrikin on seed germination of three medicinal herbs under drought stress. *Iran Agricultural Research*, 35(2), 57-64.
- Nakamura, H., & Asami, T. (2014). Target sites for chemical regulation of strigolactone signaling. *Frontiers in Plant Science*, 5, 623.
- Nasir, F., Tian, L., Shi, S., Chang, C., Ma, L., Gao, Y., & Tian, C. (2019). Strigolactones positively regulate defense against *Magnaporthe oryzae* in rice (*Oryza sativa*). *Plant Physiology and Biochemistry*, 142, 106-116.
- Nasir, F., Li, W., Tran, L. S. P., & Tian, C. (2020). Does Karrikin Signaling Shape the Rhizomicrobiome via the Strigolactone Biosynthetic Pathway?. *Trends in Plant Science*, 25(12), 1184-1187.

- Nelson, D. C., Scaffidi, A., Dun, E. A., Waters, M. T., Flematti, G. R., Dixon, K. W., Beveridge, C. A., Ghisalberti, E. L. & Smith, S. M. (2011). F-box protein MAX2 has dual roles in karrikin and strigolactone signaling in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(21), 8897-8902.
- Omoarelojie, L. O., Kulkarni, M. G., Finnie, J. F., & Van Staden, J. (2019). Strigolactones and their crosstalk with other phytohormones. *Annals of Botany*, 124(5), 749-767.
- Özbilgen, A. (2019). Zeytinde (*Olea europaea* L.) Strigolaktin Biyosentezinde Rol Alan Genlerin Karakterizasyonu. Çanakkale Onsekiz Mart Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Doktora Tezi, 203 sayfa, Çanakkale.
- Özel, Ş. G. (2018). Strigolaktin Uygulamasıyla Tuz Stresine Karşı Kum Zambağı Bitkisinin Toleransının Arttırılmasında Antioksidan Enzimlerin İşlevi. Tekirdağ Namık Kemal Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü, Yüksek Lisans Tezi, 104 sayfa, Tekirdağ.
- Peres, A. L. G., Soares, J. S., Tavares, R. G., Righetto, G., Zullo, M. A., Mandava, N. B., & Menossi, M. (2019). Brassinosteroids, the sixth class of phytohormones: a molecular view from the discovery to hormonal interactions in plant development and stress adaptation. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(2), 331.
- Pozo, M. J., López-Ráez, J. A., Azcón-Aguilar, C., & García-Garrido, J. M. (2015). Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist*, 205(4), 1431-1436.
- Rameau, C., Goormachtig, S., Cardinale, F., Bennett, T., & Cubas, P. (2019). Strigolactones as plant hormones. In *Strigolactones-Biology and Applications*, pp. 47-87.
- Rasmussen, A., Hu, Y., Depaepe, T., Vandebussche, F., Boyer, F. D., Van Der Straeten, D., & Geelen, D. (2017). Ethylene controls adventitious root initiation sites in *Arabidopsis hypocotyls* independently of strigolactones. *Journal of Plant Growth Regulation*, 36(4), 897- 911.
- Ren, C. G., Kong, C. C., & Xie, Z. H. (2018). Role of abscisic acid in strigolactone-induced salt stress tolerance in arbuscular mycorrhizal *Sesbania cannabina* seedlings. *BMC Plant Biology*, 18(1), 1-10.
- Rozpądek, P., Domka, A. M., Nosek, M., Ważny, R., Jędrzejczyk, R. J., Wiciarz, M., & Turnau, K. (2018). The role of strigolactone in the cross-talk between *Arabidopsis thaliana* and the endophytic fungus *Mucor* sp. *Frontiers in Microbiology*, 9, 441.
- Ruyter-Spira, C., Kohlen, W., Charnikhova, T., van Zeijl, A., van Bezouwen, L., de Ruijter, N., Cardoso, C., Lopez-Raez, J. A., Matusova, R., Bours, R., Verstappen, F., & Bouwmeester, H. (2011). Physiological effects of the synthetic strigolactone analog GR24 on root system architecture in *Arabidopsis*: another belowground role for strigolactones?. *Plant Physiology*, 155(2), 721-734.
- Scaffidi, A., Waters, M. T., Ghisalberti, E. L., Dixon, K. W., Flematti, G. R., & Smith, S. M. (2013). Carlactone-independent seedling morphogenesis in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 76(1), 1-9.
- Scaffidi, A., Waters, M. T., Sun, Y. K., Skelton, B. W., Dixon, K. W., Ghisalberti, E. L., Flematti, G. R., & Smith, S. M. (2014). Strigolactone hormones and their stereoisomers signal through two related receptor proteins to induce different physiological responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 165(3), 1221-1232.
- Sedaghat, M., Tahmasebi-Sarvestani, Z., Emam, Y., & Mokhtassi-Bidgoli, A. (2017). Physiological and antioxidant responses of winter wheat cultivars to strigolactone and salicylic acid in drought. *Plant Physiology and Biochemistry*, 119, 59-69.
- Sedaghat, M., Sarvestani, Z. T., Emam, Y., Bidgoli, A. M., & Sorooshzadeh, A. (2020). Foliar- Applied GR24 and Salicylic Acid Enhanced Wheat Drought Tolerance. *Russian Journal of Plant Physiology*, 67(4), 733-739.
- Seto, Y., Kameoka, H., Yamaguchi, S., & Kyojuka, J. (2012). Recent advances in strigolactone research: chemical and biological aspects. *Plant and Cell Physiology*, 53(11), 1843-1853.
- Singh, B., & Usha, K. (2003). Salicylic acid induced physiological and biochemical changes in wheat seedlings under water stress. *Plant Growth Regulation*, 39(2), 137-141.
- Smith, S. M. (2014). Q&A: What are strigolactones and why are they important to plants and soil microbes?. *BMC Biology*, 12(1), 1-7.
- Steinkellner, S., Lenzemo, V., Langer, I., Schweiger, P., Khaosaad, T., Toussaint, J. P., & Vierheilig, H. (2007). Flavonoids and strigolactones in root exudates as signals in symbiotic and pathogenic plant-fungus interactions. *Molecules*, 12(7), 1290-1306.
- Sugimoto, Y., Ali, A. M., Yabuta, S., Kinoshita, H., Inanaga, S., & Itai, A. (2003). Germination strategy of *Striga hermonthica* involves regulation of ethylene biosynthesis. *Physiologia Plantarum*, 119(1), 137-145.
- Sun, H., Tao, J., Liu, S., Huang, S., Chen, S., Xie, X., Yoneyama, K., Zhang, Y., & Xu, G. (2014). Strigolactones are involved in phosphate-and nitrate-deficiency-induced root development and auxin transport in rice. *Journal of Experimental Botany*, 65(22), 6735-6746.
- Swarbreck, S. M., Guerringue, Y., Matthus, E., Jamieson, F. J., & Davies, J. M. (2019). Impairment in karrikin but not strigolactone sensing enhances root skewing in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 98(4), 607-621.
- Toh, S., Kamiya, Y., Kawakami, N., Nambara, E., McCourt, P., & Tsuchiya, Y. (2012). Thermoinhibition uncovers a role for strigolactones in *Arabidopsis* seed germination. *Plant and Cell Physiology*, 53(1), 107-117.
- Torres-Vera, R., García, J. M., Pozo, M. J., & López-Ráez, J. A. (2014). Do strigolactones contribute to plant defence?. *Molecular Plant Pathology*, 15(2), 211-216. doi: 10.1111/mpp.12074.
- Tsuchiya, Y., Vidaurre, D., Toh, S., Hanada, A., Nambara, E., Kamiya, Y., Yamaguchi, S., & McCourt, P. (2010). A small-molecule screen identifies new functions for the plant hormone strigolactone. *Nature Chemical Biology*, 6(10), 741-749. doi: 10.1038/nchembio.435
- Ueda, H., & Kusaba, M. (2015). Strigolactone regulates leaf senescence in concert with ethylene in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 169(1), 138-147.
- Ueno, K., Furumoto, T., Umeda, S., Mizutani, M., Takikawa, H., Batchvarova, R., & Sugimoto, Y. (2014). Heliolactone, a non-sesquiterpene lactone germination stimulant for root parasitic weeds from sunflower. *Phytochemistry*, 108, 122-128.
- Umehara, M., Hanada, A., Magome, H., Takeda-Kamiya, N. & Yamaguchi, S. (2010) Contribution of strigolactones to the inhibition of tiller bud outgrowth under phosphate deficiency in rice. *Plant Cell Physiol.* 51(7): 1118–1126.
- Umehara, M., Cao, M., Akiyama, K., Akatsu, T., Seto, Y., Hanada, A., Li, W., Takeda-Kamiya, N., Morimoto Y., & Yamaguchi,

- S. (2015). Structural requirements of strigolactones for shoot branching inhibition in rice and Arabidopsis. *Plant and Cell Physiology*, 56(6), 1059-1072.
- Van Ha, C., Leyva-González, M. A., Osakabe, Y., Tran, U. T., Nishiyama, R., Watanabe, Y., Tanaka, M., Seki, M., Yamaguchi, S., Dong, N. V., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K., Herrera-Estrella, L., & Tran, L. S. P. (2014). Positive regulatory role of strigolactone in plant responses to drought and salt stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(2), 851-856.
- Vaucher JP. 1823. M'emoire sur la germination des orobanches. M'em. Mus. Hist. Nat. Paris 10:261-73.
- Villaécija-Aguilar, J. A., Hamon-Josse, M., Carbonnel, S., Kretschmar, A., Schmid, C., Dawid, C., Bennett, T., & Gutjahr, C. (2019). SMAX1/SMXL2 regulate root and root hair development downstream of KAI2-mediated signalling in Arabidopsis. *PLoS Genetics*, 15(8), e1008327.
- Visentin, I., Vitali, M., Ferrero, M., Zhang, Y., Ruyter-Spira, C., Novák, O., Strnad, M., Lovisolo, C., Schubert, A., & Cardinale, F. (2016). Low levels of strigolactones in roots as a component of the systemic signal of drought stress in tomato. *New Phytologist*, 212(4), 954-963.
- Vurro, M., Prandi, C., & Baroccio, F. (2016). Strigolactones: how far is their commercial use for agricultural purposes?. *Pest Management Science*, 72(11), 2026-2034.
- Wallner, E. S., López-Salmerón, V., & Greb, T. (2016). Strigolactone versus gibberellin signaling: reemerging concepts?. *Planta*, 243(6), 1339-1350.
- Wani, K. I., Zehra, A., Choudhary, S., Naeem, M., Khan, M. M. A., Castroverde, C. D. M., & Aftab, T. (2020). Mechanistic Insights into Strigolactone Biosynthesis, Signaling, and Regulation During Plant Growth and Development. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1-17.
- Wang, Q., Zhu, Z., Ozkardesh, K., & Lin, C. (2013). Phytochromes and phytohormones: the shrinking degree of separation. *Molecular Plant*, 6(1), 5-7.
- Wang, L., Waters, M. T., & Smith, S. M. (2018). Karrikin-KAI2 signalling provides Arabidopsis seeds with tolerance to abiotic stress and inhibits germination under conditions unfavourable to seedling establishment. *New Phytologist*, 219(2), 605-618.
- Waters, M. T., Nelson, D. C., Scaffidi, A., Flematti, G. R., Sun, Y. K., Dixon, K. W., & Smith, S. M. (2012). Specialisation within the DWARF14 protein family confers distinct responses to karrikins and strigolactones in Arabidopsis. *Development*, 139(7), 1285-1295.
- Xie, X., Yoneyama, K., Kusumoto, D., Yamada, Y., Takeuchi, Y., Sugimoto, Y., & Yoneyama, K. (2008). Sorgomol, germination stimulant for root parasitic plants, produced by *Sorghum bicolor*. *Tetrahedron Letters*, 49(13), 2066-2068.
- Xie, X., Yoneyama, K., & Yoneyama, K. (2010). The Strigolactone Story. *Annual Review of Phytopathology*, 48(1), 93-117. doi:10.1146/annurev-phyto-073009-114453
- Xie, X., Kisugi, T., Yoneyama, K., Nomura, T., Akiyama, K., Uchida, K., Yokota, T., McErlean, C. S. P., & Yoneyama, K. (2017). Methyl zealactonoate, a novel germination stimulant for root parasitic weeds produced by maize. *Journal of Pesticide Science*, 42(2), 58-61.
- Xie, X., Mori, N., Yoneyama, K., Nomura, T., Uchida, K., Yoneyama, K., & Akiyama, K. (2019). Lotuslactone, a non-canonical strigolactone from *Lotus japonicus*. *Phytochemistry*, 157, 200-205.
- Yamada, Y., Furusawa, S., Nagasaka, S., Shimomura, K., Yamaguchi, S., & Umehara, M. (2014). Strigolactone signaling regulates rice leaf senescence in response to a phosphate deficiency. *Planta*, 240(2), 399-408.
- Yamada, Y., & Umehara, M. (2015). Possible roles of strigolactones during leaf senescence. *Plants*, 4(3), 664-677.
- Yao, J., & Waters, M. T. (2020). Perception of karrikins by plants: a continuing enigma. *Journal of Experimental Botany*, 71(6), 1774-1781.
- Yasui, M., Ota, R., Tsukano, C., & Takemoto, Y. (2017). Total synthesis of avenaol. *Nature Communications*, 8(1), 1-9.
- Yoneyama, K., Xie, X., Sekimoto, H., Takeuchi, Y., Ogasawara, S., Akiyama, K., Hayashi, H., & Yoneyama, K. (2008). Strigolactones, host recognition signals for root parasitic plants and arbuscular mycorrhizal fungi, from Fabaceae plants. *New Phytologist*, 179(2), 484-494.
- Yoneyama, K., Awad, A. A., Xie, X., Yoneyama, K., & Takeuchi, Y. (2010). Strigolactones as germination stimulants for root parasitic plants. *Plant and Cell Physiology*, 51(7), 1095-1103.
- Yoneyama, K., Arakawa, R., Ishimoto, K., Kim, H. I., Kisugi, T., Xie, X., Nomura, T., Kanampiu, F., Yokota, T., Ezawa, T., & Yoneyama, K. (2015). Difference in striga-susceptibility is reflected in strigolactone secretion profile, but not in compatibility and host preference in arbuscular mycorrhizal symbiosis in two maize cultivars. *New Phytologist*, 206(3), 983-989.
- Yoneyama, K., Xie, X., Yoneyama, K., Kisugi, T., Nomura, T., Nakatani, Y., Akiyama, K., & McErlean, C. S. (2018). Which are the major players, canonical or non-canonical strigolactones?. *Journal of Experimental Botany*, 69(9), 2231-2239.
- Yoneyama, K., Xie, X., Yoneyama, K., Nomura, T., Takahashi, I., Asami, T., Mori, N., Akiyama, K., Kusajima, M., & Nakashita, H. (2019). Regulation of biosynthesis, perception, and functions of strigolactones for promoting arbuscular mycorrhizal symbiosis and managing root parasitic weeds. *Pest Management Science*, 75(9), 2353-2359.
- Yu, Y., Wang, J., Zhang, Z., Quan, R., Zhang, H., Deng, X. W., Ma, L., & Huang, R. (2013). Ethylene promotes hypocotyl growth and HY5 degradation by enhancing the movement of COP1 to the nucleus in the light. *PLoS Genet*, 9(12), e1004025.
- Zhang, Y., Haider, I., Ruyter-Spira, C., & Bouwmeester, H. J. (2013). Strigolactone biosynthesis and biology. *Molecular Microbial Ecology of the Rhizosphere*, 1, 355-371.
- Zou, X., Wang, Q., Chen, P., Yin, C., & Lin, Y. (2019). Strigolactones regulate shoot elongation by mediating gibberellin metabolism and signaling in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Plant Physiology*, 237, 72-79.
- Zwanenburg, B., & Pospíšil, T. (2013). Structure and activity of strigolactones: new plant hormones with a rich future. *Molecular Plant*, 6(1), 38-62.
- Zwanenburg, B., Čavar Zeljković, S., & Pospíšil, T. (2016 a). Synthesis of strigolactones, a strategic account. *Pest Management Science*, 72(1), 15-29.
- Zwanenburg, B., Mwakaboko, A. S., & Kannan, C. (2016 b). Suicidal germination for parasitic weed control. *Pest Management Science*, 72(11), 2016-2025.
- Zwanenburg, B., & Blanco-Ania, D. (2018). Strigolactones: new plant hormones in the spotlight. *Journal of Experimental Botany*, 69(9), 2205-2218.