



## Karrikin: Life From Smoke

Yasemin KEMEÇ HÜRKAN<sup>1,\*</sup> 

<sup>1</sup>Çanakkale Onsekiz Mart University, School of Graduate Studies, 17000, Merkez/Çanakkale

### Graphical/Tabular Abstract

In this study, the chemical content of the smoke formed as a result of forest fires and the general information and properties of the karrikins (KARs) in the smoke are summarized.

### Article Info:

Review article

Received: 11.12.2022

Revision: 02.02.2023

Accepted: 21.02.2023

### Highlights

- Germination Stimulator.
- Seedling, Shoot and Root Developer.
- Abiotic Stress Tolerance.

### Keywords

Smoke Water

Karrikin

Butenolide

Strigolactones

3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one

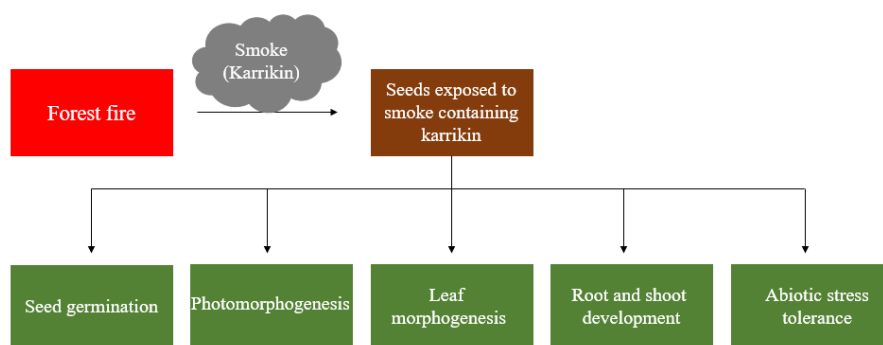


Figure A. Effects of karrikin and smoke on plant systems

**Purpose:** The aim of this study is to reveal that plant-derived smoke (SW) and the KAR in its content are involved in many mechanisms and have different functions in various stages of plant development. It is to bring together some current studies related to this, both Turkey and in the world, and evaluate them together.

**Results:** In general, when the studies conducted to date are examined, SW and KAR promote seed germination, stimulate seedling, shoot and root development, and increase tolerance to abiotic stress factors.

**Conclusion:** Identifying receptors for KARs, identifying their exact signal transduction pathways, and identifying evidence of how they work together with other signaling systems in plants is an urgent need to unravel this mechanism. Identification of the various plant growth-regulating compounds in smoke allows us to better understand the potential effects of fire on natural and managed ecosystems, as well as powerful chemical tools for use in further research. We need to better understand the consequences of burning crop residues as part of standard agricultural practices and controlled burning to create a fire barrier or manage fuel accumulation. All these applications will provide a clearer understanding of the mode of action of these growth regulators. For example, it is essential that we know how stable they are in the soil, whether they are metabolized by plants and microorganisms, and how they affect other organisms. For this, large-scale laboratory and field studies are required to understand the mechanism of KAR and SW in more detail.



## Karrikin: Life From Smoke

Yasemin KEMEÇ HÜRKAN <sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>Çanakkale Onsekiz Mart University, School of Graduate Studies, 17000, Merkez/Çanakkale

### Abstract

KARs are unique butenolites found in the smoke of burning plant material during forest fires that act as a plant growth regulator. KARs in the smoke accelerate the abundance of plant communities, promoting seed germination, seedling formation and ecological diversity. KARs also mediate tolerance to different deficient conditions such as oxidative stress, drought, low light intensity (shade stress) and salinity. Although the signaling pathway is closely related to strigolactones (SLs), unique from strigolactones. Due to structural affinity with SLs, KARs have potential roles in mediating abiotic stress tolerance in plants. In addition, KAR interacts directly or indirectly with important phytohormones such as abscisic acid (ABA), gibberellic acid (GA<sub>3</sub>), auxins and ethylene. With this article, you will have access to many up-to-date studies and information on KAR and SW.

### Makale Bilgisi

Derleme makalesi  
Başvuru: 11.12.2022  
Düzeltilme: 02.02.2023  
Kabul: 21.02.2023

### Keywords

Smoke Water  
Karrikin  
Butenolide  
Strigolactones  
3-methyl-2H-furo[2,3-  
c]pyran-2-one

### Anahtar Kelimeler

Duman Suyu  
Karrikin  
Bütenolit  
Strigolakton  
3-metil-2H-furo[2,3-  
c]piran-2-on

## Karrikin: Dumandan Gelen Yaşam

### Öz

KAR'lar orman yangınları sırasında yanan bitkisel materyalin dumanında bulunan bir bitki büyüme düzenleyicisi gibi görev alan benzersiz butenolitlerdir. Dumanın içeriğinde yer alan KAR'lar, bitki topluluklarının bolluğunu hızlandırarak tohum çimlenmesini, fide oluşumunu ve ekolojik çeşitliliği teşvik ederler. KAR'lar ayrıca oksidatif stres, kuraklık, düşük ışık yoğunluğu (gölge stresi) ve tuzluluk gibi farklı yetersiz koşullara karşı toleransa aracılık ederler. Sinyal yolu strigolaktonlar (SL) ile yakından ilişkili olmasına rağmen farklılık göstermektedir. SL'ler ile yapısal akrabalık nedeniyle, KAR'lar bitkilerde abiyotik stres toleransına aracılık etmede potansiyel rollere sahiptir. Ek olarak KAR, absisik asit (ABA), gibberellik asit (GA<sub>3</sub>), oksinler ve etilen gibi önemli fitohormonlarla doğrudan ya da dolaylı olarak etkileşime girerler. Bu makale ile KAR ve duman suyuna (DS) dair pek çok güncel çalışmaya değinilmiştir.

## 1. GİRİŞ (INTRODUCTION)

Dünya'daki yaşamın bir özelliği olarak, oksijenli fotosentezin evrimi ve ardından kara bitkilerinin ortaya çıkışı, yangınlar için gerekli koşulların sağlanmasına yol açmıştır [1]. Eski ve yaygın bir fenomen olarak yangın, dünya genelinde ekosistemlerin bileşimini şekillendiren belirgin bir evrimsel güç olarak hizmet etmiştir. Bir yangın olayının geçişi, kaynaklar için azalan rekabetin bir sonucu olarak yenilenme için çeşitli fırsatlar sunmaktadır. Buna göre, çok sayıda bitki türü, yangın olaylarını algılama ve tepki verme yeteneği geliştirmişlerdir [2]. Bitkiler en az beş farklı mekanizma [3-4] ile yangından sonra hayatta kalabilmektedir veya bundan yararlanabilmektedir: (a) yangından zarar görmemiş sürgün meristemlerinden yeniden filizlenme; (b) canlı tohumların yangınla uyarılan tohum salınımından önce potansiyel olarak onlarca yıl boyunca gölgelikte, kozalaklarda veya odunsu meyvelerde depolandığı serotoni (veya bradispori); (c) sert tohum kabuğu oluşumu ile yangından sonra tohumlardaki dormansi halinin kırılması; (d) yangınların çiçeklenmeyi tetiklediği yangın sonrası çiçeklenme (veya pirojenik çiçeklenme), tipik olarak yer altı depolama organlarına (geofitler) sahip bitkilerde görülmektedir ve (e) duman kaynaklı veya kimyasal kaynaklı tohum çimlenmesi. Bir yangından sonraki yerel çevre koşulları, bir yangından öncekinden önemli ölçüde farklıdır; bu farklılıklar sıcaklık aralığı, su mevcudiyeti, rüzgâr, ışık spektrumu, ışık yoğunluğu, toprak besinleri, allelokimyasallar, bitki rekabeti, mikrobiyal aktivite ve hayvan davranışındaki değişiklikleri içerir. Bu nedenle, ateşe uyum sağlamış bitkiler çevredeki bu tür değişikliklerden bir veya daha fazla sinyali potansiyel olarak algılayabilmektedirler. Bu da gelişimleri ve fizyolojileri, yangının

yarattığı yeni koşullarda büyümeyi ve üreme başarısını optimize edecek şekilde ayarlayabilmeyi sağlayarak onları potansiyel rakiplerine karşı avantajlı olmayı desteklemektedir. Hatta bazı türler o kadar yüksek düzeyde uyum sağlamışlardır ki ateşe bağımlı hale gelmişlerdir. Bu türler zorunlu ateş takipçileri olarak sınıflandırılırlar, yalnızca bir yangından sonra çimlenir, büyür ve çiçek açarlar. Yeni tohumları, gelecekte onlarca yıl sürebilecek bir sonraki yangın olayına kadar toprakta dormant durumda saklayabilirler. Böyle bir strateji, özellikle Akdeniz tipi ekosistemlerdeki toprakların, bir yangını takip eden aylarda filizlenmesi tetiklenebilen, tür açısından zengin, dormant olan bir tohum bankası barındırabileceği anlamına gelmektedir [5-6]. Bitkilerin hayatta kalabilmek için geliştirdiği mekanizmalardan duman kaynaklı veya kimyasal kaynaklı tohum çimlenmesi pek çok araştırmacı tarafından merak konusu olmuştur. Hatta bitkisel materyalden elde edilen dumanın bitkiler üzerinde sadece tohum çimlenmesini teşvik etmediği, aynı zamanda pek çok mekanizmada görev aldığı araştırmacılar tarafından kanıtlanmıştır [7-9].

Bu çalışmanın amacı; bitki kaynaklı dumanın ve içeriğinde yer alan KAR'ların pek çok mekanizmada görev aldığı ve bitki gelişiminin çeşitli basamaklarında farklı görevlerinin olduğunu ortaya koymaktır. Bunun ile ilgili gerek ülkemizde gerekse dünyadaki güncel bazı çalışmalarını bir araya getirmek ve bunları birlikte değerlendirmektir.

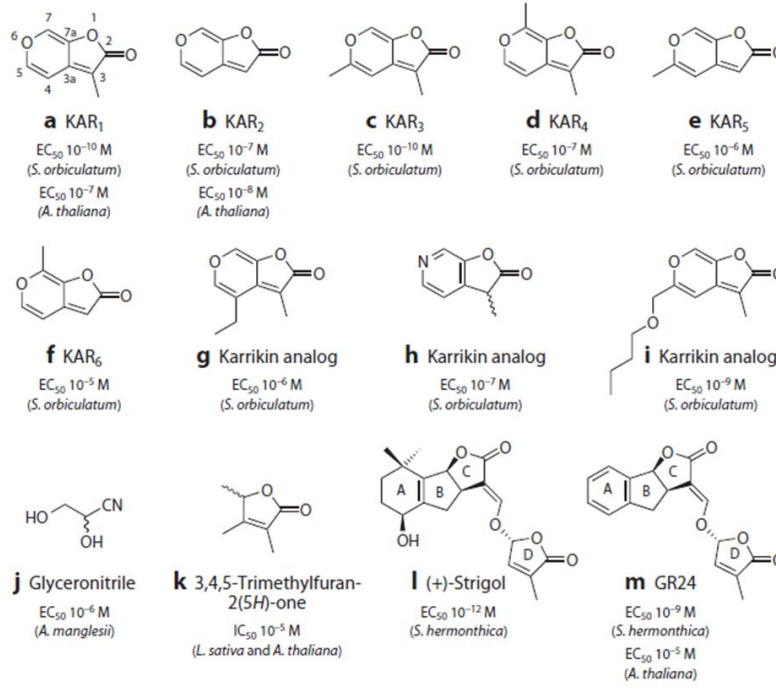
## 2. DUMANIN KİMYASAL İÇERİĞİ

Tohum çimlenmesini uyarma kapasitesine sahip duman bileşiklerinin kimyasal doğasına ilişkin ipuçları, dumanın suda fokurdatarak çözünmesinin sağlanması ile üretilen yanma ürünlerinin karmaşık bir çözeltisi olan "sıvı duman" veya "DS" ile yapılan ilk deneyler sonucunda keşfedilmiştir. Dumanın içeriğindeki tohum çimlenmesini uyaran kimyasal uyarıcılar için ilk keşif, *Emmenanthe penduliflora* Benth. (Hydrophyllaceae) ve *Eriophyllum confertiflorum* (DC.) Gray (Asteraceae) dahil olmak üzere Kaliforniya çalılıklarındaki yangın sonrası tek yıllık bitkilerin dormant olan tohumları üzerinde yapılan çalışmalarla gerçekleşmiştir. Bu çalışmalarda yanmış veya kömürleşmiş odunsu malzemenin çimlenmeyi uyardığı ve bu tür kömürleşmiş malzemeden hazırlanan sulu ekstraktların içeriğinde bir ya da daha fazla suda çözünür aktif uyarıcının varlığı gösterilmiştir [10-12]. Bitki materyalinden elde edilen dumanın, Arabidopsis dahil olmak üzere 80 farklı cinsten 1200 bitki türünün tohum çimlenmesini olumlu yönde etkilediği çalışmalar sonucunda gösterilmiştir [13]. Yapılan çalışmalar sonucunda; bitkisel materyalin 175°C'de 10-30 dakika yakılması uyarıcı maddeyi üretmek için yeterli olacağı sonucuna varılmıştır [12]. Bir sonraki önemli keşif, yanan bitki materyalinden çıkan dumanın Güney Afrika türü *Audouinia capitata* (L.) Brongn. (Bruniaceae) bitkisinin çimlenmesini uyarması olmuştur [14]. Bu keşif sonucunda, uyarıcı molekülün (veya moleküllerin) uçucu olduğu sonucuna varılmıştır ve uyarıcıyı (veya uyarıcıları) toplamanın en uygun yolu, DS üretmek için sudan dumanın fokurdatarak çözülmesini sağlamak olmuştur.

Çimlenme uyarıcılarının araştırılması sırasında, Baldwin ve ark., (1994) tarafından aktif duman fraksiyonlarında 71 bileşik tanımlanmıştır ve toplam 233 bileşik test edilmiştir. Bunlardan bazılarının çimlenmeyi teşvik ettiği tespit edilmiştir. Agar ve selülozun yakılması sonucunda elde edilen duman fraksiyonlarında da çimlenmeyi teşvik eden benzer maddelere rastlanmıştır [12,7, 15]. Yapılan bir çalışmada, *Lactuca sativa* L. ve Avustralya, Kuzey Amerika ve Güney Afrika'daki dumana duyarlı diğer 15 türün çimlenmesini uyardığı düşünülen bu maddeyi elde etmek için, yanmış filtre kağıdı (%99 selüloz) yakılarak DS elde edilmiştir. DS'nin içeriğindeki bu aktif bileşiği belirlemek için çözücü bölümlenme, yüksek performanslı sıvı kromatografisi (HPLC), gaz kromatografisi-kütle spektrometrisi (GS-MS) ve nükleer manyetik rezonans (NMR) dahil olmak üzere biyoanaliz kılavuzlu fraksiyonlama prosedürleri kullanılmışlardır [16]. Bu çalışma sonucunda uyarıcının yapısı, sadece bir piran halkasına kaynaşmış bir bütenolit (dört karbonlu bir lakton) içeren yeni bir bileşik sınıfı olan 3-metil-2H-furo[2,3-c]piran-2-on olarak tanımlanmıştır. Başlangıçta, bu bileşiğe bütenolit adı verilmiştir, ancak onu diğer bütenolitlerden ayırmak için daha yakın zamanda karrikinolid olarak yeniden adlandırılmıştır (karrik, güneybatı Avustralya'nın Aborijin Noongar halkının dilinde duman için geleneksel bir kelimedir) ve KAR1 olarak kısaltılmıştır [16]. Ayrıca DS'nin içeriğinde nitrojen oksitlerin ve siyanohidrinlerin de çimlenmeyi teşvik edici özelliği olduğu saptanmıştır [17]. Bu maddeler suda çözülebilen, yapısını uzun süre koruyabilen, ısıya dayanıklı ve düşük konsantrasyonları oldukça yüksek aktiviteye sahip kimyasallardır [7, 18].

### 3. KARRİKİNLERİN ÖZELLİKLERİ VE YAPISI

KAR'lar suda çözünür ve stabil maddelerdir. KAR, yanan bitkisel materyalin dumanında bulunan bitki büyüme düzenleyicisi grubuna girmektedir [19]. Bu zamana kadar DS'de KAR1 dışında beş KAR1 analogu (KAR2–KAR6) keşfedilmiştir (Şekil 1) [20].



**Şekil 1.** (a–f) KAR'lar, (g–i) KAR analogları, (j) gliseronitril, (k) 3,4,5-trimetilfuran-2(5H)-on, (l) (+)-strigol ve (m) GR24'ün yapıları ve biyoaktiviteleri [yarı maksimal etkili konsantrasyon (EC<sub>50</sub>)] [17].

Karbonlardaki yer değişimlerine (3, 4, 5 ve 7.) göre yaklaşık 50 sentetik KAR analogu sentezlenmiştir [21–23]. DS'de en bol bulunan ve en aktif olan KAR1'dir. KAR'lar dumanda tanımlanmış olmasına rağmen, KAR1'in çoğunluğunun filtre kâğıdı veya bitki materyali yakıldıktan sonra kalan tortuda (kömür ve katran vb.) bulunduğu düşünülmektedir [24]. KAR1 suda çözündüğü ve sınırlı uçuculuk özelliğe sahip olduğundan dolayı, dumanda uzağa taşınmadığı, bunun yerine duman soğudukça yoğunlaştığı ve yangın alanının yakınında kaldığı yapılan çalışmalar sonucunda bildirilmiştir [16]. Genel olarak KAR'lar, ortam sıcaklıklarında ve sulu çözeltilerde stabildir ve ışık yokluğunda 4°C'de birkaç yıl saklandıktan sonra aktivite kaybı gözlenmemektedir [25].

KAR'lar SL'ye benzer yapısından dolayı Striga ve Orobanche gibi parazitik bitkilerin çimlenmesini uyardığı çeşitli çalışmalar sonucunda rapor edilmiştir [26]. KAR'lar, genellikle 10<sup>-9</sup> mol L<sup>-1</sup>'nin altında olmak üzere çok düşük konsantrasyonlarda tohum çimlenmesini teşvik edici aktiviteye sahiptirler [6, 17]. Fakat, DS'nin yüksek konsantrasyonları çimlenmeyi engellerken, daha düşük konsantrasyonlar çimlenmeyi teşvik edici bir etkiye sahip olduğundan, DS'nin çimlenme üzerinde “çift yönlü düzenleyici” bir etkisi olma eğiliminde olduğu bilinmektedir [27]. Dumanda 0,5 mg mL<sup>-1</sup> ile 5 mg mL<sup>-1</sup> arasında değişen konsantrasyonlarda çimlenmeyi engelleyen 10 bileşik tanımlanmıştır [7]. Bunlara kresoller ve dihidroksibenzenler gibi fenolik bileşiklerin yanı sıra 2-furoik asit ve naftalin dahildir. Bitki kaynaklı dumandan izole edilen bir bileşik olan 3,4,5-trimetilfuran-2(5H)-on (2,3,4-trimetilbut-2-enolid) çimlenmeyi inhibe etme aktivitesinden sorumlu olduğu bulunmuştur [28]. Bu inhibitör madde 10 µM üzerindeki konsantrasyonlarda aktif olduğu ve 0,1 µM KAR1 uygulanmasından ziyade, tek başına KAR1 uygulamasına kıyasla çimlenmeyi önemli ölçüde bastırdığı bildirilmiştir. Bu nedenle, uyarıcı biyolojik

aktivitesini en üst düzeye çıkarmak için, kullanımdan önce DS'nin genellikle bitki türüne bağlı olarak 1:250, 1:500, 1:1000, 1:1500 ve 1:2000 (v/v) oranlarında su ile seyreltilmesi gerekmektedir [29].

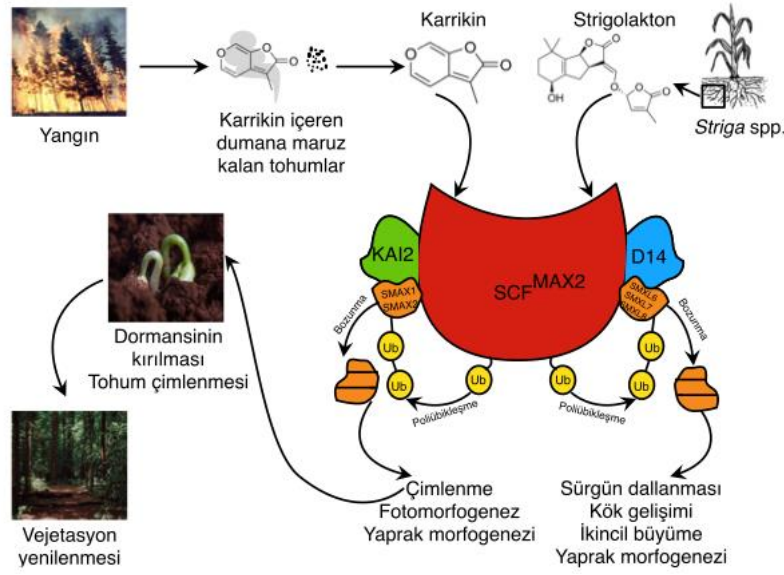
#### 4. DUMAN SUYU VE KARRİKİNİN IŞIK VE DİĞER HORMONLAR ÜZERİNE ETKİLERİ

Pozitif fotoblastik tohumun çimlenmesi ışıkla desteklenirken, negatif fotoblastik tohumların çimlenmesi ışıkla inhibe edildiği belirlenmiştir. Mevcut kanıtlar, DS ve KAR1'in ışığın tohum çimlenmesini etkilemek için bağımsız olarak hareket ettiğini göstermiştir. DS ve KAR1, tohum çimlenmesini uyarmaktadır ancak ışık, türe bağlı olarak bu tepkiyi artırabilir veya engelleyebilir. Örneğin, *Nicotiana attenuata* Torr. ex S. Watson tohumu DS tarafından çimlenmeye teşvik edilmektedir, ancak karanlıkta yanıt vermemektedir [30]. Bununla birlikte, *Angianthus tomentosus* J.C.Wendl. ve *Podolepis canescens* A.Cunn. ex DC. (Asteraceae) gibi diğer ışık gerektiren türlerde, KAR1 karanlıkta çimlenmeyi teşvik etmektedir [31]. KAR1 ayrıca negatif fotoblastik türlerin çimlenmesini de uyarmaktadır; örneğin, *Avena fatua* L. (Poaceae) bitkisinin çimlenmesi KAR1 tarafından artırılmaktadır, ancak ışık uygulaması KAR1'e verilen yanıtı azaltmaktadır [32-33].

GA ve ABA, tohum çimlenmesinin kontrolünde antagonistik rollere sahip anahtar hormonlardır. GA tohum çimlenmesini uyarırken, ABA dormansi oluşturmada ve sürdürmektedir [34]. KAR1'e yanıt veren türlerin çimlenmesinin GA uygulamasıyla uyarıldığı yaygın olarak gözlemlenmiştir. GA<sub>3</sub> ve KAR1'in her ikisi de üç Asteraceae türünün (*A. tomentosus*, *P. canescens* ve *Myriocephalus guerinae* F.Muell.) çimlenmesini uyardığı ve bir sıcaklık aralığında karanlık koşullarda çimlenmeyi arttırdığı gözlenmiştir [31]. DS ve GA, marulda ve *N. attenuata* tohumunda çimlenmeyi teşvik etmek için sinerjik olarak hareket etmektedir [9, 30]. Hem DS ve KAR'lar hem de GA birçok türde tohum çimlenmesini uyarma yeteneğine sahip olsa da bu sinyaller arasındaki ilişki büyük ölçüde birbirleri ile bağıntılı kanıtlar sunduğu düşünülmektedir. DS-KAR'lar ve GA arasındaki sinerjistik etkileşimler, doğrudan bir etkileşim yerine birbiriyle bağımsız pozitif çimlenme sinyalinin toplamını yansıttığı düşünülmektedir [35]. Bitkiler tarafından doğal olarak sentezlenen Indol-3-asetik asit (IAA) yan kök oluşumunda, yaprak ve meyve dökülmesinin engellenmesinde, apikal dominanside ve fototropizmada görev almaktadır [36]. KAR'lar ayrıca GA ve ABA etkileşiminin yanı sıra IAA ile etkileşime girerek gölgeden kaçınma sırasında bitki tepkilerini de düzenlemektedir. Bu nedenle, KAR'lar bir fitohormon olarak sınıflandırılmamasına rağmen, yukarıda belirtilen fizyolojik süreçler sırasında geleneksel bitki hormonları arasında ilginç etkileşimler sergilemektedir [37].

#### 5. KARRİKİNLERİN SİNYAL YOLAKLARI

Tohum çimlenmesi, dormansi veya hormon homeostazi ve duyarlılığı bakımından KAR'a duyarlı mutantları, duyarlı olmayan diğer mutantlardan ayırmak önemlidir. Bunu başarmak için, KAR'a yanıt veren birden fazla mekanizmayı değerlendirmek gerekmektedir. SL hormonunun sürgün dallanması için MAX2 gerektirdiği daha önceki çalışmalar ile kanıtlanmıştır. Ancak rapor edilen son çalışmalar ile KAR'ların aynı gen ile yanıt vermesi bitki hormonlarının SL familyasına bağlı olduğunun bir kanıtı niteliğinde olmuştur. MAX2, kara bitkileri arasında yüksek oranda korunan bir F-box proteinini kodlamaktadır, bu da SL veya KAR yanıtlarına aracılık etmede korunmuş bir rolü olabileceğini düşündürmektedir. F-box proteinleri, SCF'nin (Skp, Cullin, F-box içeren) E3 ubiquitin ligaz kompleksinin poliübikitinasyon ve bozunma için spesifik protein substratlarını hedefleyen adaptör bileşenleridir [38-39]. MAX2, esas olarak fide morfolojisiyle ve fotomorfogenez ile ilgilidir. Farklı dalga boylarındaki ışık altında ışığa bağımlı hipokotil ve kotiledon büyümesinin düzenleyicisi olarak görev yapmaktadır [40]. MAX2 mutantları, KAR'lara olduğu kadar SL'lere de duyarlı olsa da bitkiler ikisini birbirinden ayırabilmektedir [38]. SL'lerin ve KAR'ların tanınmasına yakından ilişkili  $\alpha/\beta$ -hidrolazlar, SL'ler için Arabidopsis DWARF14 (*AtD14*) ve KAR'lar için Karrikin Insensitive 2 (*KAI2*) aracılık etmektedir [39] (Şekil 2).



**Şekil 1.** Karrikin ve strigolaktonun sinyal yolağı

*KAI2*, *MAX2*'ye benzer şekilde, bitkilerin evriminde yüksek oranda korunan genlerden birisidir. *KAI2*, yeşil algler, ciğerotu veya yosunlar gibi bitkilerin en ilkel biçimlerini içeren farklı filogenetik taksonlarda bulunmaktadır [41]. Bitkilerin KAR'lara veya SL'lara tepkileri, *MAX2* baskılayıcı (Suppressor of *MAX2*-*SMAX*) familyasından represörlerin parçalanmasından kaynaklanmaktadır. Bu bozulma, sırasıyla SL'ler ve KAR'lar için *MAX2*'nin *AtD14* ve *KAI2* ile etkileşiminden kaynaklanmaktadır [42]. Bitkinin SL'lere tepkisine *SMAX1*-Like 6 (*SMXL6*), *SMXL7* ve *SMXL8*'in bozulması aracılık ederken, KAR'lara tepki *MAX2* 1 baskılayıcı (Suppressor of *MAX2* 1 (*SMAX1*)) ve *SMXL2* bozulmasının bir sonucudur [43]. *SMAX1* bozulmasının *MAX2* ve *KAI2*'nin varlığına bağlı olduğu yakın zamanda kanıtlanmıştır. Bu nedenle, en olası KAR sinyalleme modeli, *KAI2* tarafından KAR'ların algılanmasıyla başlamaktadır. Ardından *KAI2*'nin *MAX2* ile birleşmesi, bu da *SMAX1*'in poliübikleşmesine ve ardından 26S proteazom aracılı bozulmaya yol açmaktadır [44]. *SMAX1*/*SMXL2* bozulmasının birçoğu ışık ile ilgili, baskılama anlatımından birkaç transkripsiyonel faktör salmaktadır. Serbest bırakılan transkripsiyonel faktörler daha sonra tohumların veya bitkilerin KAR'lara fizyolojik ve morfolojik tepkilerine neden olan genlerin anlatımına aracılık etmektedir [38,43].

## 6. DUMAN SUYU VE KARRİKİNİN BİTKİLER ÜZERİNE ETKİLERİ

### 6.1. Çimlenmeyi, Fide, Sürgün ve Kök Gelişimini Uyarır

Yapılan bir çalışmada, saf KAR1 ve DS *Solanum orbiculatum* ve *Brassica tournefortii* türlerinin tohumlarının çimlenmesi üzerindeki etkileri belirlenmiştir. Her iki tür de KAR1'e duyarlıdır ve 0,67 µM KAR1 çözeltisine ekildiğinde kontrole kıyasla %100 çimlenme göstermişlerdir. İçerisinde KAR1 konsantrasyonu bol olan çözeltilere *S. orbiculatum* tohumları ekildiğinde kontrole kıyasla %82 oranında çimlenme olduğu gözlenmiştir. Fakat konsantrasyon su ile seyreltikçe çimlenen tohum oranı %50'nin altına düştüğü gözlenmiştir. Ancak, çözeltilerdeki KAR1 bolluğu tohum çimlenmesini garanti etmemiştir. *B. tournefortii* türünün tohumlarının dormant durumu, yüksek KAR1 konsantrasyonu ile kırılmamışken, *S. orbiculatum* tohumlarının dormant durumu, yüksek KAR1 konsantrasyonu ile başarılı bir şekilde çimlenmiştir. Ancak daha da yüksek KAR1 konsantrasyonu içeren çözeltide *S. orbiculatum* tohumlarında çimlenme gözlenmemiştir. Buna karşılık, elde edilen DS çimlenmeyi neredeyse sentetik karrikinolid kadar etkili bir şekilde uyardığı gözlenmiştir (*S. orbiculatum* için %91'e ve *B. tournefortii* için %96'ya kadar). 1:100'den 1:2000'e kadar seyreltmeler %68 ve daha fazla oranlarda çimlenmeyi sağladığı gözlenmiştir. Yine aynı çalışmada, *Lycopersicon esculentum* Mill. tohumlarının çimlenmesi yüksek KAR1



konsantrasyonunda yavaşken, *Lactuca sativa* L. tohumlarının çimlenmesi konsantrasyon farklılığından etkilenmediği belirtilmiştir. Ayrıca, *Lycopersicon esculentum* bitkisinin boyutu genellikle orta düzeydeki KAR1 konsantrasyonu için (%2,5 ve %10 KAR1 uygulama oranı) azami zirveye çıkmış ve daha sonra daha yüksek dozlarda düşerek sürgünler bodur ve küçük hale geldiği gözlenmiştir. *Lactuca sativa* ise bitkiler genellikle KAR1 dozu arttıkça daha da büyümüş, böylece en uzun bitkiler en yüksek dozda büyüdüğü gözlenmiştir. Bununla birlikte, KAR1'in kök tepkisi her iki tür için de benzer olmuştur ve kökler genellikle yüksek konsantrasyonda kısaldığı gözlenmiştir (%50 KAR1). Bu farklılığın sebebinin nedeni yakılan materyale ve içeriğindeki KAR1 konsantrasyonu ile ilişkilendirilmiştir. Bu nedenle, türlerdeki fenotipik değişikliklerin yakılan materyaldeki kimyasal uyarıcılara (KAR1 gibi) ve inhibitörlere (ağır metaller gibi) karşı duyarlılığından kaynaklandığı varsayılmaktadır [45]. Yapılan bir çalışmada, domates, bamya, fasulye ve mısır tohumlarına DS uygulanarak sürgün, kök ve fide gelişim oranları üzerine etkileri incelenmiştir [46]. DS'nin kontrole kıyasla tüm tohumların hem kök hem de sürgün uzunluklarını artırarak fide büyümesini önemli ölçüde arttırdığı tespit edilmiştir. Bu artışlara bakılarak DS'nin hücre uzamasını ve bölünmesini uyardığı düşünülmektedir. Isı şoku, DS, azotlu bileşikler (potasyum nitrat), GA<sub>3</sub>, KAR1 ve mandelonitril (MAN)'in tohum çimlenmesi üzerine etkileri çalışmalarda karşılaştırılmıştır. *Chaenorhinum rubrifolium* (Robill. & Cast. ex Lam. & DC.) Fourr. tohumlarındaki dormansi hali, ışık koşulları altında DS ve nitrat ile kısmen kırıldığı, KAR1 ve MAN çimlenmeyi uyardığı, en yüksek çimlenmenin ışık varlığında KAR1 ile olduğu ve ayrıca ısı şoku + DS ve KAR1 + MAN kombinasyonları ışık koşullarında çimlenme üzerinde pozitif sinerjik etkilere sahip olduğu tespit edilmiştir [47]. Çalışmalarda DS çözeltisi çimlenme yüzdesi bakımından yüksek oranda korelasyon gösterirken, bu oran türden türe ve kullanılan DS konsantrasyonuna göre farklılık gösterdiği sonucuna varılmıştır [48-49].

## 6.2. Abiyotik Stres Durumunda Toleransı Arttırır

KAR'lar, oksidatif stres, kuraklık, tuzluluk, yüksek sıcaklık ve düşük ışık yoğunlukları gibi farklı abiyotik faktör kombinasyonlarına karşı koruma sağlamak için bitki sistemleri tarafından görevlendirilirler. Tohum çimlenmesini desteklemede KAR1, GA<sub>3</sub> ve hidrojen peroksit (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) arasındaki olası karşılıklı ilişki *Avena fatua* L. bitkisinde yapılan çalışmada rapor edilmiştir [50]. Çalışmada KAR1 ve GA<sub>3</sub>, hücre içinde oluşan H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> ve ABA içeriğini azalttığı belirlenmiştir. Bununla birlikte KAR1, *A. fatua* karyops embriyolarında süperoksit dismutaz (SOD) ve katalaz (CAT) gibi antioksidatif enzimlerin aktivitelerini de uyarmıştır. KAR, askorbat ve dehidroaskorbat içeriğini artırarak (Reactive oxygen species (ROS)) temizleme döngüsünü doğrudan düzenlemektedir. Bu daha çok başlangıç materyali moleküllerini beslediğinden AsA-GSH döngüsünü yeniden onarmaktadır ve askorbat peroksidaz (APX) ve glutatyon redüktaz (GR) aktiviteleri de artmaktadır. Böylece, fazla H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> temizlenmektedir ve hücre içindeki indirgenmiş oksitlenmiş glutatyon oranı (GSH:GSSG) geri yüklenmektedir [51].

Kuraklık, dünya çapında şiddetli mahsul kayıplarına neden olan en yaygın abiyotik stres türüdür. Toprak suyu eksikliği çimlenmeyi ciddi şekilde sınırlar ve ekinlerin ve diğer bitkilerin yaşam döngüsünü etkiler [52]. Eksojen KAR1 uygulamasının stres iyileştirici rolleri ilk olarak şifalı *Trachyspermum copticum* L., *Foeniculum vulgare* Mill., Gard. Dict. ve *Cuminum cyminum* L. bitkilerinde rapor edilmiştir. KAR1'in 10 µM'lik uyarıcı bir konsantrasyonda uygulanması, kuraklığa maruz kalan üç tür arasında *T. copticum* fidelerinde çimlenme oranını, çimlenme indeksini, fide canlılığını ve kökçük uzunluğunu maksimum düzeyde arttırdığı gözlenmiştir. Sürgün uzunluğundaki en yüksek gelişme, KAR1 ile muamele edilen *F. vulgare* bitkilerinde gözlenmiştir [53]. Bu toleransın mekanizması ilk olarak KAR1'in lipid peroksidasyon hızını ve oksidatif enzimlerin aktivitelerini azaltmasına bağlanmıştır. KAR1 ayrıca amilaz aktivitesini indükleyerek kotiledonlardan veya endospermden nişasta birikimini harekete geçirdiği düşünülmektedir. Başka bir çalışmada, bitkilerin kuraklık stresine verdiği tepkiler sırasında *KAI2* reseptörünün dahil olduğu vurgulanmıştır. *KAI2*'nin Arabidopsis mutantlarının, su eksikliği olan koşullara aşırı duyarlı olduğu gözlenmiştir. Bu mutantlar, kontrolsüz su kaybıyla sonuçlanan ABA'ya karşı aşırı hassaslık nedeniyle genişlemiş stoma açıklığı sergiledikleri gözlenmiştir. Sonuçlar *KAI2*'nin ABA katabolizmasını indüklediği ve aynı anda ABA aracılı tepkileri desteklediğini göstermektedir [54].

Gölge altında bitki büyümesi, düşük ışık yoğunluğu stresinin en yaygın türüdür. Alt bitki örtüsüne ulaşan kırmızı/uzak kırmızı ışık oranı ve yoğunluğu, mevcut üst bitki örtüsü nedeniyle azalmaktadır. Bu, tohum çimlenmesini, gelişimini ve fide büyümesini etkilemektedir. Gölgede yetişen bitkilerin hem abiyotik hem

de biyotik streslere karşı daha düşük direnç gösterdiği bildirilmektedir [55]. KAR'lar son zamanlarda, klorofil içeriğini artırarak ve hipokotilleri uzatarak bitkilerde gölgeden kaçınma sendromunu azaltabilen eksojen molekül grubu olarak sınıflandırılmıştır [23].

Abiyotik stres faktörlerinden tuzluluk, ekili araziler için en büyük ikinci tehdittir ve dünya çapında mahsul veriminin %20'sini azalttığı bildirilmiştir [56]. Tuz stresi, pirinç, fasulye, mısır ve domates çeşitleri gibi birçok mahsul türlerinde çimlenmeyi ve çimlenme sonrası büyümeyi azaltmaktadır [56-58]. Yapılan çalışmalara göre DS, toplam flavonoid içeriğinin artması, uyarılmış toplam flavonoid içeriği, flavonoidler ve fenolikler gibi ikincil metabolitlerin artması, kalsiyum (Ca<sup>++</sup>) ve potasyum (K<sup>+</sup>) iyon seviyelerinin artması ve sodyum (Na<sup>+</sup>) iyon seviyelerinin azalması gibi mahsullerin fizyolojik yönlerini etkilemektedir. Ayrıca domates, muz ve *Aloe vera* (L.) Burm.f. gibi bitki türlerinde toplam nitrojeni, toplam çözünür proteini ve antioksidan aktivitelerini arttırmaktadır [59]. Tuz stresi elektrolit sızıntısını, prolin içeriğini, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> üretimini ve MDA birikimini arttıran abiyotik stres faktörlerindedir. Yapılan çalışmalar sonucunda tuz stresi altındaki bitkilere DS ya da KAR uygulamalarının, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> üretimini ve MDA (malondialdehit) birikimini azalttığı, prolin birikimini ise daha çok arttırdığını göstermektedir [60-63]. Yapılan bir çalışmada, DS'nin morfolojik, fizyolojik ve biyokimyasal olarak, bitki büyümesi ve stres tepkilerindeki çeşitli rolleri ayrıntılı olarak ortaya çıkarılmıştır [64]. DS'de ön işleme maruz kalmış tuz stresi altındaki mısır tohumlarında, tohum çimlenmesini ve fide büyümesini iyileştirdiği gösterilmiştir [65]. KAR, *Sapium sabiforum* (L.) Roxb. türünde çimlenmeyi ve çimlenme sonrası büyümeyi artırarak tuz ve ozmotik stres toleransı gösterdiği yapılan çalışma sonucunda gösterilmiştir. Tuz stresi altında *Sapium sabiforum* bitkisinde, KAR'lar tarafından *SOS1*, *WRKY33*, *DREB2* ve *EFR5* genlerinin uyarılmasıyla fide büyümesi geliştirilmiştir [66].

## 7. SONUÇ VE ÖNERİLER (CONCLUSION AND RECOMMENDATIONS)

KAR'lar, orman yangınlarından ve atmosferik yağış döneminden sonra toprağa gömülü dormant tohumların çimlenmesini destekleyen dumandan türetilen bileşiklerdir. Bunlar, abiyotik stres toleransı ile tohum ve fide oluşumunu teşvik etmek için orman yangınları tarafından üretilen benzersiz moleküllerdir. Son birkaç yıldan bu yana, KAR biyosentezinin ekosistem topluluklarının çeşitlendirilmesindeki rolleri üzerindeki kodlarının çözülmesinde önemli ilerleme kaydedilmiştir. KAR'lar, tamamen tohum çimlenmesini düzenleyen ABA, GA, IAA ve etilen gibi önemli fitohormonlarla yakından ilişkili olduğu düşünülmektedir. İlginç bir şekilde, KAR'ların, *KAI2* reseptörü yoluyla stoma kapanması gibi ABA'ya bağlı tepkileri uyardığı yapılan çalışmalar ile gösterilmiştir. Eşzamanlı olarak KAR, tohum çimlenmesini türe özgü bir şekilde hızlandırmak için ABA biyosentezini baskılamaktadır. ROS çimlenmeyi engellemesine rağmen, KAR antioksidan mekanizmayı aktive ederek ve hücre içinde oksidatif homeostazı korumaktadır. KAR ayrıca, IAA biyosentezini aşağı doğru düzenleyerek gölge stresi sırasında düşük ışık yoğunluğuna karşı tolerans sağlamaktadır.

KAR'lar için reseptörleri belirlemek, bunların tam sinyal iletim yollarını tanımlamak ve bitkilerde diğer sinyal sistemleri ile nasıl birlikte çalıştığına dair kanıtları belirlemek bu mekanizmayı çözmede acil gerekli bir durumdur. Dumandaki çeşitli bitki büyümesini düzenleyici bileşiklerin tanımlanması, yangının doğal ve yönetilen ekosistemler üzerindeki olası etkilerinin yanı sıra daha sonraki araştırmalarda kullanılacak güçlü kimyasal araçları daha iyi anlamamızı sağlar. Standart tarım uygulamalarının bir parçası olarak ekin artıklarını yakmanın ve yangın bariyeri oluşturmak veya yakıt birikimini yönetmek için kontrollü yakmanın sonuçlarını daha iyi anlamamız gerekmektedir. Ayrıca, küresel ısınma ve yağıştaki değişikliklerin orman yangınlarının sıklığını artıracığı tahmin edilmektedir. KAR'lar ve siyanohidrinler potansiyel olarak arazi ıslahı, bitki koruma ve yabancı ot kontrolü için yönetim araçları olarak kullanılabilirler. Tüm bu uygulamalar, bu büyüme düzenleyicilerinin çevresel geleceği ve etki biçimlerinin daha net bir şekilde anlaşılmasında fayda sağlayacaktır. Örneğin toprakta ne kadar kararlı olduklarını, bitkiler ve mikroorganizmalar tarafından metabolize edilip edilmediklerini ve diğer organizmaları nasıl etkilediklerini bilmemiz son derece gereklilik arz etmektedir. Bunun için KAR ve DS'nin mekanizmasını daha ayrıntılı bir şekilde anlamak için büyük ölçekli laboratuvar ve arazi çalışmalarının yapılması gerekmektedir.



**KAYNAKLAR (REFERENCES)**

- [1] Scott, A. C., & Glasspool, I. J. (2006). The diversification of Paleozoic fire systems and fluctuations in atmospheric oxygen concentration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(29), 10861-10865. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604090103>
- [2] Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2009). A burning story: The role of fire in the history of life. *BioScience*, 59(7), 593-601. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.7.10>
- [3] Bradshaw, S. D., Dixon, K. W., Hopper, S. D., Lambers, H., & Turner, S. R. (2011). Little evidence for fire-adapted plant traits in Mediterranean climate regions. *Trends in Plant Science*, 16(2), 69-76. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.10.007>
- [4] Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J., & Bradstock, R. A. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, 16(8), 406-411. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.04.002>
- [5] Dixon, K. W., Merritt, D. J., Flematti, G. R., & Ghisalberti, E. L. (2009). Karrikinolide-A phytoactive compound derived from smoke with applications in horticulture, ecological restoration and agriculture. *Acta Horticulturae*, 813(October 2015), 155-170. <https://doi.org/10.17660/actahortic.2009.813.20>
- [6] Light, M. E., Daws, M. I., & Van Staden, J. (2009). Smoke-derived butenolide: Towards understanding its biological effects. *South African Journal of Botany*, 75(1), 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2008.10.004>
- [7] Baldwin, I. T., Staszak-Kozinski, L., & Davidson, R. (1994). Up in smoke: I. Smoke-derived germination cues for postfire annual, *Nicotiana attenuata* Torr. Ex. Watson. *Journal of Chemical Ecology*, 20(9), 2345-2371. <https://doi.org/10.1007/BF02033207>
- [8] Baxter, B. J. M., Van Staden, J., Granger, J. E., & Brown, N. A. C. (1994). Plant-derived smoke and smoke extracts stimulate seed germination of the fire-climax grass *Themeda triandra*. *Environmental and Experimental Botany*, 34(2), 217-223. [https://doi.org/10.1016/0098-8472\(94\)90042-6](https://doi.org/10.1016/0098-8472(94)90042-6)
- [9] Van Staden, J., Jager, A., & Strydom, A. (1995). Interaction between a plant-derived smoke extract, light and phytohormones on the germination of light-sensitive lettuce seeds. *Plant Growth Regulation*, 17, 213-218.
- [10] Wicklow, D. T. (1977). Germination Response in *Emmenanthe penduliflora* (Hydrophyllaceae). *Ecology*, 58(1), 201-205.
- [11] Keeley, J.E., Morton, B. A., Pedrosa, A., & Trotter, P. (1985). Role of Allelopathy, Heat and Charred Wood in the Germination of Chaparral Herbs and Suffrutescents. *Journal of Ecology*, 73(2), 445-458.
- [12] Keeley, S. C., & Pizzorno, M. (1986). Charred Wood Stimulated Germination of Two Fire-Following Herbs of the California Chaparral and the Role of Hemicellulose. *American Journal of Botany*, 73(9), 1289-1297. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb10870.x>
- [13] Chiwocha, S. D. S., Dixon, K. W., Flematti, G. R., Ghisalberti, E. L., Merritt, D. J., Nelson, D. C., Riseborough, J. A. M., Smith, S. M., Stevens, J. C. (2009). Karrikins: A new family of plant growth regulators in smoke. *Plant Science*, 177(4), 252-256. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2009.06.007>
- [14] De Lange, J. H., & Boucher, C. (1990). Autecological studies on *Audouinia capitata* (Bruniaceae). I. Plant-derived smoke as a seed germination cue. *South African Journal of Botany*, 56(6), 700-703. [https://doi.org/10.1016/s0254-6299\(16\)31009-2](https://doi.org/10.1016/s0254-6299(16)31009-2)
- [15] Jäger, A. K., Light, M. E., & Van Staden, J. (1996). Effects of source of plant material and temperature on the production of smoke extracts that promote germination of light-sensitive lettuce seeds.

- Environmental and Experimental Botany, 36(4), 421–429. [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(96\)01024-6](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(96)01024-6)
- [16] Flematti, G. R., Ghisalberti, E. L., Dixon, K. W., & Trengove, R. D. (2004). A compound from smoke that promotes seed germination. *Science*, 305, 977. <https://doi.org/10.1126/science.1099944>
- [17] Nelson, D. C., Flematti, G. R., Ghisalberti, E. L., Dixon, K. W., & Smith, S. M. (2012). Regulation of seed germination and seedling growth by chemical signals from burning vegetation. *Annual Review of Plant Biology*, 63, 107–130. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105545>
- [18] Van Staden, J., Brown, N. A. C., Jäger, A. K., & Johnson, T. A. (2000). Smoke as a germination cue. *Plant Species Biology*, 15(2), 167–178. <https://doi.org/10.1046/j.1442-1984.2000.00037.x>
- [19] Flematti, G. R., Scaffidi, A., Dixon, K. W., Smith, S. M., & Ghisalberti, E. L. (2011). Production of the seed germination stimulant karrikinolide from combustion of simple carbohydrates. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 59(4), 1195–1198. <https://doi.org/10.1021/jf1041728>
- [20] Flematti, G. R., Ghisalberti, E. L., Dixon, K. W., & Trengove, R. D. (2009). Identification of alkyl substituted 2H-furo[2,3-c]pyran-2-ones as germination stimulants present in smoke. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 57(20), 9475–9480. <https://doi.org/10.1021/jf9028128>
- [21] Flematti, G. R., Goddard-Borger, E. D., Merritt, D. J., Ghisalberti, E. L., Dixon, K. W., & Trengove, R. D. (2007). Preparation of 2H-furo[2,3-c]pyran-2-one derivatives and evaluation of their germination-promoting activity. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55(6), 2189–2194. <https://doi.org/10.1021/jf0633241>
- [22] Sun, K., Chen, Y., Wagerle, T., Linnstaedt, D., Currie, M., Chmura, P., & Xu, M. (2008). Synthesis of butenolides as seed germination stimulants. *Tetrahedron Letters*, 49(18), 2922–2925. <https://doi.org/10.1016/j.tetlet.2008.03.024>
- [23] Nelson, D. C., Flematti, G. R., Riseborough, J. A., Ghisalberti, E. L., Dixon, K. W., & Smith, S. M. (2010). Karrikins enhance light responses during germination and seedling development in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(15), 7095–7100. <https://doi.org/10.1073/pnas.0911635107>
- [24] Nelson, D. C., Riseborough, J. A., Flematti, G. R., Stevens, J., Ghisalberti, E. L., Dixon, K. W., & Smith, S. M. (2009). Karrikins discovered in smoke trigger arabidopsis seed germination by a mechanism requiring gibberellic acid synthesis and light. *Plant Physiology*, 149(2), 863–873. <https://doi.org/10.1104/pp.108.131516>
- [25] Flematti, G. R., Ghisalberti, E. L., Dixon, K. W., & Trengove, R. D. (2005). Synthesis of the seed germination stimulant 3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one. *Tetrahedron Letters*, 46(34), 5719–5721. <https://doi.org/10.1016/j.tetlet.2005.06.077>
- [26] De Cuyper, C., Struk, S., Braem, L., Gevaert, K., De Jaeger, G., & Goormachtig, S. (2017). Strigolactones, karrikins and beyond. *Plant Cell and Environment*, 40(9), 1691–1703. <https://doi.org/10.1111/pce.12996>
- [27] Light, M. E., Gardner, M. J., Jäger, A. K., & Van Staden, J. (2002). Dual regulation of seed germination by smoke solutions. *Plant Growth Regulation*, 37(2), 135–141. <https://doi.org/10.1023/A:1020536711989>
- [28] Light, M. E., Burger, B. V., Staerk, D., Kohout, L., & Van Staden, J. (2010). Butenolides from plant-derived smoke: natural plant-growth regulators with antagonistic actions on seed germination. *Journal of Natural Products*, 73(2), 267–269. <https://doi.org/10.1021/np900630w>

- [29] Van Staden, J., Jäger, A. K., Light, M. E., & Burger, B. V. (2004). Isolation of the major germination cue from plant-derived smoke. *South African Journal of Botany*, 70(4), 654–659. [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30206-4](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30206-4)
- [30] Schwachtje, J., & Baldwin, I. T. (2004). Smoke exposure alters endogenous gibberellin and abscisic acid pools and gibberellin sensitivity while eliciting germination in the post-fire annual, *Nicotiana attenuata*. *Seed Science Research*, 14(1), 51–60. <https://doi.org/10.1079/ssr2003154>
- [31] Merritt, D. J., Kristiansen, M., Flematti, G. R., Turner, S. R., Ghisalberti, E. L., Trengove, R. D., & Dixon, K. W. (2006). Effects of a butenolide present in smoke on light-mediated germination of Australian Asteraceae. *Seed Science Research*, 16(1), 29–35. <https://doi.org/10.1079/ssr2005232>
- [32] Daws, M., Davies, J., Pritchard, H., N.A.C. B., & Van Staden, J. (2007). Butenolide from plant-derived smoke enhances germination and seedling growth of arable weeds species. *Plant Growth Regulation*, 51, 73–82.
- [33] Stevens, J., Merritt, D., Flematti, G., Ghisalberti, E., & Dixon, K. (2007). Seed germination of agricultural weeds is promoted by the butenolide 3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one under laboratory and field conditions. *Plant Soil*, 298, 113–24.
- [34] Bewley, J. (1997). Seed germination and dormancy. *Plant Cell*, 9, 1055–1066.
- [35] Grossmann, K. (1990). Plant growth retardants as tools in physiological research. *Physiologia Plantarum*, 78, 640–648.
- [36] Kumlay, A. M., & Eryiğit, T. (2011). Bitkilerde Büyüme ve Gelişmeyi Düzenleyici Maddeler: Bitki Hormonları. *Iğdır Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Dergisi Iğdır*, 1(2), 47–56.
- [37] Flematti, G. R., Dixon, K. W., & Smith, S. M. (2015). What are karrikins and how were they “discovered” by plants? *BMC Biology*, 13(1), 1–7. <https://doi.org/10.1186/s12915-015-0219-0>
- [38] Nelson, D. C., Scaffidi, A., Dun, E. A., Waters, M. T., Flematti, G. R., Dixon, K. W., Christine, A., B., Emilio L. G., & 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 of the United States of America*, 108(21), 8897–8902. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100987108>
- [39] Waters, M. T., Smith, S. M., & Nelson, D. C. (2011). Smoke signals and seed dormancy: Where next for MAX2? *Plant Signaling and Behavior*, 6(9), 1418–1422. <https://doi.org/10.4161/psb.6.9.17303>
- [40] Shen, H., Luong, P., & Huq, E. (2007). The F-box protein MAX2 functions as a positive regulator of photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 145(4), 1471–1483. <https://doi.org/10.1104/pp.107.107227>
- [41] Bythell-Douglas, R., Rothfels, C. J., Stevenson, D. W. D., Graham, S. W., Wong, G. K. S., Nelson, D. C., & Bennett, T. (2017). Evolution of strigolactone receptors by gradual neo-functionalization of KAI2 paralogues. *BMC Biology*, 15(1), 1–21. <https://doi.org/10.1186/s12915-017-0397-z>
- [42] Waters, M. T., Scaffidi, A., Sun, Y. K., Flematti, G. R., & Smith, S. M. (2014). The karrikin response system of *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 79(4), 623–631. <https://doi.org/10.1111/tpj.12430>
- [43] Stanga, J. P., Smith, S. M., Briggs, W. R., & Nelson, D. C. (2013). Suppressor of more axillary growth2 1 controls seed germination and seedling development in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 163(1), 318–330. <https://doi.org/10.1104/pp.113.221259>
- [44] Khosla, A., Morffy, N., Li, Q., Faure, L., Chang, S. H., Yao, J., & Nelson, D. C. (2020). Structure–Function analysis of SMAX1 reveals domains that mediate its karrikin-induced proteolysis and interaction with the receptor KAI2. *Plant Cell*, 32(8), 2639–2659. <https://doi.org/10.1105/tpc.19.00752>

- [45] Kochanek, J., Long, R. L., Lisle, A. T., & Flematti, G. R. (2016). Karrikins identified in biochars indicate post-fire chemical cues can influence community diversity and plant development. *PLoS ONE*, 11(8), 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161234>
- [46] Van Staden, J., Sparg, S. G., Kulkarni, M. G., & Light, M. E. (2006). Post-germination effects of the smoke-derived compound 3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one, and its potential as a preconditioning agent. *Field Crops Research*, 98(2–3), 98–105. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.12.007>
- [47] Tavşanoğlu, C., Ergan, G., Catav, S. S., Zare, G., Küçükakyüz, K., & Özüdoğru, B. (2017). Multiple fire-related cues stimulate germination in *Chaenorhinum rubrifolium* (Plantaginaceae), a rare annual in the Mediterranean Basin. *Seed Science Research*, 27(1), 26–38. <https://doi.org/10.1017/S0960258516000283>
- [48] Çatav, Ş. S., Bekar, I., Ateş, B. S., Ergan, G., Oymak, F., Ülker, E. D., & Tavşanoğlu, Ç. (2012). Germination response of five eastern Mediterranean woody species to smoke solutions derived from various plants. *Turkish Journal of Botany*, 36(5), 480–487. <https://doi.org/10.3906/bot-1111-12>
- [49] Çatav, Ş. S., Küçükakyüz, K., Akbaş, K., & Tavşanoğlu, Ç. (2014). Smoke-enhanced seed germination in Mediterranean Lamiaceae. *Seed Science Research*, 24(3), 257–264. <https://doi.org/10.1017/S0960258514000142>
- [49] Kazancı, D. D. (2014). Akdeniz Bitkilerinin Yangın Sonrası Çimlenme Özelliklerinin Belirlenmesi, Yüksek Lisans Tezi, Hacettepe Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, Ankara.
- [50] Kępczyński, J. (2018). Induction of agricultural weed seed germination by smoke and smoke-derived karrikin (KAR1), with a particular reference to *Avena fatua* L. *Acta Physiologiae Plantarum*, 40(5). <https://doi.org/10.1007/s11738-018-2663-2>
- [51] Cembrowska-Lech, D., & Kępczyński, J. (2016). Gibberellin-like effects of KAR1 on dormancy release of *Avena fatua* caryopses include participation of non-enzymatic antioxidants and cell cycle activation in embryos. *Planta*, 243(2), 531–548. <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2422-1>
- [52] Banerjee, A., & Roychoudhury, A. (2015). WRKY proteins: Signaling and regulation of expression during abiotic stress responses. *Scientific World Journal*, 2015, 17. <https://doi.org/10.1155/2015/807560>
- [53] 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. <https://doi.org/10.22099/iar.2016.3780>
- [54] Li, W., Nguyen, K. H., Chu, H. D., Ha, C. Van, Watanabe, Y., Osakabe, Y., & Tran, L. S. P. (2017). The karrikin receptor KAI2 promotes drought resistance in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genetics*, 13(11), 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007076>
- [55] Casal, J. J. (2013). Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. *Annual Review of Plant Biology*, 64, 403–427. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120221>
- [56] Chen, J., Xu, W., Velten, J., Xin, Z., & Stout, J. (2012). Characterization of maize inbred lines for drought and heat tolerance. *Journal of Soil and Water Conservation*, 67(5), 354–364. <https://doi.org/10.2489/jswc.67.5.354>
- [57] Bayuelo-Jiménez, J. S., Craig, R., & Lynch, J. P. (2002). Salinity tolerance of *Phaseolus* species during germination and early seedling growth. *Crop Science*, 42(5), 1584–1594. <https://doi.org/10.2135/cropsci2002.1584>
- [58] Jain, N., & Van Staden, J. (2007). The potential of the smoke-derived compound 3-methyl-2H-furo[2,3-c]pyran-2-one as a priming agent for tomato seeds. *Seed Science Research*, 17(3), 175–181. <https://doi.org/10.1017/S0960258507785896>

- [59] Aremu, A. O., Bairu, M. W., Finnie, J. F., & van Staden, J. (2012). Stimulatory role of smoke-water and karrikinolide on the photosynthetic pigment and phenolic contents of micropropagated “Williams” bananas. *Plant Growth Regulation*, 67(3), 271–279. <https://doi.org/10.1007/s10725-012-9685-3>
- [60] Sharifi, P., & Shirani Bidabadi, S. (2020). Protection against salinity stress in black cumin involves karrikin and calcium by improving gas exchange attributes, ascorbate–glutathione cycle and fatty acid compositions. *SN Applied Sciences*, 2(12), 1–14. <https://doi.org/10.1007/s42452-020-03843-3>
- [61] Çatav, Ş. S., Surgun-Acar, Y., & Zemheri-Navruz, F. (2021). Physiological, biochemical, and molecular responses of wheat seedlings to salinity and plant-derived smoke. *South African Journal of Botany*, 139, 148–157. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2021.02.011>
- [63] Hayat, N., Afroz, N., Rehman, S., Bukhari, S. H., Iqbal, K., Khatoon, A., & Nawaz, G. (2022). Plant-derived smoke ameliorates salt stress in wheat by enhancing expressions of stress-responsive genes and antioxidant enzymatic activity. *Agronomy*, 12(1). <https://doi.org/10.3390/agronomy12010028>
- [64] Khatoon, A., Ur R. S., Aslam, M. M., Jamil, M., & Komatsu, S. (2020). Plant-derived smoke affects biochemical mechanism on plant growth and seed germination. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(20), 1–23. <https://doi.org/10.3390/ijms21207760>
- [65] Jamil, M., Kanwal, M., Aslam, M. M., Khan, S. U., Malook, I., Tu, J., & Rehman, S. (2014). Effect of plant-derived smoke priming on physiological and biochemical characteristics of rice under salt stress condition. *Australian Journal of Crop Science*, 8(2), 159–170.
- [66] Shah, F. A., Wei, X., Wang, Q., Liu, W., Wang, D., Yao, Y., & Wu, L. (2020). Karrikin Improves Osmotic and Salt Stress Tolerance via the Regulation of the Redox Homeostasis in the Oil Plant *Sapium sebiferum*. *Frontiers in Plant Science*, 11(March), 1–14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00216>