



Strigalaktan Uygulamalarının Bitkilerde Abiyotik Stres Şartlarına Toleransı Artırmadaki Etkileri

Araştırma Makalesi/Research Article

Atf İçin: Yüce, M., Yıldırım, E. (2024). Strigalaktan Uygulamalarının Bitkilerde Abiyotik Stres Şartlarına Toleransı Artırmadaki Etkileri. Erciyes Tarım ve Hayvan Bilimleri Dergisi, 7(2): 71-85

To Cite: Yüce, M., Yıldırım, E. (2024). Effects of Strigalactone Applications on Increasing Tolerance to Abiotic Stress Conditions in Plants. Journal of Erciyes Agriculture and Animal Science, 7(2): 71-85

Merve YÜCE^{1*}, Ertan YILDIRIM¹

¹Atatürk University, Faculty of Agriculture, Department of Horticulture, Erzurum, Türkiye

**sorumlu yazar:* merve.yuce@atauni.edu.tr

Merve YÜCE, ORCID No: 0000-0002-0113-7071, Ertan YILDIRIM, ORCID No: 0000-0003-3369-0645

Yayın Bilgisi

Geliş Tarihi: 18.09.2024

Revizyon Tarihi: 03.10.2024

Kabul Tarihi: 07.10.2024

doi: 10.55257/ethabd.1552107

Anahtar Kelimeler

Abiyotik stres, Strigalaktan, Tolerans, Verim

Keywords

Abiotic stress, Plant growth, Nitric oxide, Tolerance

Özet

Abiyotik stres, belirli bir ortamda herhangi bir abiyotik faktörün bitki üzerindeki olumsuz etkisi olup bitkilerin büyümesini ve gelişimini etkiler. Kuraklık, tuzluluk ve aşırı sıcaklıklar gibi stres faktörleri genellikle birbirleriyle ilişkilidir veya birlikte bulunur. Tarımsal üretimin azalmasında büyük oranda abiyotik stres, daha düşük oranlarda ise diğer stres faktörleri etkilidir. Abiyotik stres faktörleri olarak, kuraklık, tuzluluk, yüksek ve düşük sıcaklık, sel, radyasyon, ağır metaller, oksidatif stres, rüzgâr, besin maddesi eksikliği gibi faktörler sayılabilir ve bu stres kaynakları bitki gelişimini, kaliteyi ve verimliliği olumsuz yönde etkilemektedir. Abiyotik stresler gibi çevresel stresler altında bitki büyümesini ve üretkenliği en üst düzeye çıkarmak için çeşitli stratejiler kullanılmaktadır. Alternatif ve teknik olarak daha basit bir yaklaşım, belirli bitki büyümesini düzenleyici bileşiklerin eksojen uygulaması yoluyla toleransı indüklemektir. Son yıllarda, strigalaktanlar (SL) bitkinin abiyotik streslere verdiği tepki boyunca çok sayıda fizyolojik ve moleküler yolu düzenlemedeki temel rolleri nedeniyle büyük ilgi görmüştür. Bu çalışmada, tuzluluk, kuraklık, yüksek sıcaklık ve ağır metal stresi gibi bazı abiyotik stres koşullarında yetiştirilen bitkilerde SL uygulamalarının etkileri tartışılmıştır.

Effects of Strigalactone Applications on Increasing Tolerance to Abiotic Stress Conditions in Plants

Abstract

Abiotic stress is the adverse effect of any abiotic factor on plants in a given environment and affects the growth and development of plants. These stress factors such as drought, salinity and extreme temperatures are usually associated with each other or coexist. Abiotic stress is largely responsible for the decrease in agricultural production, while other stress factors are less effective. Abiotic stress factors include drought, salinity, high and low temperature, flooding, radiation, heavy metals, oxidative stress, wind and nutrient deficiency, and these stress sources negatively affect plant development, quality and productivity. Various strategies are used to maximize plant growth and productivity under environmental stresses such as abiotic stresses. An alternative and technically simpler approach is to induce tolerance through exogenous application of specific plant growth regulator compounds. In recent years, strigalactone (SL) have attracted great attention due to their essential roles in regulating numerous physiological and molecular pathways during the plant response to abiotic stresses. In this study, the effects of SLs applications on plants grown under some abiotic stress conditions such as salinity, drought, high temperature and heavy metal stress are discussed.

GİRİŞ

Antropojenik faaliyetler ve iklim değişikliğinin bir sonucu olarak bitkiler giderek artan bir şekilde çoklu abiyotik ve biyotik streslerle karşı karşıya kalmaktadır. Bitkiler, çevrelerinde yoğunluk, süre ve şiddet bakımından farklılık gösteren çok sayıda abiyotik ve biyotik strese maruz kalmaktadır. Hareketsiz organizmalar (sessile) olarak bu streslerden kaçamazlar, bunun yerine bunların üstesinden gelmek veya stres maruziyetinin sonuçlarını telafi etmek için stratejiler geliştirmişlerdir (Zhou ve ark., 2024). Abiyotik stres, belirli bir ortamda herhangi bir abiotik faktörün bitki üzerindeki olumsuz etkisidir ve bitkilerin büyümesini ve gelişimini etkilemektedir. Kuraklık, tuzluluk ve aşırı sıcaklıklar gibi bu stres faktörleri genellikle birbirleriyle ilişkilidir veya birlikte bulunur (Zhang ve ark., 2023). Özellikle, abiyotik stres aşırı sıcaklık stresi, kuraklık stresi, su baskını stresi, tuzluluk stresi, metal stresi ve besin stresini içerir ve farklı stresler farklı tepkilere neden olabilir (Zhang ve ark., 2020). Aşırı sıcaklıklar, kuraklık ve tuzlu topraklar, bitkilerin doğada hayatta kalmasını ve birbiriyle ilişkili dağılımını sınırlayan ana çevresel faktörlerdir (Zhang ve ark., 2022).

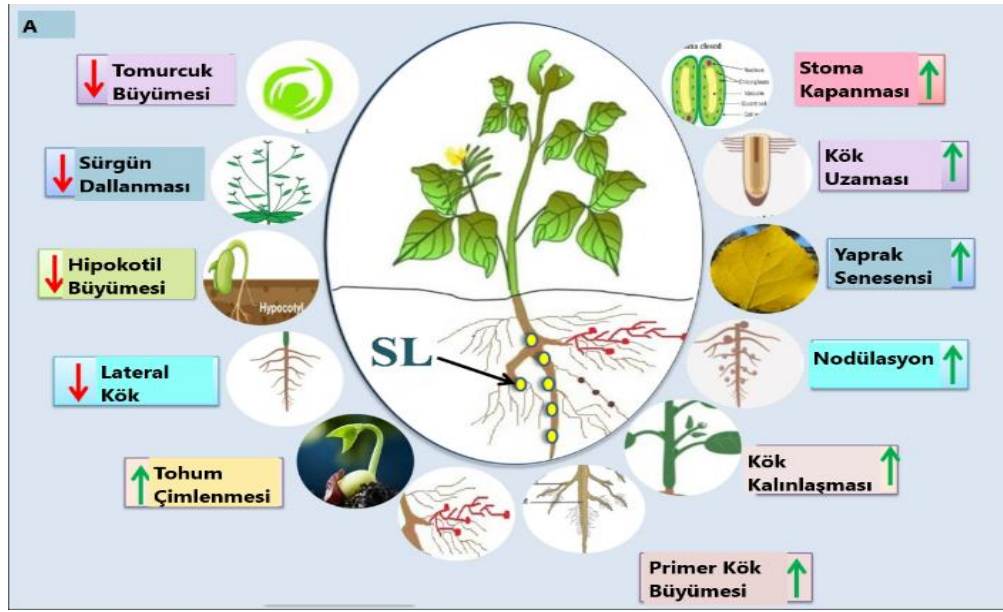
Son zamanlarda, küresel insan nüfusu 8 milyara ulaşmıştır ve Birleşmiş Milletler'in son projeksiyonları, dünya nüfusunun 2030 yılına kadar yaklaşık 8,5 milyara ve 2050 yılına kadar 9,7 milyara kadar artabileceğini gösteriyor. Bu nedenle, çevresel değişim, tarım ve dünya çapında artan gıda ihtiyacını karşılama çabaları için büyük bir zorluktur. Ne yazık ki, arazilerin büyük çoğunluğu stresli koşullara maruz kalmaktadır. Rekor verimlerle karşılaştırıldığında, abiyotik stres verimi ortalama %60'tan fazla azaltabilir (Kopecká ve ark., 2023). Dünya'da ekilebilir alanların yalnızca %10'unun bazı stres formlarından uzak olduğu tahmin edilmektedir. Potansiyel verim ile elde edilen verim arasındaki farktan çevresel stres faktörleri sorumludur. Abiyotik stres faktörlerinin, Dünya'da bitkisel üretimi sınırlayan başlıca etken olduğu ve çoğu ürünün veriminde %50'den fazla azalmaya neden olduğu rapor edilmiştir (Mahajan ve Tuteja 2005). Örneğin, dünyanın tarıma dayalı arazilerinin %45'ine kadar olan kısmı, dünya nüfusunun %38'inin yaşadığı ve dünyanın haritalanmış alanının 3106 km²'den fazla bir alanda veya tüm arazi alanının yaklaşık %6'sında tuzluluktan etkilendiği, yağışın az olduğu sık zaman dilimleriyle karşılaşılmaktadır. Ayrıca, sulanan tarım arazilerinin %19,5'i tuzlu olarak sınıflandırılmaktadır. Ayrıca,

dünya tarım arazilerinin yaklaşık %1'i her yıl tuzluluk nedeniyle bozulmakta (2 milyon ha) ve bu da ürün verimliliğinin azalmasına veya hiç olmamasına neden olmaktadır (Yadav ve ark., 2023).

Abiyotik stresler gibi çevresel stresler altında bitki büyümesini ve üretkenliği en üst düzeye çıkarmak için çeşitli stratejiler kullanılmaktadır. Alternatif ve teknik olarak daha basit bir yaklaşım, belirli bitki büyümesini düzenleyici bileşiklerin (PGR'ler) eksojen uygulaması yoluyla toleransını indüklemektir (Ekinci ve ark., 2012). PGR'ler esas olarak absisik asit (ABA) (Fricke ve ark., 2004; Osakabe ve ark., 2014), oksinler (Naser ve Shani, 2016; Bielach ve ark., 2017), gibberellinler (GA'lar) (Colebrook ve ark., 2014), sitokininler (CK'ler), brassinosteroidler (BR'ler) (Talaat ve Shawky, 2016) ve strigolaktonlar (SL'ler) dan (Min ve ark., 2019; Ling ve ark., 2020; Zulfıqar ve ark., 2021) oluşmaktadır.

SL'lerin keşfi, günümüz küresel tarımsal üretiminde büyük rol oynayan parazitik bitkiler, arbüsküler mikorizal mantarlar ve fitohormonlar gibi çeşitli araştırma konularının bir araya gelmesine neden olmuştur. SL'ler, karotenoidlerden türetilen ve yeni bir bitki hormonu türü olarak tanınan bir tür terpen laktondur (Zhou ve ark., 2022). SL'lerin biyosentezi plastidte bulunan karotenoid izomeraz D27 ve karotenoid bölünme dioksijenazlar (CCD7 ve CCD8) tarafından sağlanır (van Zeijl ve ark., 2015; Mostofa ve ark., 2018). Bu enzimlerin aktivitesi SL'lerin üretimi için anahtar ara madde olan karlaktonu oluşturur. Daha sonra sitokrom P450 oksijenaz MAX1, karlaktonları SL'lere dönüştürür (Mostofa ve ark., 2018; Zhao ve ark., 2022). Başlangıçta parazit bitkilerde çimlenme uyarıcısı olarak bildirilen SL'ler, şimdilerde bitki büyümesini ve gelişimini iyileştirmek için kullanılabilir (Alvi ve ark., 2022). Aynı zamanda SL'ler, abiyotik streslere karşı bitkilerin çok sayıda fizyolojik ve moleküler yolu düzenlemedeki temel rolleri nedeniyle büyük ilgi görmektedir (Banerjee ve ark., 2017). Sürgün dallanmasını engellemesi, kök yapısını şekillendirmesi, yaprak yaşlanması, sekonder büyümeyi düzenlemesi, bazı kök parazit yabancı otların tohum çimlenmesini uyarımadaki rolleri gibi bitkilerin farklı çevresel stres faktörlerine karşı adaptif tepkileri dahil olmak üzere bitkilerde birçok büyüme ve gelişme sürecini düzenlemektedirler (Şekil 1.1.) (Brewer ve ark., 2013; Bhoi ve ark., 2021; Wani ve ark., 2021; Wani ve ark., 2022). Çalışmalarda ayrıca SL'lerin yabancı otların konuk bitkilere tutunup hasara yol açmadan önce, çimlenmesine yol açarak yok edildiği, sera çalışmaları

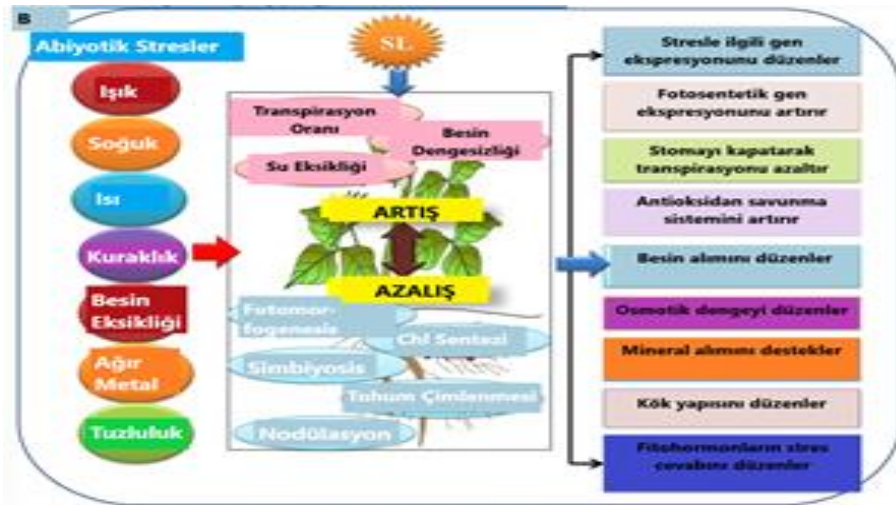
ve küçük ölçekli saha çalışmalarında kullanıldığı tespit edilmiştir (Kountche ve ark., 2019).



Şekil 1.1. Bitkilerde SL'lerin fizyolojik yönleri (Bhoi ve ark., 2021).

Bitkiler belirli olumsuz çevre koşulları ile çevresel zorluklarla karşılaştığında, fitohormonlar bu koşullara uyacak şekilde büyüme stratejilerini optimize etmek

için yükselir. SL'ler, bitkilerde çeşitli abiyotik streslere karşı tolerans yeteneğine sahiptir (Şekil 1.2.).



Şekil 1.2. B. Abiyotik stresler altında SL'lerin aracılık ettiği bitki adaptasyonu (Bhoi ve ark., 2021).

Son yıllarda, SL'ler bitkinlerin abiyotik streslere verdiği tepkiler çok sayıda fizyolojik ve moleküler yolu düzenlemedeki temel rolleri nedeniyle yoğun bir şekilde araştırılmaktadır (Banerjee ve ark., 2017). SL'ler çevresel streslere karşı bitkilerde tolerans sağlamada kullanılabilir. Bu makalede, SL'lerin biyosentezi, aktivitesi ve işlevleri, bitkinin gelişimi ve büyümesi sırasındaki performansları, özellikle stres adaptasyonundaki rolü ve tolerans mekanizması üzerinde durulacaktır.

SL ve Bitki Fizyolojisindeki İşlevi

SL'ler, birkaç on yıl önce keşfedilen yeni bir karotenoid türevi fitohormon sınıfıdır. Başlangıçta, parazit bitkiler için çimlenme uyarıcıları olarak nitelendirilmişlerdi. Günümüzde, rizosferdeki sinyalleme işlevlerinden başlayarak bitki gövdelerindeki karmaşık süreçleri aracılık etmeye kadar biyolojik işlevlerine dair artan kanıtlar bulunmaktadır ve bu işlevler o zamandan beri sürekli

olarak çözülmektedir. SL bileşiklerinin ilki 1966'da pamuk kökü eksüdatlarından keşfedilmiştir. Bu bileşiklere, parazit bir bitki olan *Striga lutea* Lour'un tohumlarının çimlenmesini uyardıkları için strigol ve strigyl asetat gibi basit isimler verilmiştir (Kleman and Matusova, 2023).

SL, bitki büyümesinin ve gelişiminin birçok yönünü etkileyen ve ayrıca bitkiler ile mikorizal mantarlar arasındaki simbiyoz için tetikleyici bir faktör olan karotenoid türevi bir fitohormon sınıfını temsil eder ve SL'yi üretkenliği ve çevresel toleransı artırmak için olası bir araç haline getirir. 2008 yılında SL'ler bitkilerde sürgün dallanmasını düzenleyen fitohormonlar olarak karakterize edilmiştir. Daha sonra yaprak yaşlanması gibi çeşitli diğer biyolojik işlevlerde fitohormonlar olarak önemli roller oynadıkları ve ayrıca bitki stres tepkilerini yönetmeyi etkiledikleri ortaya çıkmıştır (Decker ve ark., 2017).

Son yıllarda çeşitli bitkilerin kök salgılarında 20'den fazla SL ve SL benzeri bileşik tanımlanmıştır. SL karotenoidlerinin üretiminde hem plastidyal hem de sitozolik enzimler sırayla hareket eder (Alder ve ark., 2012). SL, plastidlerde ve sitozolde sentezlenen bir grup karotenoid türevi fitohormon olup, ayrıca bitkilerin çevreyle bağlantı kurmasına yardımcı olan moleküllerdir. SL'ler esas olarak köklerde üretilip rizosfere salınır, bununla birlikte diğer bitki kısımlarında da eser miktarda da sentezlenebilmektedir. Bitkilerde binden fazla SL türünden ancak yalnızca 30'u tanımlanmıştır. SL'ler, tohum çimlenmesi, bitki büyümesi ve gelişimi gibi biyokimyasal süreçlerin düzenlenmesinde ve çevresel kısıtlamalar altında bitkinin hayatta kalması sırasında yaprak yaşlanmasının geciktirilmesinde önemli bir rol oynar. SL'ler ayrıca çevresel stres altında homeostazın sürdürülmesi için stresli hücrelerde osmolit üretimini destekler. Bitki büyümesi için strigolaktonların uygulanması, çevreye duyarlı ve sürdürülebilir yeni teknolojilerin geliştirilmesinde ve bitkilerin çoklu çevresel streslere karşı korunması için potansiyel bir strateji olabileceği ifade edilmektedir (Kapoor ve ark., 2024).

Bitkilerde, çeşitli bitki hormonları dahil olmak üzere birçok bileşenden oluşan karmaşık sinyal mekanizmaları bulunmaktadır. Bunlardan biri de çevresel değişikliklerle başa çıkmada rol oynayan bitki hormonlarından biri olan SL'lerdir. SL'ler, streslere yanıt olarak hem endojen hem de eksojen sinyal molekülleri olarak işlev gören karotenoid türevleridir. Başlangıçta SL'lerin parazitik bitkilerin

tohum çimlenmesinde uyarıcı rol oynamaları nedeniyle bitkilere zararlı bileşikler olduğu düşünülmüş, daha sonra bitki büyüme ve gelişmesinde faydalı olduğu ortaya çıkarılmıştır. SL'ler, arbusküler mikorizal mantarlar, ışık, besinler ve sıcaklık dahil olmak üzere çeşitli dış uyaranlara yanıt olarak sürgün ve kök büyümesini düzenleyerek bitki gelişimini korumada etkili olduğu belirlenmiştir (Pandey ve ark., 2016).

SL'lerin kök büyümesi gibi çok çeşitli gelişimsel süreçlerle ilişkili olduğu bildirilmektedir. Bununla birlikte, SL'lerin yanal kök (LR) oluşumunu engellediği, ancak bitkinin yüksekliğini, ikincil büyümeyi ve kök tüylerini artırdığı da gösterilmiştir (Brewer ve ark., 2013). Gerçekten de birçok türün mutantlarının ayrıntılı analizleri, SL'lerin bitki büyümesinin ve gelişiminin çok sayıda yönünü kontrol ettiğini ortaya koymuştur (Bhoi ve ark., 2021).

SL'ler ayrıca bitki gelişiminin stratejik modifikasyonu ile kaynak dağılımının dengesindeki ayarlamaları koordine eder ve bitkilerin besin eksikliğine uyum sağlamasını sağlar. SL'ler bitkilerde absisik asit (ABA), sitokinin (CT), oksin, etilen ve diğer bazı bitki fitohormonlarıyla etkileşime girerek ayrıntılı sinyal ağları oluşturur (Wu ve ark., 2022). Bitkiler besin eksikliği, kuraklık, yüksek/düşük sıcaklık, tuzluluk, elverişsiz ışık koşulları, fitopatogenik mantarlar, bakteriler veya kök-ur nematodları gibi pek çok olumsuz abiyotik ve/veya biyotik koşula maruz kalmaktadır. Fitohormonlar olarak SL'ler, karmaşık iç sinyalleme içinde diğer fitohormonlarla birlikte hareket ederek bitkilerin bu stres faktörlerine verdiği tepkilerde önemli bir rol oynarlar (Kleman and Matusova, 2023).

SL'lerin bitki biyolojisindeki faydaları göz önüne alındığında, SL'ler gelişmiş abiyotik stres dayanıklılığı ve ürün verimliliği ile iyileştirme potansiyeli göstermektedir. SL biyosentezini anlamak ve kullanmak, bu potansiyeli modern tarım endüstrisine etkili bir şekilde aktarmak için kritik öneme sahiptir. SL biyosentez yolu henüz tam olarak açıklanmamış olsa da bu yolda yer alan enzimlerin çoğu tanımlanmıştır. SL'ler, karotenoidlerden sentezlenen ve karotenoid izomeraz DWARF27 (D27) ve iki karotenoid kesme dioksijenaz geni, yani CCD7 ve CCD8 tarafından SL öncüsü karlaktona (CL) dönüştürülen bitki sekonder metabolitleridir (Wu ve ark., 2022).

SL'ler, bitkinin genel yapısını şekillendiren bir fitohormon sınıfıdır. Örneğin, sürgün dallanmasını ve sekonder büyümeyi kontrol ederler. Sürgün dallanma desenleri, aksiller tomurcuk büyümesinin düzenlenmesinden kaynaklanır. Birçok endojen ve harici sinyal, her aksiller tomurcuğun büyümesini veya uykuda kalmasını belirler (Xie ve ark., 2020). Yapılan çalışmalarda SL analogu GR24'un harici uygulamasının, bitkilerde çeşitli abiyotik stres toleranslarının oluşturulmasına yönelik etkileri detaylandırılmıştır (Bhoi ve ark., 2021; Alvi ve ark., 2022).

Tuz stresi ve SL Uygulamaları

Toprak tuzluluğu, dünya kara yüzeyinin yaklaşık %7'sini temsil eden 1100 Mha toprağı etkileyen küresel bir tehdit olarak kabul edilmektedir. Çok faktörlü bir olgu olarak toprak tuzluluğu, doğal jeokimyasal süreçler ve ikincil antropojenik aktiviteler yoluyla meydana gelir. (Balasubramaniam ve ark., 2023). Doğal koşullara ek olarak, son zamanlarda sulu tarım yapılan arazilerin büyük bir kısmında su tablalarının topraktaki tuzların yükselmesine ve konsantrasyonuna yol açmasıyla, tuzlulukla ilgili sorunlar artmıştır (Munns ve Tester 2008). Türkiye'de 2 milyon hektarlık ekilen alan, tuzluluk ve alkaliniteden etkilenmektedir (Yıldırım ve ark., 2015).

Toprak tuzlanmasının oluşumu esas olarak kök bölgesinde sodyum (Na⁺), potasyum (K⁺), klorür (Cl⁻) ve sülfat (SO₄²⁻) gibi suda çözünebilen tuzların birikmesinden kaynaklanır ve bu durum ozmotik değişikliklere neden olarak bitki kök hücrelerinin topraktan su alım kapasitesini azaltmaktadır (Stavi ve ark., 2021). Bununla birlikte, tuz stresi neden olan maddeler ile bitki beslenmesinde önemli rol oynayan diğer elementler arasında meydana gelen rekabet ve interaksyon, bitki beslenmesinde sorunlara ve bu önemli elementlerin alımında sıkıntılara neden olabilmektedir. Yüksek tuzluluğa uzun süre maruz kalmak, iyon toksisitesine neden olan ve besin emilimini bozan Na⁺, Cl⁻ ve SO₄²⁻ gibi toksik iyonların birikmesine neden olur ve bu da bitki hücreleri ve dokularındaki hasarı daha da kötüleştirir (Isayenkov ve ark., 2019). Tuzluluk, reaktif oksijen türleri (ROT) oluşumunu artırır ve oksidatif stresi (Parida ve Das 2005) uyarır, bu da membranlara ve diğer hücresel yapılara önemli zarar verir (Gao ve ark., 2008). Tuz stresi bitki büyümesini baskılar ve büyümenin azalma hızı bitki türü, gelişim aşaması ve tuz konsantrasyonu gibi çeşitli faktörlere bağlıdır. Tuz

stresi, bitki fizyolojisini hem bitki hem de hücresele seviyelerde, ozmotik ve iyonik stres yoluyla etkiler.

Bitkiler, plazma ve tonoplast membranlar boyunca Na⁺ taşınımının kontrolü, ozmotik ayarlama, ROT süpürücülerin aktif hale gelmesi ve vakoulde iyon birikimi dahil olmak üzere tuz stresiyle karşı hayatta kalmak ve adapte olmak için çok sayıda stratejiyi kullanırlar (Maggio ve ark., 2007; Mickelbart ve ark., 2015). Tuzlu alanlarda tuza adapte olmuş türlerin veya çeşitlerin tanımlanması ve kullanılmasının yanı sıra, tuzluluk stresinin etkilerini hafifletmek için farklı maddelerin kullanımı, bu tür olumsuz koşullarda ürün üretimini sağlamak için umut verici bir çözüm olarak düşünülmektedir. Kimyasal, biyolojik ve fiziksel işlemler, tuzluluk stresine maruz kalmadan önce tohumlara, fidelere veya bitkilere başarıyla uygulanmaktadır. Bu işlemler, tohumun veya bitkinin tuzluluğa maruz kaldıktan sonra daha hızlı ve/veya daha güçlü tepki vermesini sağlayan fizyolojik ve moleküler yolları aktive etmektedir (Costa ve ark., 2018).

SL'ler, bitkinin köklerinde doğal olarak sentezlenen ve çevresel stres toleransında potansiyel koruyucu bir role sahip olan bir grup uyarıcı karotenoid türevi terpenoid laktonlardır (Mehrabi ve ark., 2024). Önceki çalışmalarda, tuzluluk stresi altındaki hiyarda (Li ve ark., 2023), domateste (Faisal ve ark., 2024; Lu ve ark., 2023), süs ayçiçeği (Ahsan ve ark., 2023) ve buğdayda (Khan ve ark., 2023) SL'lerin stresi azaltıcı etkisine ilişkin çok boyutlu kanıtlar rapor edilmiştir. Tuz stresi altında yetiştirilen biberde dışardan SL uygulaması besin maddesi alımını önemli düzeyde artırdığı rapor edilmiştir (Danish ve ark., 2024). Genel olarak, SL bitkinin antioksidan sistemini etkileyerek ve aktivitesini uyararak bitki hücrelerini ROT'lardan arındırmaktadır. Ayrıca, SL'lerin uygulanmasının tuz stresi altında bitkilerde fizyolojik performansın ve ozmotik homeostazın iyileştirilmesine yol açtığı; prolin gibi ozmolitlerin birikimi ve iyon taşıyıcı genlerin farklı ifadesi ve bunların sonraki aktiviteleri ile düzenlendiği ileri sürülmüştür (Mehrabi ve ark., 2024). Marul (*Lactuca sativa* L.) üzerinde yapılan bir çalışmada, tuzluluk kaynaklı stresten olumsuz etkilenen Arbuscular mycorrhiza fungi (AMF) ile ilişkili olarak SL eksüdasyonunun çevredeki tuzluluk konsantrasyonuna göre doza bağlı bir şekilde arttığını göstermiştir (Ren ve ark., 2018). Başka bir çalışmada, sentetik SL'un (GR24) 200 mM NaCl ile muamele edilen Jinongda 667 çeltik fideleri

üzerindeki etkileri araştırılmış, tuz stresi, bitki boyu ve kök uzunluğu dahil olmak üzere bitki büyümesi engellemiş, kontrol grubuyla karşılaştırıldığında, tuz stresinin fidelerde büyüme durumu, yaprak fotosentezi ve fizyolojik/biyokimyasal indeksler üzerindeki olumsuz etkileri GR24 uygulaması ile hafifletmiştir. GR24 konsantrasyonunun artmasıyla birlikte bitki boyu ve fidelerin kök uzunluğu artmış, klorofil içeriği, net fotosentetik oranı, terleme hızı, stoma iletkenliği ve hücreler arası CO₂ konsantrasyonları değişkenlik göstermiştir (Ling ve ark., 2020). Ayrıca strigolaktonun ekzojen uygulamasının sitoplazmik Na⁺/K⁺ oranını düşürerek ve iyon homeostazını değiştirerek elma fidelerinin tuzluluk-alkalinite semptomlarını hafifletebileceği bildirilmiştir. Çalışmada ayrıca SL uygulamasıyla, tuz stresine toleransın artmasındaki en önemli etkenlerin SOD, POD ve CAT enzim aktivitelerindeki artış ile antioksidan enzim genlerinin daha yüksek ekspresyonu ile daha düşük ROT seviyesi olduğu ileri sürülmüştür (Ma ve ark., 2022). Ekzojen SL uygulamalarının bitkilerde tuz stresi altında Antioksidan enzimlerin (APX ve POX) aktivitesini artırıp APX, GPX, AKT2, TaHAK ve TaSOS1 genlerini upregüle ettiği bildirilmiştir (Mehrabi ve ark., 2024). Benzer şekilde sentetik SL'un (GR24) 200 mM NaCl ile muamele edilen Jinongda 667 pirinç fideleri üzerindeki etkileri araştırılmış, antioksidan enzim aktiviteleri, uygulamalar ile önemli derecede artış göstermiştir (Ling ve ark., 2020). Başka bir çalışmada, ekzojen GR24 uygulamasının hıyarda, artan tuzluluk koşulları altında oksidatif stresi hafifletirken aynı zamanda net fotosentez oranını hızlandırıp, iyonik homeostazı ve ozmotik dengeyi iyileştirerek bitki büyümesinin artmasına yol açmıştır (Kleman and Matusova, 2023). Bitkilerde birçok fizyolojik mekanizmaların ABA ve SL'ler aracılığıyla kontrol edildiği bildirilmiştir (Ren ve ark., 2018). Tuzluluk stresi altında, ABA'nın tuzluluğun zararlı etkilerini iyileştirmedeki etkilerinin SL biyosentezi ve sinyaline bağlı olduğu görülmüştür (Ren ve ark., 2018).

Kuraklık ve SL Uygulamaları

Kuraklık, hidrolojik döngü sürecinde meydana gelen, toplum ve ekonominin yanı sıra ekolojik çevre üzerinde de önemli etkilere sahiptir. Kuraklık, dünya çapında bitkisel üretimi sınırlayan en büyük kısıtlamalardan biridir. Bitkiler doğal ve tarımsal koşullar altında büyüme ve gelişme sırasında çeşitli çevresel streslere maruz kalmaktadırlar. Bunlar arasında kuraklık, bitki verimliliğini etkileyen en ciddi

çevresel streslerden birisidir (Seleiman ve ark., 2021). Kuraklık bitkilerde normal büyümeyi ve su ilişkilerini bozar ve bitkilerde su kullanım verimliliğini azaltmaktadır. Bitkilerin farklı moleküler, biyokimyasal, fizyolojik, morfolojik ve ekolojik özellikleri ve süreçleri kuraklık stresi koşulları altında bozulmaktadır (Seleiman ve ark., 2021). Bitkiler kuraklık stresine maruz kaldığında, elektron taşıma zinciri bozulur, bu da oksidatif strese ve ROT birikimine yol açar ve bu da kloroplastlar, mitokondri ve peroksisomlar dahil olmak üzere belirli organellere zarar vermektedir (Min ve ark., 2018). Bitkiler, kuraklığa karşı morfolojik adaptasyon, ozmotik değişiklik, stomaların kapanması ve antioksidan sistemde iyileşme gibi su alımını optimize etmek için çeşitli savunma mekanizmaları geliştirmiştir. Kuraklığa maruz kalan bitkilerde glisinbetain, prolin ve diğer amino asitler, organik asitler ve polioller de dahil olmak üzere düşük moleküler ağırlıklı ozmolitler kuraklık altında hücresel işlevleri sürdürmede hayati roller oynamaktadırlar. Salisilik asit, oksinler, gibberellinler, sitokininler ve absisik asit gibi bitki hormonları, bitkilerin kuraklığa karşı tepkilerini düzenler (Seleiman ve ark., 2021). Bitkilerde kuraklık stresine karşı tolerans sağlamada, çeşitli ıslah yöntemleri kullanarak veya bitkilere çeşitli hormon ve ozmoprotektanların ekzojen uygulanması gibi stratejiler kullanılmaktadır (Farooq ve ark., 2012).

Yeni bir hormon grubu olarak tanımlanan SL'lerin ekzojen uygulanmasının, bitkilerde fizyolojik ve biyokimyasal mekanizmaları düzenleyerek, gaz değişim özelliklerinde, klorofil pigmentlerinde ve antioksidan enzimatik aktivitelerde iyileşmeye yol açarak kuraklık stresini hafiflettiği ileri sürülmüştür (Luqman ve ark., 2023). Ruiz-Lozano ve ark., (2016), kuraklık stresi altında domateste SL-biyosentetik geni SICCD7'nin aşağı regülasyonu ile SL seviyesinde azalma olduğunu tespit etmişlerdir. SL'ler ayrıca stoma kapanmasını tetiklemede önemli bir görev üstlendiği bildirilmiştir (Bhoi ve ark., 2021). SL'ler, abiyotik stres toleransı da dahil olmak üzere sayısız bitki fizyolojik sürecini düzenleyen çok yönlü sinyal molekülleri olarak işlev görerek, bitkinin abiyotik streslere karşı direncini artırmakta, fotosentezi optimize ederek, su kullanım verimliliğini artırarak ve oksidatif stres hasarını azaltarak büyümeyi teşvik etmektedir (Sharma ve ark., 2024). Kuraklık stresinde SL'nin ekzojen uygulaması, *P. purpureum*'da bitki gelişimini önemli düzeyde olumlu etkilediği ve bunu net fotosentez hızı, stoma iletkenliği, terleme hızı ve su kullanım verimliliği ile fotosentezin temel

enzimlerinin aktivitesini artırma ile gerçekleştiği belirlenmiştir (Li ve ark., 2022).

Ekzojen olarak uygulanan GR24'nin, bitkilerde kuraklık stresinin yol açtığı semptomları azalttığı, ekzojen GR24 uygulanmayan stres altındaki bitkilere kıyasla sürgün ve kök büyümesi, klorofil pigment içeriği, gaz değişim kapasitesi ve antioksidan enzimlerin arttığı rapor edilmiştir (Sattar ve ark., 2021). Visentin ve ark., (2020) SL'lerin domateste sistemik bir stres sinyali bileşeni olarak stoma hareketinin yeteneğini geliştirdiğini rapor etmişler, ayrıca, ekzojen SL'lerin domates yapraklarındaki miR156 seviyelerini hem kuraklık stresinin yokluğunda hem de varlığında artırdığını tespit etmişlerdir. Diğer bir çalışmada, mısır yapraklarındaki antioksidan aktivite (CAT, SOD, POD, APX), hem iyi sulanmış hem de kurak koşullarda ekzojen olarak uygulanan SL tarafından önemli ölçüde artırıldığı saptanmıştır (Sattar ve ark., 2022).

Ma ve ark., (2017), strigolakton (GR24) uygulamasının, su stresi altındaki *Brassica napus* 'ta oksidatif stresi hafifleterek ve fotosentez, triptofan metabolizması ve kök ve sürgünlerde bitki hormonu sinyal iletimi ile ilişkili genlerin farklı ifadesini azaltarak bitki büyümesi ve verimini iyileştirdiğini bildirmişlerdir.

Vitis vinifera'da, kuraklık stresinin H₂O₂ ve malondialdehit (MDA) üretimini artırdığı, buna karşın; klorofil içeriğini azalttığı ve antioksidan savunma sistemini değiştirdiği gözlemlenmiştir. Buna karşılık, GR24 uygulaması ile klorofil bileşenlerinin ve fotosentez hızının düzenlenmesiyle bitkiler kuraklık stresine karşı daha fazla tolerans göstermiştir (Min ve ark., 2018). Başka bir çalışma GR24 uygulamasının hidrojen peroksit (H₂O₂) ve MDA içeriğini azalttığını ortaya koyarak, SL'nin kuraklık koşullarında *Triticum aestivum*'da ROT temizleyicisi olarak hareket edebileceğini ve lipid peroksidasyonunu azaltabileceğini ileri sürülmüştür (Sedaghat ve ark., 2017). SL'lerin kılcal kök uzunluğu üzerinde teşvik edici bir etkisi olduğu bu durumun kuraklık stresine karşı bitkilerin tolerans sağlamada önemli bir faktör olabileceği bildirilmiştir (Kapulnik ve ark., 2011).

GR24 uygulamalarının kuraklık stresi altında bitkilerde antioksidan ve fotosentez kapasitesini düzenleyerek, ROT üretimi ve lipid peroksidasyonunu azaltıp, prolin ve çözünür şeker içeriğini artırarak ve

SL ile ilişkili genleri (*CcSMAX2*, *CcSMXL6* ve *CcSMXL3*) düzenleyerek kuraklık toleransının olumsuz etkilerini hafifletebileceğini bildirmiştir (Sedaghat ve ark., 2020; Guo ve ark., 2023; Baltacıer ve ark., 2023; Ali ve ark., 2023; Shu ve ark., 2024). Song ve ark., (2023) fizyolojik analiz ve RNA-seq kullanarak SL'lerin ekzojen uygulamasının buğday köklerinin kuraklık stresi altındaki büyümesi ve moleküler tepkileri üzerindeki etkilerini araştırmışlar ve SL'lerin sinyal iletim genlerini (*SIS8*, *CBL3*, *GLR2.8*, *LRK10L-2.4*, *CRK29* ve *CRK8*) ve transkripsiyon faktörü genlerini (*ABR1*, *BHLH61* ve *MYB93*) yukarı regüle ederek oksidatif hasarı azalttığını, kök mimarisini optimize ettiğini, yaprak-su ilişkisini iyileştirdiğini ve kuraklık hasarını hafiflettiğini ifade etmişlerdir.

Ağır Metal Stresi ve SL Uygulamaları

Çeşitli endüstrilerin (enerji ve yakıt üretimi, gübre ve pestisit endüstrisi, metalürji, demir ve çelik, galvanik, elektroliz, deri işleme, metal yüzey işleme) hızlı gelişimi ile metal içeren atıklar, özellikle gelişmekte olan ülkelerde, ciddi çevre kirliliğine neden olarak biyolojik yaşamı tehdit etmektedir (Ahemad, 2019). Fazla olması durumunda bitkilerde büyüme ve verim bakımından olumsuz etki yapan bu metaller çoğunlukla kadmiyum (Cd), krom (Cr), çinko (Zn), bakır (Cu), kurşun (Pb) ve nikel (Ni) dir (Prasad ve Strazalka 2002). Bu metallerin kimyasal veya biyolojik olarak parçalanamaması, ortamdaki kalıcılıkları, bitkiler tarafından kolay alınımı ve uzun biyolojik yarı ömürleri nedeniyle toksik etkileri daha uzun süren kirleticiler olarak kabul edilmektedir (Faizan ve ark., 2022). Tarım topraklarındaki artan ağır metal kirliliği, toprak-bitki sistemleri ve insanlar üzerinde toksikolojik etkilere neden olmaktadır (Bashir ve ark., 2018).

SL'ler, tohum çimlenmesi, bitki büyümesi ve gelişimi gibi süreçlerin düzenlenmesinde ve çevresel kısıtlamalar altında bitkinin hayatta kalmasında önemli bir rol oynar. SL'lerin bitkilere uygulanmasının, çevreye duyarlı ve sürdürülebilir olması, özellikle bitkilerin çevresel streslere karşı korunması için potansiyel bir strateji olabileceği belirtilmiştir (Kapoor ve ark., 2024). Ekzojen uygulanan SL analogu GR24'ün bitki gelişimi üzerine ağır metallerin yaptığı olumsuz etkiyi diğer fitohormonlarla etkileşime girerek hafiflettiği yapılan çalışmalarda tespit edilmiştir (Qiu ve ark., 2021; Niu ve ark., 2021; Lufa ve ark., 2021). Tersine, ekzojen

olarak uygulanan SL'lerin bilinen bir kurşun hiperakümülatörü olan ayçiçeğinde (*Helianthus annuus* L.) Pb ve *Galinsoga parviflora* da Cd alımı üzerinde olumlu bir etkiye sahip olduğunu ve fitoremediasyon araştırmalarında SL'lerin potansiyel kullanımını ortaya koymaktadır (Lovejoy ve Smemo 2021; Yang ve ark., 2024).

Yapılan bir çalışmada, GR24'ün Cd içeriğini azaltarak, besin elementlerini dengeleyerek ve reaktif oksijen türlerini dolaylı olarak ortadan kaldırarak arpa bitkilerini toksik oksidasyondan koruyarak, dolayısıyla Cd kirliliğinin potansiyel riskini azaltmaya katkıda bulunabileceği ileri sürülmüştür (Qui ve ark., 2021). Mostofa ve ark., (2021), çeltikte arsenat stresinin SL biyosentezini aktive ettiğini, bu da hücrel antioksidan savunma sistemlerinin uyarılması ve arseniğin vakuolar sekestrasyonu yoluyla arsenat toleransının artmasına yol açtığını ve bu durumun SL'lerin çeltikte arsenik stresine adaptasyonunda bir rol oynayabileceğini bildirmişlerdir.

SL'ler Cd'un fotosentetik pigmentler ve gaz değişim parametreleri üzerindeki fitotoksik etkilerini hafifleterek bitki büyümesini geri kazandırır. Ayrıca, SL uygulamalarının farklı bitkilerde, lipid peroksidasyonunu azaltarak, antioksidan enzimlerin aktivitesini ve fotosentetik etkinliği artırarak, ozmolit dengesini sağlayarak, Cd alımını azaltıp diğer bitki besin elementi alımını artırarak ve askorbat ve glutatyon seviyelerini yükselterek bitki savunma sistemini uyardığı ileri sürülmüştür (Tai ve ark., 2017; Raja ve ark., 2023; Wani ve ark., 2023; Shahzad ve ark., 2024; Raja ve ark., 2024).

Yapılan bir çalışmada, melatonin ve SL'nin birlikte uygulanması, domateste Cr'nin fotosentetik pigmentler, gaz değişim parametreleri üzerindeki fitotoksik etkilerini hafiflettiği ve bitki gelişimini pozitif etkilediği, bu durumun antioksidan enzimlerin, askorbat ve glutatyon aktivitelerinin düzenlenmesi ve çeşitli genlerin transkripsiyonel regüle olması yoluyla bitki savunma sistemini uyarması ile gerçekleştiği tespit edilmiştir (Raja ve ark., 2023).

Diğer bir çalışmada Shah ve ark. (2023) SL ekzojen uygulamasının Cd stresi altında yetiştirilen soya fasulyesinde stres kaynaklı büyüme ve verim baskılanmasını azalttığı, askorbat peroksidaz, glutatyon peroksidaz, glutatyon redüktaz, dehidroaskorbat redüktaz ve monodehidroaskorbat redüktazı içeren askorbat glutatyon (ASA-GSH)

döngüsü aktivitelerini artırdığı, ayrıca Cd stresi altındaki bitkilerde ağır metal toleransı ve glioksalaz savunma sistemini kodlayan genlerin düzenlenmesinde rol oynadığını tespit etmişlerdir. Araştırmacılar, SL uygulamalarının redoks homeostazisi için antioksidan sistem modülasyonu yoluyla, kloroplastları koruduğu, fotosentetik aparatı güçlendirdiği ve soya fasulyesi bitkilerinde organik asit üretimini arttırdığında belirterek SL'nin soya fasulyesinde Cd kaynaklı hasarları etkili bir şekilde hafifletmede umut vadeden bir uygulama olabileceğini ileri sürmüşlerdir.

Bir araştırmada nitrik oksit (NO) ve GR24'ün tek başına veya kombinasyon halinde ekzojen uygulamasının civa (Hg) stresi altında yetiştirilen mercimekte Hg kaynaklı bitki büyümesindeki gerilemenin iyileştiği ve lipid peroksidasyonunun göstergeleri olan elektrolit sızıntısı ve MDA içeriğini azalttığı tespit edilmiştir. Çalışmada ayrıca, NO ve GR24 uygulamasının mineral alımını artırdığı ve Hg birikimini azalttığı, antioksidan ve glioksilaz enzim aktivitelerini artırdığı, antioksidan savunmayı ve biyokimyasal süreçlerin düzenlenmesine yardımcı olan glioksalaz sistemini artırarak mercimek bitkisini Hg kaynaklı oksidatif baskıya karşı koruduğu rapor edilmiştir (Kapoor ve ark., 2023).

Chen ve ark., (2022) SL'lerin Cd stresi altında kavunda jasmonik asit (JA) biyosentezini düzenlemek için LOX ile ilişkili genleri indüklediğini, flavonoid ile ilişkili genleri (PAL, C4H, 4CL, CHI, F3H, F3H ve FLS) düzenleyerek flavonoid biyosentezini desteklediğini ve redoks genlerinin ifadesini düzenleyerek Cd toksisitesini hafiflettiğini rapor etmişlerdir.

Yüksek Sıcaklık ve SL Uygulamaları

Sürekli değişen çevre bileşenleri arasında, artan ortam sıcaklığı en zararlı streslerden biri olarak kabul edilir. Küresel hava sıcaklığının her on yılda 0,2 °C artacağı ve bu da 2100 yılına kadar mevcut seviyeden 1,8–4,0 °C daha yüksek sıcaklıklara yol açacağı tahmin edilmektedir. Yüksek sıcaklıklar, enzimleri denatüre ederek ve metabolizmalarına çeşitli şekillerde zarar vererek bitkilerde ölüme neden olabilir. Sıcak ve kuru hava ayrıca birçok bitkide su kıtlığına ve stomaların kapanmasına neden olur. Çoğu bitkinin, ısı stresine dayanmalarını sağlayan bir rezerv tepkisi vardır. Çoğu bitkide, yaklaşık 40° C'lik belirli bir sıcaklığın üzerinde, bitki hücreleri protein ısı şoku (ısı şoku

proteini) adı verilen yeterli miktarda özel bir protein sentezlenmeye başlar. Bu ısı şoku proteinleri, enzimleri ve diğer proteinleri çevreleyebilir ve denatürasyonu önlemeye yardımcı olabilir (Argosubekti, 2020). Yüksek sıcaklık stresi, dünya çapında bitki büyümesini, metabolizmasını ve üretkenliğini sınırlayan büyük bir çevresel strestir. Bitki büyümesi ve gelişimi, sıcaklığa duyarlı çok sayıda biyokimyasal reaksiyonu içerir. Bitkilerin yüksek sıcaklığa tepkileri, derecesi ve süresine ve bitki türüne göre değişir. Yüksek sıcaklık stresi altında mahsul bitkilerinin yüksek verimlerini sürdürme yaklaşımları önemli tarımsal hedefler arasında yer almıştır (Hasanuzzaman ve ark., 2013). Yüksek sıcaklık, birçok bitki türünde çimlenme ve çıkışı olumsuz etkileyebilmektedir. Vejetatif gelişme periyodunda yüksek sıcaklığın, fotosentez oranını, karbondioksit asimilasyonunu ve metabolik aktiviteyi azalttığı bildirilmiştir (Jagadish ve ark., 2021). Diğer stresler gibi, yüksek sıcaklık stresi de ürün veriminde önemli bir olumsuz etkiye sahiptir. Yüksek sıcaklık bitkilerde oksidatif stres, lipid peroksidasyonu, membran hasarı, protein yıkımı, enzim inaktivasyonu, pigment ağartma ve DNA ipliklerinin bozulmasına neden olmaktadır (Qu ve ark., 2013).

Sıcaklık stresi altındaki bitkilerin performansının artırılması için teknolojik ve yeni yaklaşımların geliştirilmesi gerekmektedir. Fitohormonlar fizyolojik, morfolojik ve enzimatik tepkileri düzenler ve bitkinin farklı evrelerindeki büyüme ve gelişiminin önemli düzenleyicileridir (Guo ve ark., 2022). Daha yüksek biyoakümülyasyonu nedeniyle SL analogu GR24'ün harici uygulaması, bitkilerde çeşitli abiyotik stres toleranslarının oluşturulması için olası yaklaşımlardan biri olabilir (Bhoi ve ark., 2021). Yürütülen çalışmalarda yüksek sıcaklık stresinde SL uygulamalarının antioksidan aktivitesini ve fotosentetik etkinliği artırarak, ABA katabolik geninin (CYP707A1) ifadesini artırarak, ABA/GA oranını azaltarak, ozmotik ayarlama yaparak, ısı şok proteinlerinin birikimini zenginleştirerek tolerans sağlandığı rapor edilmiştir (Gonai ve ark., 2004; Lechat ve ark., 2015; Omoarelojie ve ark., 2020; Chi ve ark., 2021; Alvi ve ark., 2022; Kleman and Matusova, 2023). Araştırmalar ayrıca, SL'lerin CK, GA ve muhtemelen diğer hormonlarla koordineli bir ağ oluşturarak bitkilerdeki sıcaklık stresini olumlu yönde hafifletebileceğini öne sürmektedir (Tariq ve ark., 2023).

Önceki araştırmalar, GR24'ün enzimatik (SOD, APX ve POX) ve enzimatik olmayan (fenolikler) ROT temizleme mekanizmalarının indüklenmesi yoluyla ROT homeostazının ısı kaynaklı bozulmasını hafifleterek acı bakla fidelerinde ısı stresi toleransını artırabileceğini göstermiştir (Omoarelojie ve ark., 2020). Çalışma ayrıca hem Glioksalaz I hem de II aktiviteleri GR24 tedavisiyle önemli ölçüde arttığından, glioksalaz enzimlerinin GR24 aracılı termo-toleransta yer aldığını bulmuştur. SL sinyal algısının inhibisyonu PSII termo-toleransını sınırlamamıştır; bu da GR24'ün farklı bir sinyal yolu üzerinden çalışabileceğini göstermektedir. Çözünebilir şekerlerin ve prolinin birikmesi ve yaprak su içeriğinin iyileştirilmesi, GR24'ün ozmotik ayarlama yoluyla abiyotik stresi de hafifletebileceğini düşündürmektedir (Omoarelojie ve ark., 2020). SL'lerin bitkilerde kök mimarisini etkileyerek ve module ederek yüksek sıcaklık gibi abiyotik stres koşullarında tolerans kazandırdığı bildirilmiştir (Saeed ve ark., 2017).

GR24'ün kök uçlarındaki hücre bölünmesi ve hücre döngüsü ile ilişkili genlerin ifade desenlerindeki değişimlerin gözlemlenmesiyle, ısı stresine maruz kalmış *Festuca arundinacea*'da Proliferating Cell Nuclear Antigen (PCNA), Cyclin-D2 (CycD2) ve Cyclin-Dependent Kinase B (CDKB) gibi genlerin kök hücre sayısı ve taç köklerinin uzaması üzerindeki yararlı etkileri not edilmiştir (Hu ve ark., 2018).

Lupinus angustifolius L. ile yapılan deneyler, tolfenamik asit (SL reseptörü D14'ün bir SL sinyal yolu inhibitörü) ve tebukonazolün (MAX1'in bir SL biyosentez inhibitörü) uygulamasının stres koşulları altında tohum çimlenme oranı üzerinde ciddi bir olumsuz etkiye sahip olması nedeniyle, SL'lerin çimlenen tohumların ısıya dayanıklılığındaki önemini doğrulamıştır (Waters ve ark., 2012; Omoarelojie ve ark., 2020; Trasoletti ve ark., 2022).

SL aracılı çimlenme düzenlemesi, SL kusurlu *Arabidopsis thaliana* mutantlarında ısı stresi boyunca gösterilmiştir (Tsuchiya ve ark., 2010). GR24'ün harici uygulaması, kontrol stresi olmayan tohumlara kıyasla çimlenme oranında %90'lık ısı stresini iyileştirici etkiyle sonuçlanmıştır. GR24, bitki ısı stresine başa çıkma savunma mekanizmaları olarak antioksidan enzimleri ve glioksalaz sistemlerini başlattığı tespit edilmiştir. GR24 ayrıca fotosistem II işlevini etkileyerek termotoleransa katkıda bulundu, ancak ısı stresini iyileştirici işlevinin SL (D14) sinyal yolundan

ziyade karrikin (KAI2) sinyal yoluna bađlı olduđu öne sürölmektedir (Omoarelojie ve ark., 2020).

Toh ve ark. (2012) tarafından *Arabidopsis thaliana*'nın max mutantının tohum çimlenme tepkisinin ısı stresi altında oldukça hassas olduđu bildirilmiştir. GR24'ün ekzojen uygulanmasının max1-1 mutant fenotiplerini geri kazandırdığı, ancak max2-1'i geri kazandırmadığı belirlenmiştir (Nawaz ve Mussarat 2023).

Besin elementi eksikliği ve SL Uygulamaları

Bitkilerin başarılı bir şekilde büyümeleri ve çođalmaları için karmaşık bir mineral besin dengesine ihtiyaçları vardır. Bitki büyümesi ve gelişimi büyük ölçüde besin maddelerinin bulunabilirliğine bađlıdır; bu nedenle, bitkisel üretimde daha iyi verimlilik sağlamak için besin maddelerinin alımı, taşınması, özümsemesi ve biyolojik etkileşimlerinin dinamiklerini anlamak önemli hale gelmektedir (Kumar ve ark., 2021). Su, oksijen ve karbondioksit ek olarak, tüm bitkiler için 14 mineral element gereklidir. Bunlar arasında azot (N), fosfor (P), potasyum (K), kalsiyum (Ca), kükürt (S) ve magnezyum (Mg) nispeten büyük miktarlarda gereklidir ve bu nedenle makro elementler olarak tanımlanırlar. Buna karşılık, klor (Cl), demir (Fe), bor (B), nikel (Ni), bakır (Cu), manganez (Mn), çinko (Zn) ve molibden (Mo) daha küçük miktarlarda gereklidir. Topraktaki mineral elementlerin bulunabilirliği ve hareketliliği, toprak özelliklerini, mevsimsel ve iklimsel faktörleri, sideroforlar ve organik asitler gibi kök salgılarının yanı sıra rizosfer mikroorganizmalarının varlığına bađlı olarak zaman ve mekana göre önemli ölçüde farklılık gösterebilir (DalCorso ve ark., 2014). Mineral besin maddeleri toprakta düşük konsantrasyonlarda bulunur ve bunların bulunabilirliği toprak pH'ı, besin biyo-fizyokimyasal süreçleri, biyojeokimyasal döngüler, yağış, iklim ve toprak organik maddesi gibi çeşitli çevresel faktörlerden etkilenir (Abbas ve ark., 2021). Besin eksikliği bitkinin genel sağlığını büyük ölçüde etkiler ve karakteristik semptomlar tüm bitki düzeyinde görülebilir hale gelebilir (Karthika ve ark., 2018). Bitkilerin yaşamlarını sürdürürebilmeleri için inorganik besinlere ihtiyaçları vardır ancak çođu zaman besin açısından sınırlı koşullara maruz kalırlar. Bu nedenle, bitkilerde besinlerin rollerinin dođru bir şekilde anlaşılması sürdürülebilir ürün yetiştiriciliği ve sağlıklı ürün büyümesi için hayati önem taşır.

SL'ler, yalnızca bitki gelişim sürecinin deđiştirilmesini deđil, aynı zamanda stres faktörlerinin etkilerini en aza indirmek için diđer organizmalarla iş birliğini de içeren besin stresine karşı süreçlerde rol oynayabilir (Marzec ve ark., 2013). Çalışmalarda besin stresine yanıt olarak kök mimarisinin deđişiminin SL'ye bađlı olduđu gösterilmiştir (Merzec and Melzer, 2018).

Araştırmalar, SL-eksik mutantlar kullanılarak SL'lerin bitki hormonu olarak sürgün ve kök mimarisini düzenleyen yeni fonksiyonları keşfedilmiş; SL-eksik mutantların fenotipleri GR24 uygulamasıyla geri kazandırılmıştır. Bitkiler topraktan mineral besin maddelerini kök organları aracılığıyla alırlar ve dolayısıyla SL üretimi yoluyla kök mimarisinin düzenlenmesi besin maddesi alımını iyileştirmenin önemli stratejilerinden biri olduđu tespit edilmiştir (Yoneyama, 2019). SL'lerin kök ve saçak kök gelişimine, mezokotil uzamasına ve hücre bölünmesi teşvik ederek kök uzamasını sağladıđı, SL biyosentezinde veya sinyallemesinde etkilenen farklı mutantlar üzerindeki çalışmalardan elde edilmiştir (Koltai ve ark., 2010; Arite ve ark., 2012; Koltai, 2011; Hu ve ark., 2010; Foo ve ark., 2011; Marzec and Melzer, 2018).

SL'ler, bitkinin besin stresine verdiđi tepkide önemli rol oynarlar. Fosfor (P) ve azot (N) eksikliği altında farklı türlerde yüksek SL üretimi ve eksüstasyonları gözlemlenmiştir. Bitkiler, sürgün ve kök mimarisini deđiştirerek düşük N ve P konsantrasyonlarına uyum sağlar: toprak üstü kısımların gelişimi dururken, besin emilimini artırmak için kök alanı artar. Bunun nedeni SL'lerin kök gelişimindeki rollerini çevresel koşullara, özellikle N ve/veya P varlığına göre deđiştirebilmelerinden kaynaklanabilir (Merzec and Melzer, 2018).

Yapılan bir çalışmada *Medicago sativa* bitkilerinin, GR24 uygulamasıyla nodül sayısını artırdığı gösterilmiştir (Soto ve ark., 2010). Sanz ve ark. (2015), P ve N eksikliğinde SL'lerin kök uzamasını düzenlemede nitrik oksit (NO) ile birlikte hareket ettiđini tespit etmişlerdir. Ekzojen GR24'ün Cd toksisitesini hafifletmesinin nedeni, ekzojen GR24'ün endojen SL'lerin içeriđini desteklemesi, bazı temel elementler olan Fe (demir), Zn (çinko), Mn (manganez) ve Cu (bakır) alımını artırmasından kaynaklanabileceđi ileri sürölmüştür (Tai ve ark., 2017).

Santoro ve ark. (2020), *Solanum lycopersicum*'da, düşük P'li fidelere kıyasla, ekzojen SL'lerin taze ağırlığı, birincil ve yanıl kök sayısını artırdığını saptamışlardır. Çalışmada, SL uygulamalarının, P eksikliğinde köklerin gelişimi için gerekli olan kök anatomisinde deęişikliğe uğradığını rapor etmişlerdir.

Yoneyama ve ark. (2015) *Lotus japonicus* ve *Sorghum bicolor* bitkilerinde, ortamda besin eksikliği durumunda SL düzeylerinin toprak üstü organlardan ziyade öncelikle köklerde arttığını göstermektedir. Çalışmalar, SL'lerin besin eksikliği koşullarında bitkilerde fosfor kullanımının verimliliğini en üst düzeye çıkarmak için hareket ettiğini göstermektedir (Umehara 2011). Potasyum eksikliği koşullarında *Vicia faba* L. da özellikle fosfat ve azot eksikliği koşullarıyla karşılaştırıldığında, SL'lerin artan bir eksüdasyon göstermediği tespit edilmiştir (Trabelsi ve ark., 2017). Bununla birlikte, P ve N a benzer şekilde, SL uygulamasıyla AMF başarılı bir şekilde kolonize edilerek K bitkiler için daha biyoyararlı hale getirilebilir. Bu nedenle, SL'lerin bu tür besin eksikliğini dolaylı olarak hafifletmeye yardımcı olabileceği bildirilmiştir (Garcia ve Zimmermann, 2014). Kükürt eksikliği olan koşullarda pirinç yetiştirilmenin, SL biyosentezinin artmasına yol açtığı gösterilmiştir (Shindo ve ark., 2018). SL'lerin dięer besin eksiklikleri üzerindeki etkisini karşılaştıran araştırmalar hala ciddi şekilde eksiktir.

Sonuç ve Öneriler

Strigolaktonlar, karotenoid türevi bitki sekonder metabolit molekülleridir. Tohum çimlenmesi, sürgün dallanması, yaprak yaşlanması, kök gelişimi vb. dahil olmak üzere bitkilerin büyüme mekanizmalarını düzenlemek için bitkilerin farklı yönleri üzerine etki ederler. Son yıllarda, SL'ler kuraklık, tuzluluk, besin eksikliği, yüksek sıcaklık ve ağır metaller gibi çeşitli abiyotik streslere bitkilerin adaptasyonunda ve ayrıca bir dizi fizyolojik ve moleküler sürecin kontrolünde önemli rolleri nedeniyle muazzam bir ilgi görmüştür. Tüm bu sonuçlar SL'lerin modern tarımdaki önemli etkisinin olabileceğini göstermektedir. Bu nedenle, SL'lerin uygulanması, sürdürülebilir tarımın gelişen ilkeleriyle tutarlı yeni yaklaşımların ve teknolojilerin yaratılması için önemli bir uygulama olabilir. Bununla birlikte, SL'lerin biyosentezi, fonksiyonları ve biyolojik rolleri ile anahtar genler veya enzimler hala tam olarak anlaşılammıştır.

KAYNAKÇA

- Abbas, S., Javed, M. T., Ali, Q., Azeem, M., and Ali, S., 2021. Nutrient deficiency stress and relation with plant growth and development. In *Engineering tolerance in crop plants against abiotic stress* (pp. 239-262). CRC Press.
- Ahemad, M., 2019. Remediation of metalliferous soils through the heavy metal resistant plant growth promoting bacteria: paradigms and prospects. *Arabian Journal of Chemistry*, 12(7), 1365-1377.
- Ahsan, M., Zulfiqar, H., Farooq, M.A., 2023. Strigolactone (GR24) application positively regulates photosynthetic attributes, stress-related metabolites and antioxidant enzymatic activities of ornamental sunflower (*Helianthus annuus* cv. Vincent's Choice) under salinity stress. *Agriculture*. 2023;13(1):50. doi:10.3390/agriculture13010050
- Alder, A., Jamil, M., Marzorati, M., Bruno, M., Vermathen, M., Bigler, P., Ghisla, S., Bouwmeester, H., Beyer, P., Al-Babili, S., 2012. The path from b-carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone. *Science* 335:1348-1351. <https://doi.org/10.1126/science.1218094>
- Ali, A., Shah, T., Haider, G., Awan, M. I., Gohar, M., Munsif, F., and Ahmad, I., 2023. Strigolactone-mediated oxidative stress alleviation in *Brassica rapa* through upregulating antioxidant system under water deficit conditions. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42(8), 4675-4687.
- Alvi, A. F., Sehar, Z., Fatma, M., Masood, A., & Khan, N. A. (2022). Strigolactone: an emerging growth regulator for developing resilience in plants. *Plants*, 11(19), 2604.
- Argosubekti, N. (2020). A review of heat stress signaling in plants. In *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* (Vol. 484, No. 1, p. 012041). IOP Publishing.
- Arite, T., Kameoka, H., Kyojuka, J.,.. Strigolactone positively controls crown root elongation in rice. *J. Plant Growth Regul.* 2012, 31, 165-172.
- Balasubramaniam, T., Shen, G., Esmaeili, N., and Zhang, H. (2023). Plants' response mechanisms to salinity stress. *Plants*, 12(12), 2253.
- Baltacıer, G., Donat, S., and Acar, O., 2023. The effects of exogenous salicylic acid and strigolactone applications on seedling growth and antioxidant activity in tomato seedlings under short-term drought stress. *Journal of the Institute of Science and Technology*, 13(1), 89-101.
- Banerjee, A., Wani, S.H., Roychoudhury, A., 2017. Epigenetic control of plant cold responses. *Front Plant Sci* 8:1643. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.0164>
- Bashir, S., Hussain, Q., Shaaban, M., and Hu, H., 2018. Efficiency and surface characterization of different plant derived biochar for cadmium (Cd) mobility, bioaccessibility and bioavailability to Chinese cabbage in highly contaminated soil. *Chemosphere*, 211, 632-639.
- Bhoi, A., Yadu, B., Chandra, J., Keshavkant, S., 2021. "Contribution of strigolactone in plant physiology, hormonal interaction and abiotic stresses", *Planta*, 254(2), 1-21.
- Bielach, A., Hrtyan, M., and Tognetti, V. B., 2017. Plants under stress: involvement of auxin and cytokinin.

- International journal of molecular sciences*, 18(7), 1427.
- Brewer, P. B., Koltai, H., and Beveridge, C. A., 2013. Diverse roles of strigolactones in plant development. *Mol Plant* 6:18–28. <https://doi.org/10.1093/mp/sss130>.
- Chen, X., Shi, X., Ai, Q., Han, J., Wang, H., and Fu, Q., 2022. Transcriptomic and metabolomic analyses reveal that exogenous strigolactones alleviate the response of melon root to cadmium stress. *Horticultural Plant Journal*, 8(5), 637–649.
- Chi, C., Xu, X., Wang, M., Zhang, H., Fang, P., Zhou, J., and Yu, J., 2021. Strigolactones positively regulate abscisic acid-dependent heat and cold tolerance in tomato. *Horticulture Research*, 8.
- Costa, S. F., Martins, D., Agacka-Moldoch, M., Czubačka, A., and de Sousa Araújo, S., 2018. Strategies to alleviate salinity stress in plants. *Salinity Responses and Tolerance in Plants, Volume 1: Targeting Sensory, Transport and Signaling Mechanisms*, 307–337.
- Danish, S., Hareem, M., Dawar, K., Naz, T., Iqbal, M. M., Ansari, M. J., and Datta, R. (2024). The role of strigolactone in alleviating salinity stress in chili pepper. *BMC Plant Biology*, 24(1), 209.
- Decker, E. L., Alder, A., and Hunn, S., 2017. Strigolactone biosynthesis is evolutionarily conserved, regulated by phosphate starvation and contributes to resistance against phytopathogenic fungi in a moss, *Physcomitrella patens*. *New Phytol* 216:455–468. <https://doi.org/10.1111/nph.14506>.
- DalCorso, G., Manara, A., Piasentin, S., and Furini, A., 2014. Nutrient metal elements in plants. *Metallomics*, 6(10), 1770–1788.
- Ekinci, M., Yildirim, E., Dursun, A., Turan, M., 2012. "Mitigation of salt stress in lettuce (*Lactuca sativa* L. var. Crispa) by seed and foliar 24-epibrassinolide treatments. *Hortscience*, 47(5), 631–636.
- Faisal, M., Alatar, A. A., Doležal, K., and Shekhawat, M. S., 2024. Strigolactone analogue GR24 mediated somatic embryogenesis from leaf tissues of *Santalum album* L. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 60(1), 39–49.
- Faizan, M., Cheng, S. H., Tonny, S. H., and Robab, M. I., 2022. Specific roles of strigolactones in plant physiology and remediation of heavy metals from contaminated soil. *Plant Physiology and Biochemistry*.
- Farooq, M., Hussain, M., Wahid, A., and Siddique, K. H. M., 2012. Drought stress in plants: an overview. *Plant responses to drought stress: From morphological to molecular features*, 1–33.
- Foo, E., and Davies, N.W., 2011. Strigolactones promote nodulation in pea. *Planta* 2011, 234, 1073–1081.
- Fricke, W., Akhilarova, G., Veselov, D., and Kudoyarova, G., 2004. Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate in response to salinity in barley leaves. *Journal of experimental botany*, 55(399), 1115–1123.
- Gao, S., Ouyang, C., Wang, S., Xu, Y., Tang, L., and Chen, F., 2008. Effects of salt stress on growth, antioxidant enzyme and phenylalanine ammonia-lyase activities in *Jatropha curcas* L seedlings. *Plant Soil Environ*. 54:374–381.
- Garcia, K., and Zimmermann, S. D., 2014. The role of mycorrhizal associations in plant potassium nutrition. *Frontiers in Plant Science*, 5, 337.
- Gonai, T., Kawahara, S., Tougou, M., Satoh, S., Hashiba, T., Hirai, N., and Yoshioka, T., 2004. Abscisic acid in the thermoinhibition of lettuce seed germination and enhancement of its catabolism by gibberellin. *Journal of Experimental Botany*, 55(394), 111–118.
- Guo, T., Gull, S., Ali, M. M., Yousef, A. F., Ercisli, S., Kalaji, H. M., and Ghareeb, R. Y., 2022. Heat stress mitigation in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) through foliar application of gibberellic acid. *Scientific Reports*, 12(1), 11324.
- Guo, S., Wei, X., Ma, B., Ma, Y., Yu, Z., and Li, P., 2023. Foliar application of strigolactones improves the desiccation tolerance, grain yield and water use efficiency in dryland wheat through modulation of non-hydraulic root signals and antioxidant defense. *Stress Biology*, 3(1), 54.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M. M., Roychowdhury, R., and Fujita, M., 2013. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *International journal of molecular sciences*, 14(5), 9643–9684.
- Hu, Z., Yan, H., Yang, J., Yamaguchi, S., Maekawa, M., Takamura, I., Tsutsumi, N., Kyojuka, J., and Nakazono, M., 2010. Strigolactones negatively regulate mesocotyl elongation in rice during germination and growth in darkness. *Plant Cell Physiol*. 51, 1136–1142.
- Jagadish, S. K., Way, D. A., and Sharkey, T. D., 2021. Plant heat stress: Concepts directing future research. *Plant, cell & environment*, 44(7), 1992–2005.
- Isayenkov, S.V., and Maathuis, F.J., 2019. Plant salinity stress: Many unanswered questions remain. *Front. Plant Sci.* 10, 80.
- Kapoor, R. T., Ahmad, A., Shakoor, A., Paray, B. A., and Ahmad, P., 2023. Nitric oxide and strigolactone alleviate mercury-induced oxidative stress in *Lens culinaris* L. by modulating glyoxalase and antioxidant defense system. *Plants*, 12(9), 1894.
- Kapoor, R. T., Alam, P., Chen, Y., and Ahmad, P., 2024. Strigolactones in plants: from development to abiotic stress management. *Journal of Plant Growth Regulation*, 43(3), 903–919.
- Karthika, K. S., Rashmi, I., and Parvathi, M. S., 2018. Biological functions, uptake and transport of essential nutrients in relation to plant growth. In: *Plant nutrients and abiotic stress tolerance*. Springer, Singapore, pp 1–49.
- Khan, W., Khan, A., Ullah, A., Haq, S. I. U., Hassan, N., Iqbal, B., and Elansary, H. O., 2023. Insights concerning advancing the agroecological sustainability of salinity tolerance through proteomics profiling of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *South African Journal of Botany*, 158, 142–148.
- Kopecká, R., Kameniarová, M., Černý, M., Brzobohatý, B., and Novák, J., 2023. Abiotic stress in crop production. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(7), 6603.
- Kapulnik, Y., Delaux, P.M., Resnick, N., Mayzlish-Gati, E., Wininger, S., Bhattacharya, C., Delmas, N. S., Combier, J. P., Becard, G., Belausov, E., Beeckman, T., Dor, E., Hershenvorn, J., and Koltai, H., 2011. Strigolactones affect lateral root formation and root-hair elongation in *Arabidopsis thaliana*. *Planta* 233:209–216. <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1310-y>.

- Kleman, J., and Matusova, R., 2023. Strigolactones: Current research progress in the response of plants to abiotic stress. *Biologia*, 78(2), 307-318.
- Kumar, S., Kumar, S., and Mohapatra, T., 2021. Interaction between macro-and micro-nutrients in plants. *Frontiers in Plant Science*, 12, 665583.
- Koltai, H., Dor, E., Hershenhorn, J., Joel, D. M., Weininger, S., Lekalla, S., Shealtiel, H., Bhattacharya, C., Eliahu, E., and Resnick, N., 2010. Strigolactones' effect on root growth and root-hair elongation may be mediated by auxin-efflux carriers. *J. Plant Growth Regul.* 2010, 29, 129–136.
- Kountche, B. A., Jamil, M., and Yonli, D., 2019. Suicidal germination as a control strategy for *Striga hermonthica* (Benth.) in smallholder farms of sub-Saharan Africa. *PLANTS, PEOPLE, PLANET* 1:107–118. <https://doi.org/10.1002/ppp3.32>.
- Lechat, M. M., Brun, G., Montiel, G., Véronési, C., Simier, P., Thoiron, S., and 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, Y., Li, S., Feng, Q., Zhang, J., Han, X., Zhang, L., and Zhou, J., 2022. Effects of exogenous Strigolactone on the physiological and ecological characteristics of *Pennisetum purpureum* Schum. Seedlings under drought stress. *BMC Plant Biology*, 22(1), 578.
- Li, C., Lu, X., Liu, Y., Xu, J., and Yu, W., 2023. Strigolactone alleviates the adverse effects of salt stress on seed germination in cucumber by enhancing antioxidant capacity. *Antioxidants*, 12(5), 1043.
- Ling, F., Su, Q., Jiang, H., Cui, J., He, X., Wu, Z., and Zhao, Y., 2020. "Effects of strigolactone on photosynthetic and physiological characteristics in salt-stressed rice seedlings", *Scientific Reports*, 10(1), 1-8.
- Lovejoy, C., and Smemo, K. A., 2021. Strigolactone significantly increases lead uptake by dwarf sunflower (*Helianthus annuus*). *Bioremediation Journal*, 25(3), 191-196.
- Lu, X., Liu, X., Xu, J., Liu, Y., Chi, Y., Yu, W., and Li, C., 2023. Strigolactone-mediated trehalose enhances salt resistance in tomato seedlings. *Horticulturae*, 9(7), 770.
- Luqman, M., Shahbaz, M., Maqsood, M. F., Farhat, F., Zulfiqar, U., Siddiqui, M. H., and Haider, F. U., 2023. Effect of strigolactone on growth, photosynthetic efficiency, antioxidant activity, and osmolytes accumulation in different maize (*Zea mays* L.) hybrids grown under drought stress. *Plant Signaling & Behavior*, 18(1), 2262795.
- Ma, N., Hu, C., Wan, L., Hu, Q., Xiong, J., and Zhang, C., 2017. Strigolactones improve plant growth, photosynthesis, and alleviate oxidative stress under salinity in rapeseed (*Brassica napus* L.) by regulating gene expression. *Front. Plant Sci.* 8, 1671. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01671>.
- Maggio, A., Raimondi, G., Martino, A., and De Pascale, S., 2007. Salt stress response in tomato beyond the salinity tolerance threshold. *Environ. Exp. Bot.* 59: 276–282.
- Mahajan, S., and Tuteja, N., 2005. Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of biochemistry and biophysics*, 444(2), 139-158.
- Marzec, M., Muszynska, A., and Gruszka, D., 2013. The role of strigolactones in nutrient-stress responses in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(5), 9286-9304.
- Marzec, M., and Melzer, M., 2018. Regulation of root development and architecture by strigolactones under optimal and nutrient deficiency conditions. *International journal of molecular sciences*, 19(7), 1887.
- Mehrabi, S. S., Sabokdast, M., Bihamta, M. R., Soorni, J., and Mirmazloum, I., 2024. Strigolactone-mediated amelioration of salinity stress in bread wheat: insights from phytochemical and ion channels related genes expression analyses. *Plant Stress*, 11, 100324.
- Mickelbart, M. V., Hasegawa, P. M., Bailey-Serres, J., 2015. Genetic mechanisms of abiotic stress tolerance that translate to crop yield stability. *Nature Reviews Genetics*. 16: 237–251.
- Min, Z., Li, R., Chen, L., Zhang, Y., Li, Z., Liu, M., Ju, Y., and Fang, Y., 2018. Alleviation of drought stress in grapevine by foliar-applied strigolactones. *Plant Physiol Biochem* 135:99–110. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.11.037>.
- Min, Z., Li, R., Chen, L., Zhang, Y., Li, Z., Liu, M., and Fang, Y., 2019. Alleviation of drought stress in grapevine by foliar-applied strigolactones. *Plant physiology and biochemistry*, 135, 99-110.
- Mostofa, M. G., Li, W., Nguyen, K. H., Fujita, M., and 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.
- Mostofa, M. G., Ha, C. V., and Rahman, M. M., 2021. Strigolactones modulate cellular antioxidant defense mechanisms to mitigate arsenate toxicity in rice shoots. *Antioxidants* 10:1815. <https://doi.org/10.3390/antiox10111815>.
- Munns, R., and Tester, M., 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59: 651–681.
- Naser, V., and Shani, E., 2016. Auxin response under osmotic stress. *Plant molecular biology*, 91(6), 661-672.
- Nawaz, G., and Mussarat, S., 2023. Strigolactone in Abiotic Stress Tolerance of Crop Plants. In *Strigolactones, Alkamides and Karrikins in Plants* (pp. 75-86). CRC Press.
- Niu, K., Zhang, R., and Zhu, R., 2021. Cadmium stress suppresses the tillering of perennial ryegrass and is associated with the transcriptional regulation of genes controlling axillary bud outgrowth. *Ecotoxicol Environ Saf* 212:112002. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112002>.
- Omoarelojie, L. O., Kulkarni, M. G., Finnie, J. F., Pospíšil, T., Strnad, M., and Van Staden, J., 2020. Synthetic strigolactone (rac-GR24) alleviates the adverse effects of heat stress on seed germination and photosystem II function in lupine seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*, 155, 965-979.
- Osakabe, Y., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K., and Tran, L. S. P., 2014. ABA control of plant macroelement membrane transport systems in response to water deficit and high salinity. *New Phytologist*, 202(1), 35-49.
- Pandey, A., Sharma, M., and Pandey, G. K., 2016. Emerging roles of strigolactones in plant responses to stress and development. *Frontiers in Plant Science*, 7, 434.

- Parida, A. K., and Das, A. B., 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicol. Environ. Safe.* 60:324–349.
- Prasad, M. N. V., and Strazalka, K., 2002. *Physiology and biochemistry of metal toxicity and tolerance in plants.* Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 432 p. ISBN 1-40-200468-0.
- Raja, V., Qadir, S. U., Kumar, N., Alsahli, A. A., Rinklebe, J., and Ahmad, P., 2023. Melatonin and strigolactone mitigate chromium toxicity through modulation of ascorbate-glutathione pathway and gene expression in tomato. *Plant Physiology and Biochemistry*, 201, 107872.
- Raja, V., Singh, K., Qadir, S. U., Singh, J., and Kim, K. H., 2024. Alleviation of cadmium-induced oxidative damage through application of zinc oxide nanoparticles and strigolactones in *Solanum lycopersicum* L. *Environmental Science: Nano.*
- Ren, C. G., Kong, C. C., and Xie, Z. H., 2018. Role of abscisic acid in strigolactone-induced salt stress tolerance in arbuscular mycorrhizal *Sesbania cannabina* seedlings. *BMC Plant Biology* 18: 74.
- Ruiz-Lozano, J. M., Aroca, R., Zamarreno, A. M., Molina, S., Andreo-Jimenez, B., Porcel, R., Garcia-Mina, J. M., Ruyter-Spira, C., and Lopez Raez, J. A., 2016. Arbuscular mycorrhizal symbiosis induces strigolactone biosynthesis under drought and improves drought tolerance in lettuce and tomato. *Plant Cell Environ* 39:441–452. <https://doi.org/10.1111/pce.12631>.
- Qiu, C. W., Zhang, C., and Wang, N. H., 2021. Strigolactone GR24 improves cadmium tolerance by regulating cadmium uptake, nitric oxide signaling and antioxidant metabolism in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Environ Pollut* 273:116486. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.116486>.
- Qu, A. L., Ding, Y. F., Jiang, Q., and Zhu, C., 2013. Molecular mechanisms of the plant heat stress response. *Biochemical and biophysical research communications*, 432(2), 203-207.
- Saeed, W., Naseem, S., and Ali, Z., 2017. Strigolactones biosynthesis and their role in abiotic stress resilience in plants: a critical review. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1487.
- Sattar, A., Ul-Allah, S., and Ijaz, M., 2021. Exogenous application of strigolactone alleviates drought stress in maize seedlings by regulating the physiological and antioxidants defense mechanisms. *Cereal Res Commun* 50:263–272. <https://doi.org/10.1007/s42976-021-00171-z>.
- Sattar, A., Ul-Allah, S., Ijaz, M., Sher, A., Butt, M., Abbas, T., and Alharbi, S. A., 2022. “Exogenous application of strigolactone alleviates drought stress in maize seedlings by regulating the physiological and antioxidants defense mechanisms”, *Cereal Research Communications*, 50(2), 263-272.
- Sanz, L., Albertos, P., Mateos, I., Sanchez-Vicente, I., Lechon, T., Fernandez-Marcos, M., and Lorenzo, O., 2015. Nitric oxide (NO) and phytohormones crosstalk during early plant development. *J. Exp. Bot.* 66, 2857–2868.
- Sedaghat, M., Sarvestani, Z. T., Emam, Y., Bidgoli, A. M., and Sorooshzadeh, A., 2020. Foliar-applied GR24 and salicylic acid enhanced wheat drought tolerance. *Russian Journal of Plant Physiology*, 67, 733-739.
- Santoro, V., Schiavon, M., Gresta, F., Ertani, A., Cardinale, F., Sturrock, C. J., Celi, L., and Schubert, A., 2020. Strigolactones control root system architecture and tip anatomy in *Solanum lycopersicum* L. plants under P starvation. *Plants* 9:612. <https://doi.org/10.3390/plant9050612>.
- Seleiman, M. F., Al-Suhaibani, N., Ali, N., Akmal, M., Alotaibi, M., Refay, Y., and Battaglia, M. L., 2021. Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. *Plants*, 10(2), 259.
- Shah, T., Asad, M., Khan, Z., Amjad, K., Alsahli, A. A., and D'amato, R., 2023. Strigolactone decreases cadmium concentrations by regulating cadmium localization and glyoxalase defense system: Effects on nodules organic acids and soybean yield. *Chemosphere*, 335, 139028.
- Shahzad, K., Danish, S., Mubeen, S., Dawar, K., Fahad, S., Hasnain, Z., and Almoallim, H. S., 2024. Minimization of heavy metal toxicity in radish (*Raphanus sativus*) by strigolactone and biochar. *Scientific Reports*, 14(1), 13616.
- Sharma, P., Jha, A. B., and Dubey, R. S., 2024. Strigolactones: Coordination with other Phytohormones and Enhancement of Abiotic Stress Responses. *Environmental and Experimental Botany*, 105782.
- Shindo, M., Shimomura, K., Yamaguchi, S., and Umehara, M., 2018. Upregulation of DWARF27 is associated with increased strigolactone levels under sulfur deficiency in rice. *Plant Direct* 2:e00050. <https://doi.org/10.1002/pld3.50>.
- Shu, H., Xu, K., Li, X., Liu, J., Altaf, M. A., Fu, H., and Wang, Z., 2024. Exogenous strigolactone enhanced the drought tolerance of pepper (*Capsicum chinense*) by mitigating oxidative damage and altering the antioxidant mechanism. *Plant Cell Reports*, 43(4), 106.
- Song, M., Zhou, S., Hu, N., Li, J., Huang, Y., Zhang, J., and He, D., 2023. Exogenous strigolactones alleviate drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) by promoting cell wall biogenesis to optimize root architecture. *Plant Physiology and Biochemistry*, 204, 108121.
- Soto, M. J., Fernandez-Aparicio, M., Castellanos-Morales, V., Garcia-Garrido, J. A., Delgado, M. J., and Vierheilig, H., 2010. First indications for the involvement of strigolactones on nodule formation in alfalfa (*Medicago sativa*). *Soil Biol. Biochem.* 42, 383–385.
- Stavi, I., Thevs, N., and Priori, S., 2021. Soil salinity and sodicity in drylands: A review of causes, effects, monitoring, and restoration measures. *Front. Environ. Sci.* 330, 712831.
- Tai, Z., Yin, X., Fang, Z., Shi, G., Lou, L., and Cai, Q., 2017. Exogenous GR24 alleviates cadmium toxicity by reducing cadmium uptake in switchgrass (*Panicum virgatum*) seedlings. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 14(8), 852.
- Talaat, N. B., and Shawky, B. T., 2016. Dual application of 24-epibrassinolide and spermine confers drought stress tolerance in maize (*Zea mays* L.) by modulating polyamine and protein metabolism. *Journal of Plant Growth Regulation*, 35(2), 518-533.

- Tariq, A., Ullah, I., Sardans, J., Graciano, C., Mussarat, S., Ullah, A., ... & Peñuelas, J. (2023). Strigolactones can be a potential tool to fight environmental stresses in arid lands. *Environmental Research*, 229, 115966.
- Toh, S., Kamiya, Y., Kawakami, N., Nambara, E., McCourt, P., and Tsuchiya, Y., 2012. Thermoinhibition uncovers a role for strigolactones in *Arabidopsis* seed germination. *Plant Cell Physiol* 53:107–117. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr176>.
- Trabelsi, I., Yoneyama, K., and Abbes, Z., 2017. Characterization of strigolactones produced by *Orobanche foetida* and *Orobanche crenata* resistant faba bean (*Vicia faba* L.) genotypes and effects of phosphorous, nitrogen, and potassium deficiencies on strigolactone production. *South Afr J Bot* 108:15–22. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.09.009>.
- Trasoletti, M., Visentin, I., Campo, E., Schubert, A., and Cardinale, F., 2022. Strigolactones as a hormonal hub for the acclimation and priming to environmental stress in plants. *Plant, Cell & Environment*, 45(12), 3611-3630.
- Tsuchiya, Y., Vidaurre, D., Toh, S., Hanada, A., Nambara, E., Kamiya, Y., Yamaguchi, S., and McCourt, P., 2010. A small-molecule screen identifies new functions for the plant hormone strigolactone. *Nat Chem Biol* 6:741–749. <https://doi.org/10.1038/nchembio.435>.
- Umehara, M., 2011. Strigolactone, a key regulator of nutrient allocation in plants. *Plant Biotechnol* 28:429–437. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.11.1109a>.
- Xie, Y., Liu, Y., Ma, M., Zhou, Q., Zhao, Y., and Zhao, B., 2020. *Arabidopsis* *FHY3* and *FAR1* integrate light and strigolactone signaling to regulate branching. *Nat. Commun.* 11:1955. doi: 10.1038/s41467-020-15893-7.
- van Zeijl, A., Liu, W., Xiao, T. T., Kohlen, W., Yang, W. C., Bisseling, T., and Geurts, R., 2015. “The strigolactone biosynthesis gene *DWARF27* is co-opted in rhizobium symbiosis”, *BMC Plant Biology*, 15(1), 1-15.
- Visentin, I., Pagliarani, C., Deva, E., Caracci, A., Turečková, V., Novák, O., and Cardinale, F., 2020. A novel strigolactone-miR156 module controls stomatal behaviour during drought recovery. *Plant, cell & environment*, 43(7), 1613-1624.
- Yadav, S., Modi, P., Dave, A., Vijapura, A., Patel, D., and Patel, M., 2020. Effect of Abiotic Stress on Crops. *IntechOpen*. doi: 10.5772/intechopen.88434.
- Yang, Y., Zheng, Q., Zhou, K., Xiao, Y., Huang, C., Hu, R., and Wang, J., 2024. Effects of exogenous strigolactone on the cadmium accumulation in *Galinsoga parviflora* Cav. *Chemistry and Ecology*, 40(3), 292-304.
- Yildirim, E., Ekinci, M., Turan, M., Dursun, A., Kul, R., and Parlakova, F., 2015. Roles of glycine betaine in mitigating deleterious effect of salt stress on lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Arch. Agron. Soil Sci.* 61: 1673-1689.
- Yoneyama, K., 2019. How do strigolactones ameliorate nutrient deficiencies in plants?. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 11(8), a034686.
- Yoneyama, K., Kisugi, T., Xie, X., Arakawa, R., Ezawa, T., Nomura, T., and Yoneyama, K., 2015. Shoot derived signals other than auxin are involved in systemic regulation of strigolactone production in roots. *Planta* 241:687–698. <https://doi.org/10.1007/s00425-014-2208-x>.
- Wani, K. I., Zehra, A., Choudhary, S., Naeem, M., Khan, M., Castroverde, C. D. M., and Aftab, T., 2021. “Mechanistic insights into strigolactone biosynthesis, signaling, and regulation during plant growth and development”. *Journal of Plant Growth Regulation*. 40(5), 1836-1852.
- Wani, K. I., Zehra, A., Choudhary, S., Naeem, M., Khan, M., Khan, R., and Aftab, T., 2022. Exogenous Strigolactone (GR24) Positively Regulates Growth, Photosynthesis, and Improves Glandular Trichome Attributes for Enhanced Artemisinin Production in *Artemisia annua*. *Journal of Plant Growth Regulation*. 1-10.
- Wani, K. I., Naeem, M., Khan, M. M. A. and Aftab, T., 2023. Insights into strigolactone (GR24) mediated regulation of cadmium-induced changes and ROS metabolism in *Artemisia annua*. *J. Hazard Mater.* 448, 130899.
- Waters, M. T., Scaffidi, A., Flematti, G. R., and Smith, S. M., 2012. Karrikins force a rethink of strigolactone mode of action. *Plant signaling & behavior*, 7(8), 969-972.
- Wu, F., Gao, Y., Yang, W., Sui, N., and Zhu, J., 2022. Biological functions of strigolactones and their crosstalk with other phytohormones. *Frontiers in Plant Science*, 13, 821563.
- Zhang, H., Zhao, Y., and Zhu, J.K., Thriving under stress: How plants balance growth and the stress response. *Dev. Cell* 2020, 55, 529–543.
- Zhang, H., Zhu, J., Gong, Z., and Zhu, J. K., 2022. Abiotic stress responses in plants. *Nat. Rev. Genet.* 23, 104–119.
- Zhang, Y., Xu, J., Li, R., Ge, Y., Li, Y., and Li, R., 2023. Plants’ response to abiotic stress: Mechanisms and strategies. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(13), 10915.
- Zhao, J., Qin, G., Liu, X., Li, J., Liu, C., Zhou, J., and Liu, J., 2022. Genome-wide identification and expression analysis of *HAK/KUP/KT* potassium transporter provides insights into genes involved in responding to potassium deficiency and salt stress in pepper (*Capsicum annuum* L.). *3 Biotech*, 12(3), 1-14.
- Zhou, H., Shi, H., Yang, Y., Feng, X., Chen, X., Xiao, F., and Guo, Y., 2024. Insights into plant salt stress signaling and tolerance. *Journal of Genetics and Genomics*, 51(1), 16-34.
- Zhou, X., Tan, Z., and Zhou, Y., 2022. Physiological mechanism of strigolactone enhancing tolerance to low light stress in cucumber seedlings. *BMC Plant Biol* 22:30. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03414-7>.
- Zulfiqar, H., Shahbaz, M., Ahsan, M., Nafees, M., Nadeem, H., Akram, M., and Fahad, S., 2021. Strigolactone (GR24) induced salinity tolerance in sunflower (*Helianthus annuus* L.) by ameliorating morpho-physiological and biochemical attributes under in vitro conditions. *Journal of Plant Growth Regulation*, 40(5), 2079-2091.