

<https://doi.org/10.15407/frg2024.05.371>

УДК 579.262: 632.531

БІОЛОГІЧНА РОЛЬ СТРИГОЛАКТОНІВ

В.О. СТОРОЖЕНКО

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: vstoro@ukr.net*

В огляді розглядаються історичні аспекти відкриття стриголактонів, формування й розширення уявлень про їхню фізіологічну роль, класифікація природних стриголактонів та їх ізомерів, видоспецифічність, головні структурні особливості, участь в адаптації рослин до дії стресових чинників і взаємодія з іншими фітогормонами. Відзначено, що стриголактони мають специфічний вплив на різні види рослин-паразитів. Різноманітність фізіологічних функцій стриголактонів наведена для багатьох систем рослинних організмів. Доведено, що вони беруть участь у формуванні кореневої системи, зокрема, в рості первинного та бічних коренів, їх густоти, розвитку адвентивних коренів, збільшенні густоти й довжини кореневих волосків. Водночас механізми транспорту стриголактонів від коренів до пагонів залишаються недослідженими. Стриголактони полегшують симбіоз рослини-хазяїна з актиноміцетами на рівні ризосфери. Окремо в огляді розглядається роль стриголактонів у формуванні надземної частини рослин — рості пазушних бруньок, розгалуженні стебла, рості міжвузлів, формуванні кутів розгалуження та рості стебел рослин, зубчастості листків. Відзначено, що роль стриголактонів у репродуктивному розвитку рослин досі залишається нез'ясованою, хоча в стриголактон-дефіцитних мутантів генеративні органи часто зменшені та деформовані. Крім того, стриголактони контролюють процеси цвітіння та бульбоутворення. Багатогранною є роль стриголактонів в адаптації рослин до дії стресових чинників, здебільшого до нестачі елементів мінерального живлення та осмотичного стресу. Окремо висвітлюється, що відкриття синтетичних аналогів стриголактонів створило можливості розробки нових агротехнологій контролювання бур'янів, хоча вони іноді мають низку недоліків, пов'язаних як з їх хімічними властивостями, так і з економічною доцільністю застосування цих аналогів. Розглядається взаємодія стриголактонів з іншими фітогормонами. Зокрема, синтез стриголактонів залежить від ауксинів, а в стриголактон-дефіцитних мутантів збільшується транспорт останніх. Водночас стриголактони та цитокініни здійснюють протилежний вплив на рослини на рівні багатьох фізіологічних процесів, наприклад, росту й розгалуження пагонів і старіння листків. Стриголактони й абсцизова кислота спільно координують механізми захисту рослин від дії посухи. Результати досліджень біологічної ролі стриголактонів і впливу їх синтетичних аналогів на рослинний організм можуть створити основу для розробки нових високопродуктивних агротехнологій.

Ключові слова: стриголактони, фітогормони, абіотичні чинники, рослина-паразит, рослина-хазяїн.

Цитування: Стороженко В.О. Біологічна роль стриголактонів. *Фізіологія рослин і генетика*. 2024. 56, № 5. С. 371—398.
<https://doi.org/10.15407/frg2024.05.371>

На сучасному етапі розвитку агробіології разом із застосуванням гербіцидів наявні альтернативні способи контролю бур'янів, які базуються на екзогенному регулюванні процесів хибного «розпізнавання» ними сигналів рослини-хазяїна для активації росту рослин-паразитів та їх знешкодження до появи сходів основної культури [1].

Історія відкриття метаболітів, які беруть участь у передаванні сигналів «розпізнавання» паразитом рослини-хазяїна починається в 1966 р. Тоді вперше було виділено сполуку з корневих ексудатів бавовнику (*Gossypium hirsutum* L.), яка мала стимулювальний вплив на проростання насіння кореневого паразитичного бур'яну *Striga lutea* Lour., хоча сам бавовник не був рослиною-хазяїном для нього [2]. Сполуку назвали стриголом, а її структура була ідентифікована через 6 років [3]. Вона була першою з групи сполук, які лише через 30 років отримали колективну назву «стриголактони» (СЛ), і які спочатку розглядалися лише як стимулятори проростання паразитичних рослин роду *Striga* [4]. Біологічна активність СЛ, як з'ясувалося пізніше, проявилася в якості негативного регулятора розгалуження надземної частини рослин, у регуляції симбіотичних відносин [5, 6].

Одночасно відбувався пошук чинників, які є критичними у встановленні зв'язку між рослиною-хазяїном і паразитом. Тільки в 2005 р. групою японських вчених було експериментально доведено, що цими факторами є СЛ [7, 8]. У підсумку в 2008 р. після кількох десятиліть досліджень, СЛ, завдяки їхній багатофункціональності, були виділені в новий клас фітогормонів [9].

Природні стриголактони та їхня класифікація. Природні СЛ є похідними каротиноїдів зі структурою, що складається з консервативного бутенолідного кільця (D-кільце), яке пов'язане в певній стереохімічній конфігурації (R-конфігурація) з другим, варіабельним фрагментом. На основі будови цього фрагмента СЛ розділяють на канонічні, якщо вони представлені як консервативний трициклічний лактон (ABC-кільце) (рис. 1) і неканонічні, якщо це інша структура (рис. 2) [10–14]. Прикладами останніх є метилкарлактоноат [15], геліолактон [16], зеалактон, зеапіранолактон [17, 18] та авенаол [19]. На сьогодні описано понад 30 природних СЛ [20], і в майбутньому можна очікувати збільшення кількості нових відкритих СЛ.

Оскільки перші СЛ були виділені не з безпосередньо рослини-хазяїна для стриги, з'явилися деякі докази, що вони не є фактичними стимуляторами її проростання [2]. Але згодом стригол був ідентифікований також в інших рослин, зокрема, проса (*Panicum miliaceum* L.), сорго (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) і кукурудзи (*Zea mays* L.), безпосередніх хазяїв для *Striga*. Окремі СЛ, наприклад виділені з корневих ексудатів кукурудзи, не ідентифіковані й дотепер [21].

У подальшому в коренях сорго та вігні (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) виявили два нових СЛ, структурно споріднених зі стриголом, сорголактоном й електролом [22]. Оробанхол, нарівні з електролом, був першим стимулятором проростання *Orobanchе* в конюшини червоної (*Trifolium pratense* L.) [23]. Цей факт вперше довів, що СЛ індують проростання насіння як *Striga*, так і *Orobanchе*. Пізніше електрол був структурно ідентифікований як оробанхілацетат, який не є ізомером стриголу [24].

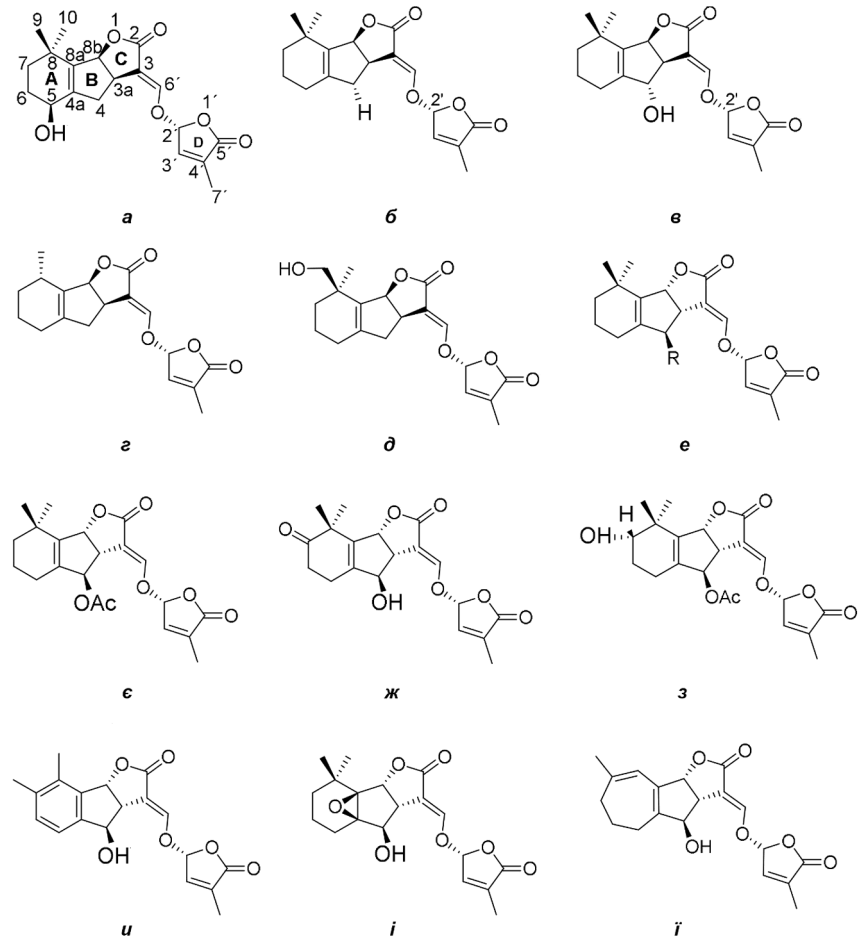


Рис. 1. Структурні формули найпоширеніших канонічних стриголактонів: *a* — стригол, *б* — дезоксистригол, *в* — гідроксидезоксистригол, *г* — сорголактон, *д* — соргомол, *е* — оробанхол, *є* — оробанхілацетат, *ж* — оксіоробанхол, *з* — гідроксіоробанхілацетат, *и* — соланакол, *і* — фабакол, *ї* — медикаол

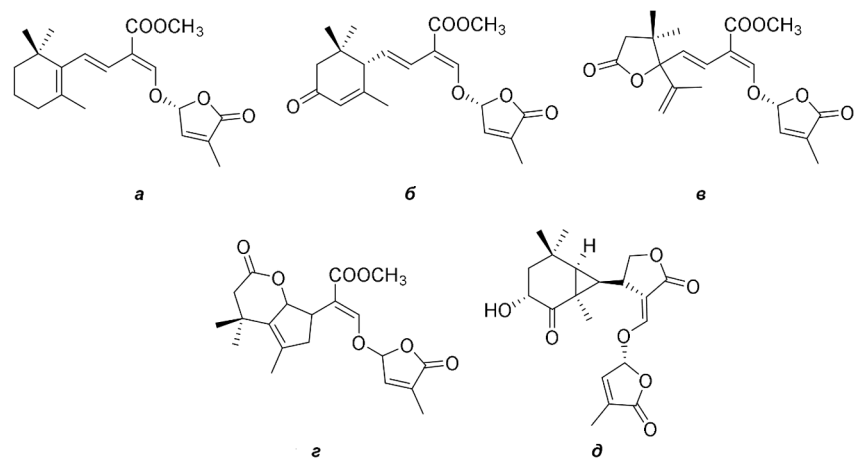


Рис. 2. Структурні формули неканонічних стриголактонів: *a* — метилкарлактоноат, *б* — геліолактон, *в* — зеалактон, *г* — зеапіранолактон, *д* — авенаол

Соргомол, який є ізомером оробанхолу, виділений з корневих ексудатів сорго, синтезується одно- та дводольними рослинами [24]. СЛ 7-оксооробанхол, 7-оксооробанхілацетат і 7-гідроксіоробанхілацетат були виділені з льону (*Linum usitatissimum* L.) [25] і також виявлені в різних видів рослин, зокрема в огірка (*Cucumis sativus* L.) [26]. Види пасльонових, такі як тютюн (*Nicotiana tabacum* L.) і томат (*Solanum lycopersicum* L.), синтезують соланакол і соланацилацетат — унікальні СЛ, що містять бензольне кільце [26, 27]. Фабакол та фабацилацетат, виявлені в гороху (*Pisum sativum* L.), містять епоксидну групу [25]. Медикаол, ізомер дидегідрооробанхолу, що містить семи-членне А-кільце, був виявлений у корневих ексудатах люцерни усиченої (*Medicago truncatula* Gaertn.) [28].

Певні СЛ виконують різні біологічні функції для деяких симбіонтів. Наприклад, оробанхол активно індукуює розгалуження гіф у мікоризного гриба *Gigaspora margarita*, але повільно — проростання насіння паразитичної стриги єгипетської (*Striga hermontyca* Benth.), хоча, водночас є причиною високого рівня проростання насіння рослин інших родів, зокрема *Orobanchae* spp. і *Phelipanche* spp. Стригол у концентрації 0,01 нМ спричинює 100 % проростання *S. hermontyca* Benth. Висока біологічна активність притаманна соланаколу та оробанхілацетату. Вони спричинювали 95 %-ий ефект проростання насіння вовчка малого (*Orobanchae minor* Sm.) та 80 %-й вовчка гіллястого (*Orobanchae ramosa* L.). На *Striga gesnerioides* (Will.) оробанхол й оробанхілацетат проявляють помірну активність, проте стригол, 5-дезоксистригол, сорголактон і соргомол взагалі на ній неактивні [29].

На тепер для окремих видів схарактеризовано багато різних молекулярних форм СЛ [15, 20, 21], що імовірно, є причиною різноманітності їх біологічних функцій [22], а модифікації молекулярної структури СЛ змінюють їхню біологічну активність. Наприклад, для вігні та червоної конюшини ент-20-епі-оробанхол і його ацетильоване похідне по-різному активували проростання насіння рослин-паразитів [23].

Біосинтез і катаболізм СЛ. До розгляду СЛ як нового класу фітогормонів, експерименти з використанням каротиноїддефіцитних мутантів довели, що біосинтез СЛ відбувається через каротиноїдний шлях [14, 24]. Так, мутанти арабідопсису *max3* й *max4*, гороху *rms5* і *rms1* та рису *d17* і *d10*, які були дефектні за каротиноїдрозщеплювальною діоксигеназою 7 (CCD7) і CCD8 відповідно, були визнані мутантами з дефіцитом СЛ [25]. Потім виявили, що залізовмісний білок в арабідопсису AtD27 бере участь у біосинтезі СЛ [26]. Одночасно був проведений революційний біохімічний аналіз *in vitro* з використанням рекомбінантних білків D27, CCD7 і CCD8 у рослин арабідопсису [27]. Виявилося, що ланцюг реакцій цих трьох білків забезпечує біосинтез неканонічної СЛ-подібної сполуки, карлактону з транс- β -каротину через 9-цис- β -каротин і 9-цис- β -апо-10'-каротиналь [27]. А пізніше в експериментах із використанням карлактонів, мічених стабільним ізотопом, виявили, що карлактон перетворюється на 4-дезоксіоробанхол (4DO) та оробанхол, які обидва є ендогенними канонічними СЛ рису, що доводить те, що карлактони є проміжними продуктами біосинтезу СЛ *in vivo* [28].

Підродина CYP711A цитохром-Р450-оксигенази виконує функцію перетворення карлактону як в канонічні, так і в неканонічні СЛ. На рослинах арабідопсису була вперше виявлена участь CYP711A в біосинтезі СЛ [28]. Пізніше було встановлено, що залізохелатуючий білок DWARF27 (D27) є ще одним компонентом шляху біосинтезу СЛ [29–31]. Водночас шляхи біосинтезу канонічних і неканонічних СЛ до кінця не досліджені й відрізняються на різних етапах синтезу для окремих молекулярних форм СЛ [24].

Нещодавно на рослинах арабідопсису було частково досліджено механізми катаболізму СЛ. Спочатку був виявлений гідролітичний фермент карбоксилестераза 15 (CXE15) як фермент гідролізу СЛ [32], а пізніше з'ясувалося, що в цьому процесі бере участь не лише карбоксилестераза 15 (CXE15), а й карбоксилестераза 20 (CXE20). Згодом визначені рентгенівські кристалічні структури молекул цих ферментів для з'ясування механізмів фермент-субстратного зв'язування в процесі гідролітичного розщеплення СЛ. N-кінцеві області CXE15 і CXE20 мають різноманітні вторинні структури, причому CXE15 характеризується α -спіраллю, а CXE20 — α/β -складкою, їх структурні відмінності регулюють швидкість гідролізу СЛ [33, 34].

Стабільність СЛ. Неканонічні СЛ менш стабільні, ніж канонічні, що є однією з причин чому неканонічні СЛ були схарактеризовані порівняно нещодавно. Наприклад, карлактони швидко розкладаються за висушування й, відповідно, повинні зберігатися в розчині інертних органічних розчинників [35]. Подібна нестабільність спостерігалась і для інших неканонічних СЛ. Водночас канонічні СЛ можна безпечно зберігати й без органічних розчинників, хоча доведено, що канонічні СЛ хімічно нестабільні та швидко розкладаються в ґрунті [36].

Крім того, період напіврозпаду 5-дезоксистриголу (5DS) щодо стабільного канонічного СЛ у воді становив 1,5 доби, але він набагато менший в лужних умовах і, навпаки, триваліший у слабокислих. З огляду на це СЛ залишаються стабільними в ризосфері саме внаслідок слабкого середовища. Нестабільність СЛ у ґрунтовому розчині дає змогу актиноміцетам і рослинам-паразитам використовувати СЛ у якості сигналу про наявність коренів рослини-хазяїна [37]. Окрім того, різноманітні органічні сполуки, які здебільшого виділяються коренями рослин, захищають СЛ від швидкої деградації [38].

Фізіологічні функції СЛ. Найістотнішою є роль СЛ у формуванні кореневої системи рослин, але фізіологічні ефекти впливу СЛ на їх ріст і розвиток досить суперечливі. Доведено, що СЛ регулюють ріст первинного кореня. СЛ-дефіцитні мутанти арабідопсису і рису (*Oryza sativa* L.) мають укорочений головний корінь, при цьому для першого мутанта характерним є зменшення площі кореневої системи [39].

Обробка рослин GR24, синтетичним аналогом СЛ, спричинювала збільшення довжини головного кореня рослин рису дикого типу, причому на цей ефект впливав також вміст фосфатів і нітратів у середовищі [39]. Але GR24 не для всіх видів індукує цей процес. У люцерни та томата обробка GR24, навпаки, не впливала на довжину коренів, а у *Lotus japonicus* (Regel) K. Larsen в умовах пригнічення

експресії гена біосинтезу СЛ первинний корінь був довший, ніж у рослин дикого типу [40]. В даний час залишається незрозумілим, чому існують міжвидові відмінності в цих ефектах. Водночас нещодавно була доведена сукупна роль СЛ разом з оксидом азоту (NO) у вкороченні первинного кореня рослин арабідопсису за нормальних умов [41].

Проте слід враховувати, що вплив СЛ на ріст головного кореня незначний, на відміну від ауксинів, через які, імовірно, діють СЛ [42]. Оскільки ріст головного кореня контролюють інші фітогормони, ефект СЛ може бути замаскований через відмінності в загальному гормональному статусі в різних видів або за різних умов вирощування.

Доведено, що ріст бічних коренів багатьох видів також регулюється СЛ [39, 40]. Мутанти арабідопсису із порушеною передачею сигналів СЛ мали фенотип із підвищеною щільністю бічних коренів [43]. Але фенотипи мутантів рису та арабідопсису з порушенням біосинтезом СЛ відрізнялися. У першого виду виявляли дефекти розвитку за цією ознакою, в другого вони були відсутні [39].

Зокрема, обробка GR24 рослин арабідопсису дикого типу та рису спричинювала зниження щільності бічних коренів. У арабідопсису ця реакція зумовлена переважно пригніченням росту бічного кореня в його апікальній частині [40]. Обробка енантіомером GR245DS (імітує ендogenous СЛ) призводила до зниження щільності бічних коренів, що доводить роль СЛ у контролі їх розвитку [44].

Також доведено, що СЛ беруть участь у розвитку адвентивних коренів у рослин арабідопсису, гороху та рису [45]. Цікаво, що наведений ефект протилежний для арабідопсису і рису: в першого мутанти біосинтезу й передачі сигналів СЛ мають підвищену здатність до адвентивного росту при загальному зменшенні кількості адвентивних коренів після обробки GR24, а в другого аналогічні мутанти, навпаки, мали коротший корінь, ніж у дикого типу [46].

Наступний процес за участю СЛ у розвитку кореневої системи — це збільшення щільності та довжини кореневих волосків. За умов дефіциту поживних речовин в арабідопсису щільність кореневих волосків була нижчою в мутантів передавання сигналів і біосинтезу СЛ, ніж у рослин дикого типу [47]. Пізніше з'ясувалося, що в умовах дефіциту фосфатів у мутантів двох типів спостерігали коротші кореневі волоски, ніж у рослин дикого типу [48].

Обробка рослин GR24 викликала протилежний процес — подовження кореневих волосків у томатів дикого типу та арабідопсису, але не в люцерни [40]. Водночас детальний аналіз із використанням різних енантіомерів синтетичних СЛ показав, що вони мають сильний вплив на ріст кореневих волосків [49].

Механізм транспорту СЛ від коренів до пагонів досі залишається недослідженим. Початковою гіпотезою було те, що СЛ транспортуються через ксилему [50]. Потім з'ясувалося, що за поглинання коренями рису міченого оробанхолу й 4-дезоксіоробанхолу обидві сполуки були ідентифіковані в пагонах, але не в ксилемному соку, що спростовувало попередню гіпотезу [51]. Показано, що СЛ вивільню-

ються в ризосферу, щоб полегшити симбіоз із актиноміцетами, який підтримується наявністю специфічних переносників [52].

СЛ також є «невловимими інгібіторами розгалуження». Зокрема доведено, що використання GR24 інгібувало ріст пазушних бруньок [25]. На СЛ-дефіцитних та «сигнальних» мутантах було показано, що СЛ сприяють подовженню міжвузлів стебла [53]. В окремих видів, зокрема у *Medicago truncatula*, із сильно розгалуженими пагонами в рослин дикого типу, мутанти з дефіцитом СЛ мали коротші міжвузля за відсутності збільшення розгалуження пагонів [54].

Молекулярні механізми участі СЛ у подовженні міжвузлів ще до кінця не вивчені. ГК сприяє подовженню міжвузлів і діє як на поділ клітин, так і на їх ріст розтягуванням. На рослинах гороху було показано, що СЛ стимулюють подовження міжвузлів, впливають на поділ клітин, і що вони діють незалежно від ГК. Відповідно, коли використовували подвійні мутанти із зміненими рівнями синтезу СЛ та ГК, спостерігалися адитивні ефекти їх впливу на подовження міжвузлів [53].

Кут між гілками й основним стеблом є важливим компонентом будови пагона та істотним під час формування врожайності. Мутанти СЛ арабідопсису мають дуже зменшені кути розгалуження [55], однак для рису спостерігали збільшення кута розгалуження та, водночас, карликовість рослин, посилене розгалуження пагонів і сповільнене старіння листків [56].

Дефіцит СЛ також може впливати на розміри стебел рослин. У СЛ-дефіцитних мутантів арабідопсису знижується швидкість росту камбію. Екзогенна обробка стебел GR24 стимулює поділ клітин у міжпучкових областях і, відповідно, ріст камбію [57].

Доведено вплив СЛ на форму та зубчастість листків. Зокрема, СЛ-дефіцитні мутанти арабідопсису мають кругліші розеткові листки із вкороченими черешками. Цей фенотип відновлюється до рослин дикого типу за блокування репресорів шляху синтезу СЛ [58]. Крім того, обробка GR24 СЛ-дефіцитних мутантів відновлює форму листків [59]. У СЛ-дефіцитних мутантів люцерни ступінь зубчастості листків також знижено. Виявлено, що на листках цих мутантів, оброблених GR24, спостерігалися глибші зубці, ніж у контролі [54].

Остаточна роль СЛ у репродуктивному розвитку досі повністю не з'ясована, хоча гени синтезу СЛ мають вищий рівень експресії в репродуктивних тканинах, зокрема в арабідопсису [60] й томатів [61]. Квіти, плоди та насіння в СЛ-дефіцитних мутантів часто менші, ніж у рослин дикого типу. Наприклад, у СЛ-дефіцитних ліній томатів спостерігали зменшений розмір квіток і плодів. Однак, поки що незрозуміло, чим спричинене це зменшення [62].

Було доведено участь СЛ у контролі часу цвітіння та формування симбіотичного апарату гороху [63]. У петунії зниження синтезу СЛ призводить до формування фенотипів пізнього цвітіння [64], хоча їх не спостерігали у відповідних мутантів арабідопсису, гороху або рису. Лише в деяких із цих мутантів відбувалася затримка цвітіння. У рослин томата та *L. japonicus* з порушенням синтезу СЛ виникали серйозні дефекти форми квіток і плодів [61, 62]. Водночас було по-

казано, що СЛ зменшують тривалість фази цвітіння томатів і генеративного періоду їх розвитку, а рівень СЛ позитивно корелює з кількістю квіток та плодів у рослин цього виду [65].

Роль СЛ в адаптації рослин до дії стресових чинників. Участь СЛ в адаптаційних реакціях рослин на вплив стресових чинників була доведена на підставі спостереження, що синтез СЛ та їх ексудація в ґрунт індукуються абіотичними сигналами [10, 66–71]. Нестача поживних речовин значно впливає на метаболізм СЛ. Найдефіцитнішими для рослин макроелементами є азот (N) і фосфор (P). У більшості вивчених видів низька доступність P у ґрунті індукуює синтез та ексудацію СЛ. У деяких з них накопичення СЛ також спостерігалось за вирощування на ґрунтах з низьким вмістом N [72]. На рослинах *S. lycopersicum* L. спостерігали подовження первинних і бічних коренів за низького вмісту або ж відсутності P у середовищі після екзогенної обробки рослин GR24 [73].

Рослини контролюють симбіози з актиноміцетами та ризобіями у відповідь на доступність поживних речовин: за високого P відбувається сильне пригнічення мікоризації, за високого N — утворення бульб. Однак обробка СЛ не є істотною для такої регуляції симбіозу, спричиненої поживними речовинами [74]. Наприклад, пригнічення мікоризації високим вмістом P не припиняється після обробки GR24 [75]. Отже, СЛ беруть участь у регуляції корисних корневих симбіозів, але метаболізм СЛ, зі свого боку, також регулюється корневим симбіозом, ступінь цієї регуляції залежить від часу після зараження, ступеня колонізації та супутніх стресів [72, 74, 76, 77].

СЛ, очевидно, опосередковують реакції, які, з одного боку, покращують засвоєння мінеральних елементів, а з іншого — допомагають рослині адаптуватися до їх нестачі незалежно від симбіозу. Наприклад, СЛ контролюють розгалуження пагонів та інші зміни росту у відповідь на дефіцит поживних речовин. У рослин рису та арабідопсису в умовах дефіциту елементів мінерального живлення співвідношення корінь/пагін зазвичай збільшується — частково завдяки зменшенню розгалуження пагонів [39, 48, 50, 78, 79]. Крім того, низький рівень P і N сприяють старінню листків і перерозподілу поживних речовин — процесам, що також індукуються СЛ [80].

У разі дефіциту елементів мінерального живлення морфологія коренів змінюється. Зокрема в рису зниження вмісту P або N призводить до збільшення довжини головного кореня та зниження густоти бічних коренів. Ця фізіологічна реакція аналогічна для рослин, оброблених GR24, і порушена в СЛ-дефіцитних мутантів [39]. В арабідопсису дефіцит N призводить до аналогічних реакцій. Навпаки, дефіцит P спричинює гальмування росту первинного кореня й збільшення густоти бічних [81], що сприяє поглинанню поживних речовин у верхньому шарі ґрунту [82]. Мутанти арабідопсису за СЛ, вирощені на низькому рівні P, не мають підвищеної густоти бічних коренів.

В арабідопсису обробка GR24 спричинює збільшення густоти корневих волосків за низького вмісту P [83]. І, навпаки, в СЛ-му-

тантів спостерігали уповільнення збільшення густоти корневих волосків, накопичення антоціанів та знижену індукцію багатьох Р-чутливих генів [39, 48, 84]. Отже, СЛ можуть виконувати подвійну роль у кореновому живленні рослин: з одного боку — у поглинанні елементів живлення, а з іншого — в оптимізації їхнього розподілу в рослинному організмі.

Була доведена роль СЛ у захисті рослин від токсичного стресу. Зокрема, показаний кумулятивний ефект дії СЛ та оксиду азоту (NO) в зменшенні несприятливого впливу миш'яку на рослинах томата [85]. Подальші дослідження необхідні для підтвердження комбінованої ролі СЛ та NO в підвищенні стресостійкості.

Роль СЛ у відповідях на осмотичний стрес була визначена на мутантних рослинах з порушеною передачею сигналу СЛ, а також після ефектів обробки екзогенними аналогами СЛ (GR24) на функціонування продохів. Їх фенотипи характеризуються переважно нижчою чутливістю до АБК та/або порушенням її транспорту. Закриття продохів у відповідь на обробку екзогенною АБК відбувається набагато повільніше і не повністю в СЛ-дефіцитних мутантів порівняно з відповідними дикими типами, але молекулярні механізми, що знаходяться в основі цих процесів, залишаються невідомими [86, 87]. У той самий час пригнічення синтезу СЛ інгібітором TIS108 в умовах посухи індукувало зниження посухостійкості костриці очеретяної (*Festuca arundinacea* Schreb.), що узгоджується з описаною вище концепцією [88].

Синтетичні аналоги СЛ. Можливість використання СЛ як активаторів масового проростання насіння рослин-паразитів у промислових посівах із метою їх швидкого знищення до появи сходів агрокультур привертає значний інтерес. Але, оскільки природні СЛ мають складну структуру і містять кілька стереогенних центрів, їх екстракція або синтез у промислових масштабах, необхідних для реалізації цих можливостей, є занадто багатостадійними, енерговитратними, і, як наслідок, дуже вартісними процесами [89]. Також є певні прогалини в знаннях щодо «нецільових» ефектів застосування СЛ і проблем у законодавстві, які регулюють їх цільове використання [90].

Синтетичні аналоги СЛ доступніші для масового виробництва та хімічно стійкі. Рацемічний GR24 (GR24), що вище часто згадувався, є одним з найпоширеніших на сьогодні аналогів СЛ. Він уперше був отриманий групою Джеральда Розбері з університету Сассекса в Брайтоні, США [91]. Нині GR24 вважається універсальним аналогом СЛ, стандартом у більшості біологічних тестів. Пізніше фталімідний аналог СЛ неймеген-1 (Nijmegen-1) був синтезований Званенбургом із колегами в університеті Неймегена в Нідерландах [92].

Як з'ясувалося згодом, іміноаналоги СЛ також мають здатність до активації проростання насіння стриги єгипетської (*Striga hermontica*), заразики малої (*Orobancha minor*) і заразики городчастої (*O. crenata*), але не стриги геснерієвидної (*Striga hesnerioides*) [93].

Дослідження останніх років доводять ефективність екзогенної обробки рослин GR24 для оптимізації як ключових ланок їх метаболізму [94, 95], так і, часом, анатомічної структури окремих органів за стресових умов [95].

Ще однією групою міметиків СЛ є бутеноліди, що не містять оксиметиленової або оксіімінної групи. До них належать дебранони (від англ. debranching furanones — фуранони, що пригнічують розгалуження), які є заміщеними 5-феноксibuтенолідами [96], похідні сахарину, бензойної кислоти [97], тіоаналоги 4-метилдебранонів [98], похідні 4-гідроксикумарину, димедону [9], уретани (Т-2 та десятки інших подібних сполук).

Синтезовано також нові аналоги GR24. Так, іміно-GR24 проявляв середню активність при пророщуванні насіння *S. hermontica* й був неактивним щодо інших досліджених *Striga* spp. та *Orobanchе* spp. [93], а 3,6'-дигідро-GR24 проявляв активність щодо розгалуження гіфів грибів, але був неактивний як стимулятор проростання [99], карба-GR24 був повністю неактивний [100]. Виявлено, що втрата СЛ-подібної активності спостерігається внаслідок заміни лактонного кільця D в молекулі GR24 на лактамне [100].

Після відкриття СЛ і їх різноманітної біологічної активності було досліджено безліч можливих застосувань СЛ та СЛ-опосередкованих технологій, переважно для боротьби з паразитичними бур'янами. Так, для активації проростання рослин-паразитів у ґрунті можуть використовуватися культури-пастки з посиленням синтезом СЛ, які не є справжніми хазяями бур'янів, але виділяють СЛ у навколишнє середовище для зниження запасів насіння рослин-паразитів у ґрунті шляхом індукції СЛ їх проростання. Вони збираються до зацвітання заразових, для переривання життєвого циклу останніх і запобігання їх розмноженню. Прикладом таких культур може бути соя (*Glycine max* Moench.), яка була використана як «ловча» культура перед посівом соняшника (*Helianthus annuus* L). Відомо, що овес, конюшина й гуньба використовувалися для зниження рівня зараження *O. crenata* перед посівом гороху чи квасолі [101].

Як альтернативу посіву «ловчих» культур, можна вносити доступні аналоги СЛ для стимуляції проростання насіння паразитів. До переваг цього методу належать застосування низьких доз препаратів, швидке розкладання в ґрунті, відсутність контакту з основними культурами, оскільки вони використовуються до сівби. Проте аналоги СЛ складно розподілити на достатню глибину в ґрунті — після повторного посіву культури при оранці насіння бур'янів із нижніх шарів піднімається на поверхню й для реалізації цього способу часто потрібне попереднє зволоження насіння, малодоступне в посушливих регіонах. Крім того, до недоліків методу може бути віднесена нестійкість аналогів СЛ у ґрунті [102]. Аналоги СЛ мають також високу вартість: для обробки 1 га необхідно близько 6,25 г неймегену-1, що, згідно з каталогами компаній-продавців, оцінюється в 100 000 євро [102]. Водночас вартість виробництва GR24 істотно знизилася. Отже, вдосконалення та здешевлення технологій виробничого синтезу аналогів СЛ може спричинити їх ширше впровадження в аграрний сектор.

У США для знищення стриг використовують екзогенну обробку ґрунту етиленом у дозі 1,5 кг/га, що ініціює проростання стриг. Одна обробка може позбавити ґрунт приблизно від 90 % життєздатного

попередньо кондиціонованого насіння. Проте дана технологія трудомістка, через що її застосовують на дуже незначних площах [103].

Перспективним напрямом є також застосування сполук, які сприяють руйнуванню природних СЛ у ґрунтах із метою зниження ступеня проростання рослин-паразитів. Доведено, що такими сполуками є розчини тіомочевини та бури ($\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7$), які каталізують гідролітичне відщеплення бутенолідного кільця D від молекули СЛ. Бура в розчині з неймегеном-1 та GR24 у співвідношенні 100 : 1 спричинює їх повний розпад упродовж 40 хв, тіосечовина у співвідношенні 50 : 1 — протягом 30—60 хв. Остання також дезактивує АФК, які беруть участь у прикріпленні зародкового корінця паразита до кореня хазяїна. Обидві сполуки в концентраціях 1—5 мМ не спричинюють пошкоджень рослин, хоча тривале використання боратів може призводити до токсичного накопичення бору в ґрунті [102].

В окремих працях зазначено, що СЛ-дефіцитні рослини більше схильні до захворювань, спричинених інфекційними агентами [101]. Інфікування рослин може знижуватися також через внесення великих, часто економічно необґрунтованих, доз азотних добрив на незаражених полях безпосередньо перед проростанням стриг, що знижує синтез СЛ кореневою системою [104]. Такий прийом ефективний на зернових культурах і привабливий для дрібних землевласників.

Взаємодія СЛ з іншими фітогормонами. На сьогодні існує думка, що СЛ взаємодіють із більшістю рослинних гормонів. Ці взаємодії часто називають «взаємними впливами» (англ. «crosstalk»), але цей термін більше стосується міжгормональної взаємодії шляхів передавання сигналів. Тобто взаємодії між рослинними гормонами мають тенденцію до перехрещення [105, 106]. Наприклад, гормон А регулює синтез/транспорт/деградацію/передавання сигналів гормону Б. Водночас є безліч «непрямих» взаємодій, коли гормони А й Б регулюють той самий процес, або коли довгострокові реакції на гормон А змінюють вміст гормону Б.

Перші докази взаємодії між СЛ й ауксинами були відомі ще тоді, коли залишалася невідомою молекулярна ідентичність СЛ. Ауксин позитивно регулює експресію генів синтезу СЛ за допомогою свого канонічного сигнального шляху як у пагонах, так і в коренях багатьох видів, що показано у великій кількості праць [60, 105, 107—109]. В активних пагонах, що експортують ауксини, посилення синтезу СЛ допомагає пригнічувати розгалуження пагонів та підтримувати їхнє домінування. Разом з тим за втрати пагонів, які експортують ауксин, синтез СЛ знижується, що полегшує активацію росту нових гілок.

Водночас СЛ, імовірно, регулюють експресію та активність білків-транспортів ауксину [110]. СЛ обмежують транспорт ауксину через стебла, а в СЛ-дефіцитних мутантів збільшується транспорт ауксину [111, 112]. Зменшуючи транспорт ауксину в стеблі, СЛ ускладнюють експорт ауксину до бічних гілок пагонів. Отже, це один із механізмів, за допомогою якого СЛ регулюють розгалуження пагонів, але цілком імовірно, що СЛ також діють безпосередньо в бруньках, пригнічуючи розгалуження [113].

СЛ та цитокініни є фундаментально антагоністичними гормонами. Обидва синтезуються в корені й передають пагонам інформацію

про стан живлення, несучи протилежні сигнали. Цитокініни зазвичай передають інформацію, що сприяє росту пагонів, а СЛ, навпаки, зазвичай пригнічують його. Водночас цитокініни сприяють розгалуженню пагона, тоді як СЛ його пригнічують. СЛ сприяють старінню листків, а цитокініни затримують цей процес. Тому СЛ та цитокініни беруть участь у перехресному регулюванні синтезу один одного, щоб посилити свій вплив на розвиток рослини [111]. На рослинах рису є докази того, що обробка цитокінінами може пригнічувати гени синтезу СЛ протягом короткого часу [114]. Загалом, оскільки синтез цитокінінів у коренях насамперед реагує на рівень нітратів у ґрунті, а синтез СЛ зазвичай реагує на рівень фосфатів, рослини можуть використовувати співвідношення цитокініни/СЛ як індикатор загального стану ґрунту.

СЛ та ГК спільно беруть участь у деяких процесах розвитку рослин, таких як подовження листків і міжвузлів [115]. Було зроблене припущення, що ГК регулює біосинтез СЛ. Однак дотепер ці результати не підтверджені [116]. Разом з тим існує мало доказів на підтримку прямої взаємодії СЛ і ГК. Прямі ефекти СЛ і ГК на транскрипцію в проростках майже повністю адитивні, що ще раз вказує на те, що ці гормони діють незалежно [117]. У рису, дійсно, спостерігається довгостроковий негативний ефект обробки ГК на експресію генів біосинтезу СЛ й ексудацію СЛ із кореневої системи [116]. Хоча це відбувається тільки через 24 год після обробки ГК і вочевидь не є прямою відповіддю на обробку цим гормоном [116, 117].

У СЛ та АБК є чіткі спільні риси. Вони є похідними каротиноїдів і відіграють перехресну роль у захисті від посухи [118, 119]. Як і у випадку з ГК, виникло припущення про можливі взаємодії СЛ та АБК, але в даний час існує мало переконливих доказів їхньої прямої взаємодії, можливо це є результатом довгострокових змін гомеостазу.

Таким чином, представлені результати численних робіт висвітлюють сучасні уявлення про структуру, фізіологічну роль СЛ і перспективи використання їх синтетичних аналогів в агропромисловому комплексі. Різноманітність структурної будови СЛ, імовірно, є передумовою їх участі в регуляції багатьох біологічних процесів не лише окремого рослинного організму, а й агроценозів через здатність СЛ регулювати міжвидову взаємодію. З огляду на багатогранну роль СЛ на організаційному рівні, вони можуть бути корисними для створення нових високоадаптивних форм культурних рослин після розробки їх генетичних модифікацій із врегульованим синтезом СЛ. Значення СЛ як стрес-протекторів також може розглядатися в контексті можливої перспективи для практичного застосування з метою посилення адаптивних можливостей культурних рослин.

Особливу увагу привертає перспектива використання синтетичних аналогів СЛ в контексті формування високопродуктивних агроценозів через їх можливе використання окремо або в комплексі з іншими засобами для підвищення ефективності технологій боротьби із забур'яненістю посівів. Цьому буде сприяти оптимізація технологій синтезу відомих аналогів СЛ для їх здешевлення, або ж скринінгу но-

вих сполук з СЛ-подібною активністю для подальшого залучення у виробництво.

В цілому, СЛ як новий клас фітогормонів, мають великі перспективи для створення нових і вдосконалення вже існуючих агротехнологій, спрямованих на захист культурних рослин від бур'янів, та в майбутньому можуть знайти більш широке застосування в агропромисловому комплексі.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Zorrilla J.G., Rial C., Varela R.M., Molinillo J.M.G., Macías F.A. Strategies for the synthesis of canonical, non-canonical and analogues of strigolactones, and evaluation of their parasitic weed germination activity. *Phytochem. Rev.* 2022. **21**. P. 1627–1659. <https://doi.org/10.1007/s11101-022-09801-8>
2. Cook C.E., Whichard L.P., Turner B., Wall M.E., Egley G.H. Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.): isolation and properties of a potent stimulant. *Science*. 1966. **154**. P.1189–1190. <https://doi.org/10.1126/science.154.3753.1189>
3. Cook C., Whichard L.P., Wall M., Egley G.H., Coggon P., Luhan P.A. McPhail A. Germination stimulants. II. Structure of strigol, a potent seed germination stimulant for witchweed (*Striga lutea*). *J. Am. Chem. Soc.* 1972. **94**. P. 6198–6199. <https://doi.org/10.1021/ja00772a048>
4. Butler L.G. Chemical communication between the parasitic weed striga and its crop host. *ACS Symp. Ser.* 1995. **582**. P. 158–168. <https://doi.org/10.1021/bk-1995-0582.ch012>
5. Dun E.A., Brewer P.B., Gillam E.M.J., Beveridge C.A. Strigolactones and shoot branching: what is the real hormone and how does it work? *Plant Cell Physiol.* 2023. **64** (9). P. 967–983. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcad088>
6. Rani V., Sengar R.S., Garg S.K., Mishra P. Physiological and molecular role of strigolactones as plant growth regulators: a review. *Mol. Biotech.* 2023. <https://doi.org/10.1007/s12033-023-00694-2>
7. Akiyama K., Matsuzaki K.-I., Hayashi H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*. 2005. **435**. P. 824–827. <https://doi.org/10.1038/nature03608>
8. Гуральчук Ж. З., Мордерер Є. Ю. Формування арбускулярного мікоризного симбіозу і його вплив на можливість інфікування рослинами-паразитами. Фактори експерим. еволюції організмів. 2023. 33. С. 176–179. <https://doi.org/10.7124/FEEO.v33.1588>
9. Zwanenburg B., Blanco-Ania D. Strigolactones: new plant hormones in the spotlight. *J. Exp. Bot.* 2018. **69** (9). P. 2205–2218. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx487>
10. Aliche E.B., Screpanti C., De Mesmaeker A., Munnik T. Bouwmeester H.J. Science and application of strigolactones. *New Phytol.* 2020. **227** (4). P. 1001–1011. <https://doi.org/10.1111/nph.16489>
11. Bouwmeester H.J., Fonne-Pfister R., Screpanti C., De Mesmaeker A. Strigolactones: plant hormones with promising features. *Angew. Chem. Int. Ed.* 2019. **58**. 12778. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108282>
12. Shimels M.Z., Rendine S., Ruyter-Spira C., Rich P.J., Ejeta G., Bouwmeester H.J. The role of strigolactone structural diversity in the host specificity and control of *Striga*, a major constraint to sub-Saharan agriculture. *Plants, People, Planet.* 2024. P. 1–13. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10549>
13. Jia K.P., Kountche B.A., Jamil M., Guo X., Ntui V.O., Rüfenacht A., Rochange S., Al-Babili S. Nitro-phenylactone, a carlactone analog with pleiotropic strigolactone activities. *Mol. Plant.* 2016. **9** (9). P. 1341–1344. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.05.017>
14. Nomura T., Seto Y., Kyojuka J. Unveiling the complexity of strigolactones: exploring structural diversity, biosynthesis pathways, and signaling mechanisms. *J. Exp. Bot.* 2024. **75** (4). P. 1134–1147. <https://doi.org/10.1093/jxb/era412>
15. Abe S., Sado A., Tanaka K., Kisugi T., Asami K., Ota S., Kim H.I., Yoneyama K., Xie X., Ohnishi T. Carlactone is converted to carlactonoic acid by MAX1 in *Arabidopsis* and

- its methyl ester can directly interact with AtD14 in vitro. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2014. **111**. P. 18084—18089. <https://doi.org/10.1073/pnas.1410801111>
16. Ueno K., Furumoto T., Umeda S., Mizutani M., Takikawa H., Batchvarova R., Sugimoto Y. Heliolactone, a non-sesquiterpene lactone germination stimulant for root parasitic weeds from sunflower. *Phytochem.* 2014. **108**. P. 122—128. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.09.018>
 17. Charnikhova T.V., Gaus K., Lumbroso A., Sanders M., Vincken J-P., De Mesmaeker A., Ruyter-Spira C.P., Screpanti C., Bouwmeester H.J. Zeapyranolactone — a novel strigolactone from maize. *Phytochem. Lett.* 2018. **24**. P. 172—178. <https://doi.org/10.1016/j.phytol.2018.01.003>
 18. Xie X., Kisugi T., Yoneyama K., Nomura T., Akiyama K., Uchida K., Yokota T., Christopher S., McErlean P., Yoneyama K. Methyl zealactonoate, a novel germination stimulant for root parasitic weeds produced by maize. *J. Pestic. Sci.* 2017. **42**. P. 58—61. <https://doi.org/10.1584/jpestics.D16-103>
 19. Kim H.I., Kisugi T., Khetkam P., Xie X., Yoneyama K., Uchida K., Yokota T., Nomura T., McErlean C.S., Yoneyama K. Avenaol, a germination stimulant for root parasitic plants from *Avena strigosa*. *Phytochem.* 2014. **103**. P. 85—88. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.03.030>
 20. Chesterfield R.J., Vickers C.E., Beveridge C.A. Translation of strigolactones from plant hormone to agriculture: achievements, future perspectives, and challenges. *Trends Plant. Sci.* 2020. **25** (11). P. 1087—1106. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.06.005>
 21. Jamil M., Kanampiu F.K., Karaya H., Charnikhova T., Bouwmeester H.J. *Striga hermonthica* parasitism in maize in response to N and P fertilisers. *Field Crops Res.* 2012. **134**. P. 1—10. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.03.015>
 22. Müller S., Hauck C., Schildknecht H. Germination stimulants produced by *Vigna unguiculata* Walp cv saunders upright. *J. Plant. Growth Regul.* 1992. **11**. P. 77—84. <https://doi.org/10.1007/bf00198018>
 23. Yokota T., Sakai H., Okuno K., Yoneyama K., Takeuchi Y. Aletrrol and orobanchol, germination stimulants for *Orobancha minor*, from its host red clover. *Phytochem.* 1998. **49** (7). P. 1967—1973. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(98\)00419-1](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(98)00419-1)
 24. Xie X., Yoneyama K., Kusumoto D., Yamada Y., Yokota T., Takeuchi Y., Yoneyama K. Isolation and identification of aletrrol as (+)-orobanchyl acetate, a germination stimulant for root parasitic plants. *Phytochem.* 2008. **69** (2). P. 427—431. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.07.017>
 25. Xie X., Yoneyama K., Kurita J., Harada Y., Yamada Y., Takeuchi Y., Yoneyama K. 7-oxoorobanchyl acetate and 7-oxoorobanchol as germination stimulants for root parasitic plants from flax (*Linum usitatissimum*). *Biosci., Biotech. and Biochem.* 2009. **73** (6). P. 1367—1370. <https://doi.org/10.1271/bbb.90021>
 26. Xie X., Kusumoto D., Takeuchi Y., Yoneyama K., Yamada Y., Yoneyama K. 2'-epi-orobanchol and solanacol, two unique strigolactones, germination stimulants for root parasitic weeds, produced by tobacco. *J. of Agricult. and Food Chem.* 2007. **55** (20). P. 8067—8072. <https://doi.org/10.1021/jf0715121>
 27. Xie X., Yoneyama K., Kisugi T., Uchida K., Ito S., Akiyama K., Hayashi H., Takao Y., Takahito N., Yoneyama K. Confirming stereochemical structures of strigolactones produced by rice and tobacco. *Molecul. Plant.* 2013. **6** (1). P. 153—163. <https://doi.org/10.1093/mp/sss139>
 28. Tokunaga T., Hayashi H., Akiyama K. Medicaol a strigolactone identified as a putative didehydro-orobanchol isomer, from *Medicago truncatula*. *Phytochem.* 2015. **111**, P. 91—97. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.12.024>
 29. Čavar S., Zwanenburg B., Tarkowski P. Strigolactones: Occurrence, structure, and biological activity in the rhizosphere. *Phytochem. Rev.* 2015. **14**. P. 691—711. <https://doi.org/10.1007/s11101-014-9370-4>
 30. Stirnberg P., van De Sande K., Leyser H.M. MAX1 and MAX2 control shoot lateral branching in *Arabidopsis*. *Development.* 2002. **129** (5). P. 1131—1141. <https://doi.org/10.1242/dev.129.5.1131>
 31. Waters M.T., Gutjahr C., Bennett T., Nelson D. Strigolactone signalling and evolution. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2017. **68**. P. 291—322. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042916-040925>

32. Xu E., Chai L., Zhang S., Yu R., Zhang X., Xu C., Hu Y. Catabolism of strigolactones by a carboxylesterase. *Nature Plants*. 2021. **7**. P. 1495–1504. <https://doi.org/10.1038/s41477-021-01011-y>
33. Guercio A., Palayam M., Shabek N. Strigolactones: diversity, perception, and hydrolysis. *Phytochem. Rev.* 2023. **22** (2). P. 1–21. <https://doi.org/10.1007/s11101-023-09853-4>
34. Palayam M., Yan L., Nagalakshmi U., Gilio A.K., Cornu D., Boyer F.-D., Dinesh-Kumar S.P., Shabek N. Structural insights into strigolactone catabolism by carboxylesterases reveal a conserved conformational regulation. *Nat. Commun.* 2024. **15**. 6500. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-50928-3>
35. Yoneyama K., Xie X., Yoneyama K., Kisugi T., Nomura T., Nakatani Y., Akiyama K., McErlean, C.S.P. Which are the major players, canonical or non-canonical strigolactones? *J. of Exp. Bot.* 2018. **69** (9). P. 2231–2239. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery090>
36. Babiker A.G.T., Ibrahim N.E., Edwards W.G. Persistence of GR 7 and Striga germination stimulant(s) from *Euphorbia aegyptiaca* Boiss. in soils and in solutions. *Weed Res.* 1988. **28** (1). P. 1–6. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1988.tb00778.x>
37. Mitra D., Priyadarshini A., Senapati A., Behera S., Chatterjee I., Mohapatra, P.K.D., Panneerselvam P. Ecological importance of strigolactones hormone on arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis in plant. *Ind. J. of Microbiol. Res.* 2023. **9** (3). P. 160–163. <https://doi.org/10.18231/j.ijmr.2022.029>
38. Halouzka R., Zeljković S.Ć., Bořivoj K., Tarkowski P. Analytical methods in strigolactone research. *Plant Meth.* 2020. **16** (76). <https://doi.org/10.1186/s13007-020-00616-2>
39. Sun H., Tao J., Liu S., Huang S., Chen S., Xie X., Yoneyama K., Zhang Y., Xu G. Strigolactones are involved in phosphate- and nitrate-deficiency-induced root development and auxin transport in rice. *J. Exp. Bot.* 2014. **65**. P. 6735–6746. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru029>
40. De Cuyper C., Fromentin J., Yocgo R.E., De Keyser A., Guillotin B., Kunert K., Boyer F.D., Goormachtig S. From lateral root density to nodule number, the strigolactone analogue GR24 shapes the root architecture of *Medicago truncatula*. *J. Exp. Bot.* 2015. **66**. P. 137–146. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv227>
41. Olah D., Feigl G., Molnar A., Ördög A., Kolbert Z. Strigolactones interact with nitric oxide in regulating root system architecture of *Arabidopsis thaliana*. *Front. Plant Sci.* 2020. **11**. 1019. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01019>
42. Matthys C., Walton A., Struk S., Stes E., Boyer F.D., Gevaert K., Goormachtig S. The whats, the wheres and the hows of strigolactone action in the roots. *Planta*. 2016. **243** (6). P. 1327–1337. <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2483-9>
43. Soundappan I., Bennett T., Morffy N., Liang Y., Stanga J.P., Abbas A., Leyser O., Nelson D.C. SMAX1-LIKE/D53 family members enable distinct MAX2-dependent responses to strigolactones and karrikins in Arabidopsis. *Plant Cell*. 2015. **27**. P. 3143–3159. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00562>
44. Li S., Chen L., Li Y., Yao R., Wang F., Yang M., Gu M., Nan F., Xie D., Yan J. Effect of GR24 stereoisomers on plant development in Arabidopsis. *Mol. Plant*. 2016. **9**. P. 1432–1435. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.06.012>
45. Rasmussen A., Mason M.G., De Cuyper C., Brewer P.B., Herold S., Agusti J., Geelen D., Greb T., Goormachtig S., Beeckman T., Beveridge C.A. Strigolactones suppress adventitious rooting in Arabidopsis and pea. *Plant Physiol.* 2012. **158**. P. 1976–1987. <https://doi.org/10.1104/pp.111.187104>
46. Sun H., Tao J., Hou M., Huang S., Chen S., Liang Z., Xie T., Wei Y., Xie X., Yoneyama K., Xu G., Zhang Y. A strigolactone signal is required for adventitious root formation in rice. *Ann. Bot.* 2015. **115**. P. 1155–1162. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv052>
47. Mayzlish-Gati E., De-Cuyper C., Goormachtig S., Beeckman T., Vuylsteke M., Brewer P.B., Beveridge C.A., Yermiyahu U., Kaplan Y., Enzer Y., Wininger S., Resnick N., Cohen M., Kapulnik Y., Koltai H. Strigolactones are involved in root response to low phosphate conditions in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 2012. **160**. P. 1329–1341. <https://doi.org/10.1104/pp.112.202358>
48. Ito S., Nozoye T., Sasaki E., Imai M., Shiwa Y., Shibata-Hatta M., Ishige T., Fukui K., Ito K., Nakanishi H., Nishizawa N.K., Yajima S., Asami T. Strigolactone regulates anthocyanin accumulation, acid phosphatases production and plant growth under low phosphate condition in Arabidopsis. *PLoS One*. 2015. **10**. e0119724. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119724>

49. Li S., Chen L., Li Y., Yao R., Wang F., Yang M., Gu M., Nan F., Xie D., Yan J. Effect of GR24 stereoisomers on plant development in *Arabidopsis*. *Mol. Plant*. 2016. **9**. P. 1432–1435. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.06.012>
50. Kohlen W., Charnikhova T., Liu Q., Bours R., Domagalska M.A., Beguerie S., Verstappen F., Leyser O., Bouwmeester H.J., Ruyter-Spira C. Strigolactones are transported through the xylem and play a key role in shoot architectural response to phosphate deficiency in non-AM host *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*. 2011. **110**. 164640. <https://doi.org/10.1104/pp.110.164640>
51. Xie X., Yoneyama K., Kisugi T., Nomura T., Akiyama K., Asami T., Yoneyama K. Strigolactones are transported from roots to shoots, although not through the xylem. *J. Pestic. Sci.* 2015. **40**. P. 214–216. <https://doi.org/10.1584/jpestics.D15-045>
52. Гуральчук Ж.З. Дія арбускулярних мікориз на надходження елементів живлення і стійкість рослин до несприятливих чинників довкілля. *Сільськогосп. мікробіологія*. 2010. **12**. С. 7–26. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.12.7-26>
53. De Saint Germain A., Ligerot Y., Dun E.A., Pillot J.-P.J.-P., Ross J.J., Beveridge C.A., Rameau C. Strigolactones stimulate internode elongation independently of gibberellins. *Plant Physiol*. 2013. **163**. P. 1012–1025. <https://doi.org/10.1104/pp.113.220541>
54. Lauressergues D., André O., Peng J., Wen J., Chen R., Ratet P., Tadege M., Mysore K.S., Rochange S.F. Strigolactones contribute to shoot elongation and to the formation of leaf margin serrations in *Medicago truncatula* R108. *J. Exp. Bot.* 2015. **66**. P. 1237–1244. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru471>
55. Liang Y., Ward S., Li P., Bennett T., Leyser O. SMAX1-LIKE7 signals from the nucleus to regulate shoot development in *Arabidopsis* via partially EAR motif-independent mechanisms. *Plant Cell*. 2016. **28**. P. 1581–1601. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00286>
56. Shindo M., Yamamoto S., Shimomura K., Umehara M. Strigolactones decrease leaf angle in response to nutrient deficiencies in rice. *Front. Plant Sci.* 2020. **11**. 135. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00135>
57. Agusti J., Herold S., Schwarza M., Sanchez P., Ljung K., Dun E.A., Brewer P.B., Beveridge C.A., Siebererd T., Sehra E.M., Greb T. Strigolactone signalling is required for auxin-dependent stimulation of secondary growth in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2011. **108**. P. 20242–20247. <https://doi.org/10.1073/pnas.1111902108>
58. Soundappan I., Bennett T., Morffy N., Liang Y., Stanga J.P., Abbas A., Leyser O., Nelson D.C. SMAX1-LIKE/D53 family members enable distinct MAX2-dependent responses to strigolactones and karrikins in *Arabidopsis*. *Plant Cell*. 2015. **27**. P. 3143–3159. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00562>
59. Scaffidi A., Waters M.T., Sun Y.K., Skelton B.W., Dixon K.W., Ghisalberti E.L., Flematti G.R., Smith S.M. Strigolactone hormones and their stereoisomers signal through two related receptor proteins to induce different physiological responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*. 2014. **165** (3). P. 1221–1232. <https://doi.org/10.1104/pp.114.240036>
60. Bainbridge K., Sorefan K., Ward S., Leyser O. Hormonally MAX4 shoot branching regulatory gene. *Plant J.* 2005. **44**. P. 569–580. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02548.x>
61. Vogel J.T., Walter M.H., Giavalisco P., Lytovchenko A., Kohlen W., Charnikhova T., Simkin A.J., Goulet C., Strack D., Bouwmeester H.J., Fernie A.R., Klee H.J. SICCD7 controls strigolactone biosynthesis, shoot branching and mycorrhiza-induced apocarotenoid formation in tomato. *Plant J.* 2010. **61**. P. 300–311. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2009.04056.x>
62. Kohlen W., Charnikhova T., Lammers M., Pollina T., Tóth P., Haider I., Pozo M.J., de Maagd R.A., Ruyter-Spira C., Bouwmeester H.J., López-Ráez J.A. The tomato CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE8 (SICCD8) regulates rhizosphere signaling, plant architecture and affects reproductive development through strigolactone biosynthesis. *New Phytol.* 2012. **196**. P. 535–547. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04265.x>
63. Dingenen J.V., Keyser A., Desmet S., Clarysse A., Beullens S., Michiels J., Planque M., Goormachtig S. Strigolactones repress nodule development and senescence in pea. *Plant J.* 2023. **116**. P. 7–22. <https://doi.org/10.1111/tpj.16421>
64. Snowden K.C., Simkin A.J., Janssen B.J., Templeton K.R., Loucas H.M., Simons J.L., Karunairetnam S., Gleave A.P., Clark D.G., Klee H.J. The decreased apical domi-

- nance1/Petunia hybrida CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE8 gene affects branch production and plays a role in leaf senescence, root growth, and flower development. *Plant Cell*. 2005. **17**. P. 746—759. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.027714>
65. Visentin I., Ferigolo L.F., Russo G., Korwin Krukowski P., Capezzali C., Tarkowska D., Gresta F., Deva E., Nogueira F.T.S., Schubert A., Cardinale F. Strigolactones promote flowering by inducing the miR319-LA-SFT module in tomato. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2024. **121** (19). e2316371121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2316371121>
 66. Alvi A.F., Sehar Z., Fatma M., Masood A., Khan N.A. Strigolactone: An emerging growth regulator for developing resilience in plants. *Plants*. 2022. **11** (19). 2604. <https://doi.org/10.3390/plants11192604>
 67. Kapoor R.T., Alam P., Chen Y., Chen Y., Ahmad P. Strigolactones in plants: from development to abiotic stress management. *J. of Plant Growth Regul.* 2024. **43** (4). P. 903—919. <https://doi.org/10.1007/s00344-023-11148-z>
 68. Khalid M.F., Shafqat W., Khan R.I., Jawaid M.Z., Hussain S., Saqib M., Rizwan M., Ahmed T. Unveiling the resilience mechanism: Strigolactones as master regulators of plant responses to abiotic stresses. *Plant Stress*. 2024. **12**. 100490. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100490>
 69. Khan M.K., Pandey A., Hamurcu M., Vyhnanek T., Zargar S.M., Kahraman A., Topal A., Gezgin S. Exploring strigolactones for inducing abiotic stress tolerance in plants. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 2024. **60** (2). P. 55—69. <https://doi.org/10.17221/88/2023-CJGPB>
 70. Trasoletti M., Visentin I., Campo E., Schubert A., Cardinale F. Strigolactones as a hormonal hub for the acclimation and priming to environmental stress in plants. *Plant Cell Environ.* 2022. **45**. P. 3611—3630. <https://doi.org/10.1111/pce.14461>
 71. Soliman S., Wang Y., Han Z., Pervaiz T., El-kereamy A. Strigolactones in plants and their interaction with the ecological microbiome in response to abiotic stress. *Plants*. 2022. **11**. 3499. <https://doi.org/10.3390/plants11243499>
 72. Lopez-Raez J.A., Shirasu K., Foo E. Strigolactones in plant interactions with beneficial and detrimental organisms: the Yin and Yang. *Trends Plant Sci.* 2017. **22**. P. 527—537. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.03.011>
 73. Santoro V., Schiavon M., Gresta F., Ertani A., Cardinale F., Sturrock C.J., Celi L., Schubert A. Strigolactones control root system architecture and tip anatomy in *Solanum lycopersicum* L. plants under P starvation. *Plants*. 2020. **9** (5). 612. <https://doi.org/10.3390/plants9050612>
 74. Lanfranco L., Fiorilli V., Venice F., Bonfante P. Strigolactones cross the kingdoms: plants, fungi, and bacteria in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *J. Exp. Bot.* 2018. **69**. P. 2175—2188. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx432>
 75. Breuillin F., Schramm J., Hajirezaei M., Ahkami A., Favre P., Druege U., Hause B., Bucher M., Kretschmar T., Bossolini E. Phosphate systemically inhibits development of arbuscular mycorrhiza in *Petunia hybrida* and represses genes involved in mycorrhizal functioning. *Plant J.* 2010. **64**. P. 1002—1017. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2010.04385.x>
 76. Asad N.M., Zhang Z.Q., Mukhtar A., Muhammad S.A., Wu H.Y., Yang H., Zhou X.B. Strigolactones: A promising tool for nutrient acquisition through arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis and abiotic stress tolerance. *Plant Physiol. and Biochem.* 2024. **215**. 109057. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.109057>
 77. Jiang W., Lu C., Xu X., Riaz M.W., Aimin L.V., Shao Q. Strigolactones: Biosynthetic regulation, hormonal interaction, and their involvement in abiotic stress adaption. *Scientia Horticulturae*. 2024. **325**. 112689. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112689>
 78. Ito S., Ito K., Abeta N., Takahashi R., Sasaki Y., Yajima S. Effects of strigolactone signalling on *Arabidopsis* growth under nitrogen deficient stress condition. *Plant Signal Behav.* 2016. **11**. e1126031. <https://doi.org/10.1080/15592324.2015.1126031>
 79. Umehara M., Hanada A., Magome H., Takeda-Kamiya N., Yamaguchi S. Contribution of strigolactones to the inhibition of tiller bud outgrowth under phosphate deficiency in rice. *Plant Cell Physiol.* 2010. **51**. P. 1118—1126. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq084>
 80. Yamada Y., Furusawa S., Nagasaka S., Shimomura K., Yamaguchi S., Umehara M. Strigolactone signalling regulates rice leaf senescence in response to a phosphate deficiency. *Planta*. 2014. **240**. P. 399—408. <https://doi.org/10.1007/s00425-014-2096-0>

81. Linkohr B.I., Williamson L.C., Fitter A.H., Leyser H.M. Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of Arabidopsis. *Plant J.* 2002. **29**. P. 751–760. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2002.01251.x>
82. Lynch J.P., Brown K.M. Topsoil foraging — an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. *Plant Soil.* 2001. **237**. P. 225–237. <https://doi.org/10.1023/A:1013324727040>
83. Madmon O., Mazuz M., Kumari P., Dam A., Ion A., Mayzlish-Gati E., Belausov E., Wininger S., Abu-Abied M., McErlean C.S., Bromhead L.J., Perl-Treves R., Prandi C., Kapulnik Y., Koltai H. Expression of MAX2 under SCARECROW promoter enhances the strigolactone/MAX2 dependent response of Arabidopsis roots to low-phosphate conditions. *Planta.* 2016. **243**. P. 1419–1427. <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2477-7>
84. Mayzlish-Gati E., De-Cuyper C., Goormachtig S., Beeckman T., Vuylsteke M., Brewer P.B., Beveridge C.A., Yermiyahu U., Kaplan Y., Enzer Y., Wininger S., Resnick N., Cohen M., Kapulnik Y., Koltai H. Strigolactones are involved in root response to low phosphate conditions in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 2012. **160**. P. 1329–1341. <https://doi.org/10.1104/pp.112.202358>
85. Alsubaie Q.D., Al-Amri A.A., Siddiqui M.H., Alamri S. Strigolactone and nitric oxide collaborate synergistically to boost tomato seedling resilience to arsenic toxicity via modulating physiology and the antioxidant system. *Plant Physiol. Biochem.* 2024. 108412 <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108412>
86. Liu J., He H., Vitali M., Visentin I., Charnikhova T., Haider I., Schubert A., Ruyter-Spira C., Bouwmeester H.J., Lovisolo C., Cardinale F. Osmotic stress represses strigolactone biosynthesis in *Lotus japonicus* roots: exploring the interaction between strigolactones and ABA under abiotic stress. *Planta.* 2015. **241**. P. 1435–1451. <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2266-8>
87. Lv S., Zhang Y., Li C., Liu Z., Yang N., Pan L., Wu J., Wang J., Yang J., Lv Y., Zhang Y., Jiang W., She X., Wang G. Strigolactone-triggered stomatal closure requires hydrogen peroxide synthesis and nitric oxide production in an abscisic acid-independent manner. *New Phytol.* 2018. **217**. P. 290–304. <https://doi.org/10.1111/nph.14813>
88. Zhong L., Yang C., Chen Y., Guo L., Liu D., Deng J., Xu Y., Chen Y., Zhao D. Reduced strigolactone synthesis weakens drought resistance in tall fescue via root development inhibition. *Agronomy.* 2024. **14** (4). 725. <https://doi.org/10.3390/agronomy14040725>
89. Borase H.P., Patil S.V., Amin D. Strigolactones: Extraction and Characterization. In: Amaresan N., Patel P., Amin D. (Eds.). Practical handbook on agricultural microbiology. Springer Protocols Handbooks. New York: Humana NY. 2022. P. 283–288. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-1724-3_38
90. Vurro M., Prandib C., Baroccio F. Strigolactones: how far is their commercial use for agricultural purposes? *Pest Manag. Sci.* 2016. **72** (11). P. 2009–2187. <https://doi.org/10.1002/ps.4254>
91. Johnson A.W., Gowada G., Hassanali A., Knox J., Monaco S., Razavi Z., Rosebery G. The preparation of synthetic analogues of strigol. *J. Chem. Soc. Perkin Trans.* 1981. **1**. P. 1734–1743. <https://doi.org/10.1039/P19810001734>
92. Nefkens G.H.L., Thuring J.W.J.F., Beenackers M.F.M., Zwanenburg B. Synthesis of a phthaloylglycine-derived strigol analogue and its germination stimulatory activity toward seeds of the parasitic weeds *Striga hermonthica* and *Orobancha crenata*. *J. Agric. Food Chem.* 1997. **45**. P. 2273–2277. <https://doi.org/10.1021/jf9604504>
93. Kondo Y., Tadokoro E., Matsuura M., Iwasaki K., Sugimoto Y., Miyake H., Takikawa H., Sasaki M. Synthesis and seed germination stimulating activity of some iminoanalogs of strigolactones. *Biosci. Biotech. Biochem.* 2007. **71** (11). P. 2781–2786. <https://doi.org/10.1271/bbb.70398>
94. Cetin E.S., Koc B. The effects of strigolactones on some biochemical traits in calcified media on grapevine. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca.* 2022. **50** (4). 12816. <https://doi.org/10.15835/nbha50312816>
95. Song M., Zhou S., Hu N., Li J., Huang Y., Zhang J., Chen X., Du X., Niu J., Yang X., He D. Exogenous strigolactones alleviate drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) by promoting cell wall biogenesis to optimize root architecture. *Plant Physiol. and Biochem.* 2023. **204**. 108121. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108121>

96. Fukui K., Ito S., Ueno K., Yamaguchi S., Junko K., Asami T. New branching inhibitors and their potential as strigolactone mimics in rice. *Bioorg. Med. Chem. Lett.* 2011. **21** (16). P. 4905—4908. <https://doi.org/10.1016/j.bmcl.2011.06.019>
97. Zwanenburg B., Mwakaboko A.S. Strigolactone analogues and mimics derived from phthalimide, saccharine, p-tolylmalondialdehyde, benzoic and salicylic acid as scaffolds. *Bioorg. Med. Chem.* 2011. **19** (24). P. 7394—7400. <https://doi.org/10.1016/j.bmc.2011.10.057>
98. Boyer F-D., de Saint Germain A., Pillot J-P., Pouvreau J-B., Chen X., Ramos S., Stévenin A., Simier P., Delavault P., Beau J-M. Rameau C. Structure-activity relationship studies of strigolactone-related molecules for branching inhibition in garden pea: molecule design for shoot branching. *Plant Physiol.* 2012. **159** (4). P. 1524—1544. <https://doi.org/10.1104/pp.112.195826>
99. Xie X., Yoneyama K., Yoneyama K. The strigolactone story. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2010. **48**. P. 93—117. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-073009-114453>
100. Prandi C., McErlean C.S.P. The chemistry of strigolactones. In: Strigolactones — biology and applications. In: Koltai H., Prandi C. (Eds.). Switzerland, Cham: Springer Nature, 2019. P. 163—198. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-12153-2>
101. Soto-Cruz F.J., Zorrilla J.G., Rial C. Allelopathic activity of strigolactones on the germination of parasitic plants and arbuscular mycorrhizal fungi growth. *Agronomy*. 2021. **11**. e2174. <https://doi.org/10.3390/agronomy11112174>
102. Zwanenburg B., Mwakaboko A.S., Kannana C. 2016. Suicidal germination for parasitic weed control. *Pest. Manag. Sci.* **72** (11). P. 2016—2025. <https://doi.org/10.1002/ps.4222>
103. Eplee R.E. Chemical control of Striga. In: Ayensu E.S., Doggett H., Keynes R.D. (Eds.). Striga. Biology and control. Paris: ICSU Press; Ottawa: Int. Res. Development Centre, 1984. P. 113—123. <https://doi.org/10.1017/S0014479700013302>
104. Ogborn J. Striga: research priorities with specific reference to agronomy. In: Ayensu E.S., Doggett H., Keynes R.D. (Eds.). Striga. Biology and control. Paris: ICSU Press; Ottawa: Int. Res. Development Centre, 1984. P. 195—212. <https://doi.org/10.1017/S0014479700013302>
105. Johnson X., Breich T., Dun E.A., Goussot M., Haurogné K., Beveridge C.A., Rameau C. Branching genes are conserved across species. Genes controlling a novel signal in pea are coregulated by other long-distance signals. *Plant Physiol.* 2006. **142**. P. 1014—1026. <https://doi.org/10.1104/pp.106.087676>
106. Wu F., Gao Y., Yang W., Sui N., Zhu J. Biological functions of strigolactones and their crosstalk with other phytohormones. *Front Plant Sci.* 2022. **13**. 821563. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.821563>
107. Arite T., Iwata H., Ohshima K., Maekawa M., Nakajima M., Kojima M., Sakakibara H., Kyojuka J. DWARF10, an RMS1/MAX4/DAD1 ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice. *Plant J.* 2007. **51**. P. 1019—1029. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2007.03210.x>
108. Hayward A., Stirnberg P., Beveridge C., Leyser O. Interactions between auxin and strigolactone in shoot branching control. *Plant Physiol.* 2009. **151**. P. 400—412. <https://doi.org/10.1104/pp.109.137646>
109. Trasoletti M., Visentin I., Campo E., Schubert A., Cardinale F. Strigolactones as a hormonal hub for the acclimation and priming to environmental stress in plants. *Plant Cell Environ.* 2022. **45**. P. 3611—3630. <https://doi.org/10.1111/pce.14461>
110. Adamowski M., Friml J. PIN-dependent auxin transport: action, regulation, and evolution. *The Plant Cell.* 2015. **27** (1). P. 20—32. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.134874>
111. Beveridge C.A., Symons G.M., Turnbull C.G. Auxin inhibition of decapitation-induced branching is dependent on graft-transmissible signals regulated by genes Rms1 and Rms2. *Plant Physiol.* 2000. **123**. P. 689—698. <https://doi.org/10.1104/pp.123.2.689>
112. Shinohara N., Taylor C., Leyser O. Strigolactone can promote or inhibit shoot branching by triggering rapid depletion of the auxin efflux protein PIN1 from the plasma membrane. *PLoS Biol.* 2013. **11**. e1001474. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001474>
113. Seale M., Bennett T., Leyser O. BRC1 expression regulates bud activation potential but is not necessary or sufficient for bud growth inhibition in Arabidopsis. *Development*. 2017. **144**. P. 1661—1673. <https://doi.org/10.1242/dev.145649>
114. Xu Y., Ge J., Tian S., Li S., Nguy-Robertson A.L., Zhan M., Cao C. Effects of water-saving irrigation practices and drought resistant rice variety on greenhouse gas emissions

- from a no-till paddy in the central lowlands of China. *Sci. Total Environ.* 2015. **505**. P. 1043–1052. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.10.073>
115. Wallner E.S., López-Salmerón V., Greb T. Strigolactone versus gibberellin signalling: reemerging concepts? *Planta*. 2016. **243**. P. 1339–1350. <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2478-6>
116. Ito S., Yamagami D., Umehara M., Hanada A., Yoshida S., Sasaki Y., Yajima S., Kyojuka J., Ueguchi-Tanaka M., Matsuoka M. Regulation of strigolactone biosynthesis by gibberellin signaling. *Plant Physiol.* 2017. **174**. P. 1250–1259. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00301>
117. Lantzouni O., Klermund C., Schwechheimer C. Largely additive effects of gibberellin and strigolactone on gene expression in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant J.* 2017. **92**. P. 924–938. <https://doi.org/10.1111/tpj.13729>
118. Korek M., Marzec M. Strigolactones and abscisic acid interactions affect plant development and response to abiotic stresses. *BMC Plant Biol.* 2023. **23**. 314. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04332-6>
119. Lopez-Raez J.A. How drought and salinity affect arbuscular mycorrhizal symbiosis and strigolactone biosynthesis? *Planta*. 2016. **243**. P. 1375–1385. <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2435-9>

Отримано 19.09.2024

REFERENCES

- Zorrilla, J.G., Rial, C., Varela, R.M., Molinillo, J.M.G. & Macías, F.A. (2022). Strategies for the synthesis of canonical, non-canonical and analogues of strigolactones, and evaluation of their parasitic weed germination activity. *Phytochem. Rev.*, 21, pp. 1627-1659. <https://doi.org/10.1007/s11101-022-09801-8>
- Cook, C.E., Whichard, L.P., Turner, B., Wall, M.E. & Egley, G.H. (1966). Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.): isolation and properties of a potent stimulant. *Science*, 154, pp. 1189-1190. <https://doi.org/10.1126/science.154.3753.1189>
- Cook, C., Whichard, L.P., Wall, M., Egley, G.H., Coggon, P., Luhan, P.A. & McPhail, A. (1972). Germination stimulants. II. Structure of strigol, a potent seed germination stimulant for witchweed (*Striga lutea*). *J. Am. Chem. Soc.*, 94, pp. 6198-6199. <https://doi.org/10.1021/ja00772a048>
- Butler, L.G. (1995). Chemical communication between the parasitic weed striga and its crop host. *ACS Symp. Ser.*, 582, pp. 158-168. <https://doi.org/10.1021/bk-1995-0582.ch012>
- Dun, E.A., Brewer, P.B., Gillam, E.M.J. & Beveridge, C.A. (2023). Strigolactones and shoot branching: what is the real hormone and how does it work? *Plant and Cell Physiol.*, 64 (9), pp. 967-983. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcad088>
- Rani, V., Sengar, R.S., Garg, S.K. & Mishra, P. (2023). Physiological and molecular role of strigolactones as plant growth regulators: a review. *Mol. Biotech.* <https://doi.org/10.1007/s12033-023-00694-2>
- Akiyama, K., Matsuzaki, K.-I. & Hayashi, H. (2005). Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 435, pp. 824-827. <https://doi.org/10.1038/nature03608>
- Huralchuk, Zh.Z. & Morderer, Ye.Iu. (2023). Formuvannia arbuskuliarnoho mikro-ryznoho symbiozu i yoho vplyv na mozhyvist infekuvannia roslinamy-parazytamy. *Fakt. Eksper. Evol. Orhaniz.*, 33, pp. 176-179 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.7124/FEEO.v33.1588>
- Zwanenburg, B. & Blanco-Ania, D. (2018). Strigolactones: new plant hormones in the spotlight. *J. Exp. Bot.*, 69 (9), pp. 2205-2218. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx487>
- Aliche, E.B., Screpanti, C., De Mesmaeker, A., Munnik, T. & Bouwmeester, H.J. (2020). Science and application of strigolactones. *New Phytol.*, 227, pp. 1001-1011. <https://doi.org/10.1111/nph.16489>
- Bouwmeester, H.J., Fonne-Pfister, R., Screpanti, C. & De Mesmaeker, A. (2019). Strigolactones: plant hormones with promising features. *Angew. Chem. Int. Ed.*, 58, 12778. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108282>

12. Shimels, M.Z., Rendine, S., Ruyter-Spira, C., Rich, P.J., Ejeta, G. & Bouwmeester, H.J. (2024). The role of strigolactone structural diversity in the host specificity and control of *Striga*, a major constraint to sub-Saharan agriculture. *Plants, People, Planet*, pp. 1-13. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10549>
13. Jia, K.P., Kountche B.A., Jamil, M., Guo, X., Ntui, V.O., Rüfenacht, A., Rochange, S. & Al-Babili, S. (2016). Nitro-phenylactone, a carlactone analog with pleiotropic strigolactone activities. *Mol Plant*, 9 (9), pp. 1341-1344. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.05.017>
14. Nomura, T., Seto, Y. & Kyojuka, J. (2024). Unveiling the complexity of strigolactones: exploring structural diversity, biosynthesis pathways, and signaling mechanisms. *J. Exp. Bot.*, 75 (4), pp. 1134-1147. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad412>
15. Abe, S., Sado, A., Tanaka, K., Kisugi, T., Asami, K., Ota, S., Kim, H.I., Yoneyama, K., Xie, X. & Ohnishi, T. (2014). Carlactone is converted to carlactonoic acid by MAX1 in *Arabidopsis* and its methyl ester can directly interact with AtD14 in vitro. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 111, pp. 18084-18089. <https://doi.org/10.1073/pnas.1410801111>
16. Ueno, K., Furumoto, T., Umeda, S., Mizutani, M., Takikawa, H., Batchvarova, R. & Sugimoto, Y. (2014). Helialactone, a non-sesquiterpene lactone germination stimulant for root parasitic weeds from sunflower. *Phytochem.*, 108, pp. 122-128. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.09.018>
17. Charnikhova, T.V., Gaus, K., Lumbroso, A., Sanders, M., Vincken, J-P., De Mesmaeker, A., Ruyter-Spira, C.P., Screpanti, C. & Bouwmeester, H.J. (2018). Zeapyranolactone — a novel strigolactone from maize. *Phytochem. Lett*, 24, pp. 172-178. <https://doi.org/10.1016/j.phytol.2018.01.003>
18. Xie, X., Kisugi, T., Yoneyama, K., Nomura, T., Akiyama, K., Uchida, K., Yokota, T., Christopher, S., McErlean, P. & Yoneyama, K. (2017). Methyl zealactonoate, a novel germination stimulant for root parasitic weeds produced by maize. *J. Pestic. Sci.*, 42, pp. 58-61. <https://doi.org/10.1584/jpestics.D16-103>
19. Kim, H.I., Kisugi, T., Khetkam, P., Xie, X., Yoneyama, K., Uchida, K., Yokota, T., Nomura, T., McErlean, C.S. & Yoneyama, K. (2014). Avenaol, a germination stimulant for root parasitic plants from *Avena strigosa*. *Phytochemistry*, 103, pp. 85-88. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.03.030>
20. Chesterfield, R.J., Vickers, C.E. & Beveridge, C.A. (2020). Translation of strigolactones from plant hormone to agriculture: achievements, future perspectives, and challenges. *Trends Plant. Sci.*, 25 (11), pp. 1087-1106. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.06.005>
21. Jamil, M., Kanampiu, F.K., Karaya, H., Charnikhova, T. & Bouwmeester, H.J. (2012). *Striga hermonthica* parasitism in maize in response to N and P fertilisers. *Field Crops Res.*, 134, pp. 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.03.015>
22. Müller, S., Hauck, C. & Schildknecht, H. (1992). Germination stimulants produced by *Vigna unguiculata* Walp cv saunders upright. *J. Plant. Growth Regul.*, 11, pp. 77-84. <https://doi.org/10.1007/bf00198018>
23. Yokota, T., Sakai, H., Okuno, K., Yoneyama, K. & Takeuchi, Y. (1998). Aletrrol and orobanchol, germination stimulants for *Orobancha minor*, from its host red clover. *Phytochem.*, 49 (7), pp. 1967-1973. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(98\)00419-1](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(98)00419-1)
24. Xie, X., Yoneyama, K., Kusumoto, D., Yamada, Y., Yokota, T., Takeuchi, Y. & Yoneyama, K. (2008). Isolation and identification of aletrrol as (+)-orobanchyl acetate, a germination stimulant for root parasitic plants. *Phytochem.*, 69 (2), pp. 427-431. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.07.017>
25. Xie, X., Yoneyama, K., Kurita, J., Harada, Y., Yamada, Y., Takeuchi, Y. & Yoneyama, K. (2009). 7-oxoorobanchyl acetate and 7-oxoorobanchol as germination stimulants for root parasitic plants from flax (*Linum usitatissimum*). *Biosci., Biotech. and Biochem.*, 73 (6), pp. 1367-1370. <https://doi.org/10.1271/bbb.90021>
26. Xie, X., Kusumoto, D., Takeuchi, Y., Yoneyama, K., Yamada, Y. & Yoneyama, K. (2007). 2'-epi-orobanchol and solanacol, two unique strigolactones, germination stimulants for root parasitic weeds, produced by tobacco. *J. Agricult. Food Chem.*, 55 (20), pp. 8067-8072. <https://doi.org/10.1021/jf0715121>
27. Xie, X., Yoneyama, K., Kisugi, T., Uchida, K., Ito, S., Akiyama, K., Hayashi, H., Takao, Y., Takahito, N. & Yoneyama, K. (2013). Confirming stereochemical structures of strigolactones produced by rice and tobacco. *Molecul. Plant*, 6 (1), pp. 153-163. <https://doi.org/10.1093/mp/sss139>

28. Tokunaga, T., Hayashi, H. & Akiyama, K. (2015). Medicaol, a strigolactone identified as a putative didehydro-orobanchol isomer, from *Medicago truncatula*. *Phytochem.*, 111, pp. 91-97. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.12.024>
29. Cavar, S., Zwanenburg, B. & Tarkowski, P. (2015). Strigolactones: Occurrence, structure, and biological activity in the rhizosphere. *Phytochem. Rev.*, 14, pp. 691-711. <https://doi.org/10.1007/s11101-014-9370-4>
30. Stirnberg, P., van De Sande, K. & Leyser, H.M. (2002). MAX1 and MAX2 control shoot lateral branching in *Arabidopsis*. *Develop.*, 129 (5), pp. 1131-1141. <https://doi.org/10.1242/dev.129.5.1131>
31. Waters, M.T., Gutjahr, C., Bennett, T. & Nelson, D. (2017). Strigolactone signalling and evolution. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 68, pp. 291-322. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042916-040925>
32. Xu, E., Chai, L., Zhang, S., Yu, R., Zhang, X., Xu, C. & Hu, Y. (2021). Catabolism of strigolactones by a carboxylesterase. *Nature Plants*, 7, pp. 1495-1504. <https://doi.org/10.1038/s41477-021-01011-y>
33. Guercio, A., Palayam, M. & Shabek, N. (2023). Strigolactones: diversity, perception, and hydrolysis. *Phytochem. Rev.*, 22 (2), pp. 1-21. <https://doi.org/10.1007/s11101-023-09853-4>
34. Palayam, M., Yan, L., Nagalakshmi, U., Gilio, A.K., Cornu, D., Boyer, F.-D., Dinesh-Kumar, S.P. & Shabek, N. (2024). Structural insights into strigolactone catabolism by carboxylesterases reveal a conserved conformational regulation. *Nat. Commun.*, 15, 6500. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-50928-3>
35. Yoneyama, K., Xie, X., Yoneyama, K., Kisugi, T., Nomura, T., Nakatani, Y., Akiyama, K. & McErlean, C.S.P. (2018). Which are the major players, canonical or non-canonical strigolactones? *J. of Exp. Bot.*, 69 (9), pp. 2231-2239. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery090>
36. Babiker, A.G.T., Ibrahim, N.E. & Edwards, W.G. (1988). Persistence of GR 7 and *Striga* germination stimulant(s) from *Euphorbia aegyptiaca* Boiss. in soils and in solutions. *Weed Res.*, 28 (1), pp. 1-6. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1988.tb00778.x>
37. Mitra, D., Priyadarshini, A., Senapati, A., Behera, S., Chatterjee, I., Mohapatra, P.K.D. & Panneerselvam, P. (2023). Ecological importance of strigolactones hormone on arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis in plant. *Ind. J. Microbiol. Res.*, 9 (3), pp. 160-163. <https://doi.org/10.18231/j.ijmr.2022.029>
38. Halouzka, R., Zeljković, S.Č., Bořivoj, K. & Tarkowski, P. (2020). Analytical methods in strigolactone research. *Plant Meth.* 16, 76. <https://doi.org/10.1186/s13007-020-00616-2>
39. Sun, H., Tao, J., Liu, S., Huang, S., Chen, S., Xie, X., Yoneyama, K., Zhang, Y. & Xu, G. (2014). Strigolactones are involved in phosphate- and nitrate-deficiency-induced root development and auxin transport in rice. *J. Exp. Bot.*, 65, pp. 6735-6746. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru029>
40. De Cuyper, C., Fromentin, J., Yocgo, R.E., De Keyser, A., Guillotin, B., Kunert, K., Boyer, F.D. & Goormachtig, S. (2015). From lateral root density to nodule number, the strigolactone analogue GR24 shapes the root architecture of *Medicago truncatula*. *J. Exp. Bot.*, 66, pp. 137-146. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv227>
41. Olah, D., Feigl, G., Molnar, A., Ördög, A. & Kolbert, Z. (2020). Strigolactones interact with nitric oxide in regulating root system architecture of *Arabidopsis thaliana*. *Front. Plant Sci.*, 11, 1019. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01019>
42. Matthys, C., Walton, A., Struk, S., Stes, E., Boyer, F.D., Gevaert, K. & Goormachtig, S. (2016). The whats, the wheres and the hows of strigolactone action in the roots. *Planta*, 243 (6), pp. 1327-1337. <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2483-9>
43. Soundappan, I., Bennett, T., Morffy, N., Liang, Y., Stanga, J.P., Abbas, A., Leyser, O. & Nelson, D.C. (2015). SMAX1-LIKE/D53 family members enable distinct MAX2-dependent responses to strigolactones and karrikins in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 27, pp. 3143-3159. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00562>
44. Li, S., Chen, L., Li, Y., Yao, R., Wang, F., Yang, M., Gu, M., Nan, F., Xie, D. & Yan, J. (2016). Effect of GR24 stereoisomers on plant development in *Arabidopsis*. *Mol. Plant*, 9, pp. 1432-1435. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.06.012>
45. Rasmussen, A., Mason, M.G., De Cuyper, C., Brewer, P.B., Herold, S., Agusti, J., Geelen, D., Greb, T., Goormachtig, S., Beeckman, T. & Beveridge, C.A. (2012).

- Strigolactones suppress adventitious rooting in *Arabidopsis* and pea. *Plant Physiol.*, 158, pp. 1976-1987. <https://doi.org/10.1104/pp.111.187104>
46. Sun, H., Tao, J., Hou, M., Huang, S., Chen, S., Liang, Z., Xie, T., Wei, Y., Xie, X., Yoneyama, K., Xu, G. & Zhang, Y. (2015). A strigolactone signal is required for adventitious root formation in rice. *Ann. Bot.*, 115, pp. 1155-1162. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv052>
 47. Mayzlish-Gati, E., De-Cuyper, C., Goormachtig, S., Beeckman, T., Vuylsteke, M., Brewer, P.B., Beveridge, C.A., Yermiyahu, U., Kaplan, Y., Enzer, Y., Wininger, S., Resnick, N., Cohen, M., Kapulnik, Y. & Koltai, H. (2012). Strigolactones are involved in root response to low phosphate conditions in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 160, pp. 1329-1341. <https://doi.org/10.1104/pp.112.202358>
 48. Ito, S., Nozoye, T., Sasaki, E., Imai, M., Shiwa, Y., Shibata-Hatta, M., Ishige, T., Fukui, K., Ito, K., Nakanishi, H., Nishizawa, N.K., Yajima, S. & Asami, T. (2015). Strigolactone regulates anthocyanin accumulation, acid phosphatases production and plant growth under low phosphate condition in *Arabidopsis*. *PLoS One*, 10, e0119724. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119724>
 49. Li, S., Chen, L., Li, Y., Yao, R., Wang, F., Yang, M., Gu, M., Nan, F., Xie, D. & Yan, J. (2016). Effect of GR24 stereoisomers on plant development in *Arabidopsis*. *Mol. Plant*, 9, pp. 1432-1435. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.06.012>
 50. Kohlen, W., Charnikhova, T., Liu, Q., Bours, R., Domagalska, M.A., Beguerie, S., Verstappen, F., Leyser, O., Bouwmeester, H.J., Ruyter-Spira, C. (2011). Strigolactones are transported through the xylem and play a key role in shoot architectural response to phosphate deficiency in non-AM host *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.*, 110, 164640. <https://doi.org/10.1104/pp.110.164640>
 51. Xie, X., Yoneyama, K., Kisugi, T., Nomura, T., Akiyama, K., Asami, T. & Yoneyama, K. (2015). Strigolactones are transported from roots to shoots, although not through the xylem. *J. Pestic. Sci.*, 40, pp. 214-216. <https://doi.org/10.1584/jpestics.D15-045>
 52. Huralchuk, Zh.Z. (2010). Diia arbuskuliarnykh mikoryz na nadkhodzhennia elementiv zhvylnennia i stikist roslin do nespryiatlyvykh chynnykiv dovkillia. *Silskohospodarska Mikrobiol.*, 12, pp. 7-26 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.12.7-26>
 53. De Saint Germain, A., Ligerot, Y., Dun, E.A., Pillot, J-PJ-P., Ross, J.J., Beveridge, C.A. & Rameau, C. (2013). Strigolactones stimulate internode elongation independently of gibberellins. *Plant Physiol.*, 163, pp. 1012-1025. <https://doi.org/10.1104/pp.113.220541>
 54. Lauressergues, D., André, O., Peng, J., Wen, J., Chen, R., Ratet, P., Tadege, M., Mysore, K.S. & Rochange, S.F. (2015). Strigolactones contribute to shoot elongation and to the formation of leaf margin serrations in *Medicago truncatula* R108. *J. Exp. Bot.*, 66, pp. 1237-1244. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru471>
 55. Liang, Y., Ward, S., Li, P., Bennett, T. & Leyser, O. (2016). SMAX1-LIKE7 signals from the nucleus to regulate shoot development in *Arabidopsis* via partially EAR motif-independent mechanisms. *Plant Cell*, 28, pp. 1581-1601. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00286>
 56. Shindo, M., Yamamoto, S., Shimomura, K. & Umehara, M. (2020). Strigolactones decrease leaf angle in response to nutrient deficiencies in rice. *Front. Plant Sci.*, 11, 135. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00135>
 57. Agusti, J., Herold, S., Schwarza, M., Sanchez, P., Ljung, K., Dun, E.A., Brewer, P.B., Beveridge, C.A., Sieberer, T., Sehra, E.M. & Greb, T. (2011). Strigolactone signalling is required for auxin-dependent stimulation of secondary growth in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108, pp. 20242-20247. <https://doi.org/10.1073/pnas.1111902108>
 58. Soundappan, I., Bennett, T., Morffy, N., Liang, Y., Stanga, J.P., Abbas, A., Leyser, O. & Nelson, D.C. (2015). SMAX1-LIKE/D53 family members enable distinct MAX2-dependent responses to strigolactones and karrikins in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 27, pp. 3143-3159. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00562>
 59. Scaffidi, A., Waters, M.T., Sun, Y.K., Skelton, B.W., Dixon, K.W., Ghisalberti, E.L., Flematti, G.R. & Smith, S.M. (2014). Strigolactone hormones and their stereoisomers signal through two related receptor proteins to induce different physiological responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 165 (3), pp. 1221-1232. <https://doi.org/10.1104/pp.114.240036>

60. Bainbridge, K., Sorefan, K., Ward, S. & Leyser, O. (2005). Hormonally MAX4 shoot branching regulatory gene. *Plant J.*, 44, pp. 569-580. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02548.x>
61. Vogel, J.T., Walter, M.H., Giavalisco, P., Lytovchenko, A., Kohlen, W., Charnikhova, T., Simkin, A.J., Goulet, C., Strack, D., Bouwmeester, H.J., Fernie, A.R. & Klee, H.J. (2010). SICCD7 controls strigolactone biosynthesis, shoot branching and mycorrhiza-induced apocarotenoid formation in tomato. *Plant J.*, 61, pp. 300-311. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2009.04056.x>
62. Kohlen, W., Charnikhova, T., Lammers, M., Pollina T., Tóth P., Haider I., Pozo, M.J., de Maagd R.A., Ruyter-Spira, C., Bouwmeester, H.J. & López-Ráez, J.A. (2012). The tomato CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE8 (SICCD8) regulates rhizosphere signaling, plant architecture and affects reproductive development through strigolactone biosynthesis. *New Phytol.* 196, pp. 535-547. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04265.x>
63. Dingenen, J.V., Keyser, A., Desmet, S., Clarysse, A., Beullens, S., Michiels, J., Planque, M. & Goormachtig, S. (2023). Strigolactones repress nodule development and senescence in pea. *Plant J.*, 116, pp. 7-22. <https://doi.org/10.1111/tpj.16421>
64. Snowden, K.C., Simkin, A.J., Janssen, B.J., Templeton, K.R., Loucas, H.M., Simons, J.L., Karunairetnam, S., Gleave, A.P., Clark, D.G. & Klee, H.J. (2005). The decreased apical dominance1/Petunia hybrida CAROTENOID CLEAVAGE DIOXYGENASE8 gene affects branch production and plays a role in leaf senescence, root growth, and flower development. *Plant Cell*, 17, pp. 746-759. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.027714>
65. Visentin, I., Ferigolo, L.F., Russo, G., Korwin Krukowski, P., Capezzali, C., Tarkowská, D., Gresta, F., Deva, E., Nogueira, F.T.S., Schubert, A. & Cardinale, F. (2024). Strigolactones promote flowering by inducing the miR319-LA-SFT module in tomato. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 121 (19), e2316371121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2316371121>
66. 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. <https://doi.org/10.3390/plants11192604>
67. Kapoor, R.T., Alam, P., Chen, Y., Chen, Y. & Ahmad, P. (2024). Strigolactones in plants: from development to abiotic stress management. *J. Plant Growth Regul.*, 43 (4), pp. 903-919. <https://doi.org/10.1007/s00344-023-11148-z>
68. Khalid, M.F., Shafqat, W., Khan, R.I., Jawaid, M.Z., Hussain, S., Saqib, M., Rizwan, M. & Ahmed, T. (2024). Unveiling the resilience mechanism: Strigolactones as master regulators of plant responses to abiotic stresses. *Plant Stress*, 12, 100490. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100490>
69. Khan, M.K., Pandey, A., Hamurcu, M., Vyhnanek, T., Zargar, S.M., Kahraman, A., Topal, A. & Gezin, S. (2024). Exploring strigolactones for inducing abiotic stress tolerance in plants. *Czech J. Genet. Plant Breed.*, 60 (2), pp. 55-69. <https://doi.org/10.17221/88/2023-CJGPB>
70. Trasoletti, M., Visentin, I., Campo, E., Schubert, A. & Cardinale, F. (2022). Strigolactones as a hormonal hub for the acclimation and priming to environmental stress in plants. *Plant Cell Environ.*, 45, pp. 3611-3630. <https://doi.org/10.1111/pce.14461>
71. Soliman, S., Wang, Y., Han, Z., Pervaiz, T. & El-Kereamy, A. (2022). Strigolactones in plants and their interaction with the ecological microbiome in response to abiotic stress. *Plants*, 11, 3499. <https://doi.org/10.3390/plants11243499>
72. Lopez-Raez, J.A., Shirasu, K. & Foo, E. (2017). Strigolactones in plant interactions with beneficial and detrimental organisms: the Yin and Yang. *Trends Plant Sci.*, 22, pp. 527-537. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.03.011>
73. Santoro, V., Schiavon, M., Gresta, F., Ertani, A., Cardinale, F., Sturrock, C.J., Celi, L. & Schubert, A. (2020). Strigolactones control root system architecture and tip anatomy in *Solanum lycopersicum* L. plants under P starvation. *Plants*, 9 (5), 612. <https://doi.org/10.3390/plants9050612>
74. Lanfranco, L., Fiorilli, V., Venice, F. & Bonfante, P. (2018). Strigolactones cross the kingdoms: plants, fungi, and bacteria in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *J. Exp. Bot.*, 69, pp. 2175-2188. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx432>
75. Breuillin, F., Schramm, J., Hajirezaei, M., Ahkami, A., Favre, P., Druege, U., Hause, B., Bucher, M., Kretschmar, T. & Bossolini, E. (2010). Phosphate systemically inhibits

- development of arbuscular mycorrhiza in *Petunia hybrida* and represses genes involved in mycorrhizal functioning. *Plant J.*, 64, pp. 1002-1017. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04385.x>
76. Asad, N.M., Zhang, Z.Q., Mukhtar, A., Muhammad, S.A., Wu, H.Y., Yang, H. & Zhou, X.B. (2024). Strigolactones: A promising tool for nutrient acquisition through arbuscular mycorrhizal fungi symbiosis and abiotic stress tolerance. *Plant Physiol. Biochem.*, 215, 109057. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.109057>
77. Jiang, W., Lu, C., Xu, X., Riaz, M.W., Aimin, L.V. & Shao, Q. (2024). Strigolactones: Biosynthetic regulation, hormonal interaction, and their involvement in abiotic stress adaption. *Scientia Horticult.*, 325, 112689. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112689>
78. Ito, S., Ito, K., Abeta, N., Takahashi, R., Sasaki, Y. & Yajima, S. (2016). Effects of strigolactone signalling on *Arabidopsis* growth under nitrogen deficient stress condition. *Plant Signal Behav.*, 11, e1126031. <https://doi.org/10.1080/15592324.2015.1126031>
79. Umehara, M., Hanada, A., Magome, H., Takeda-Kamiya, N. & Yamaguchi, S. (2010). Contribution of strigolactones to the inhibition of tiller bud outgrowth under phosphate deficiency in rice. *Plant Cell Physiol.*, 51, pp. 1118-1126. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq084>
80. Yamada, Y., Furusawa, S., Nagasaka, S., Shimomura, K., Yamaguchi, S. & Umehara, M. (2014). Strigolactone signalling regulates rice leaf senescence in response to a phosphate deficiency. *Planta*, 240, pp. 399-408. <https://doi.org/10.1007/s00425-014-2096-0>
81. Linkohr, B.I., Williamson, L.C., Fitter, A.H. & Leyser, H.M. (2002). Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*. *Plant J.*, 29, pp. 751-760. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2002.01251.x>
82. Lynch, J.P. & Brown, K.M. (2001). Topsoil foraging — an architectural adaptation of plants to low phosphorus availability. *Plant Soil*, 237, pp. 225-237. <https://doi.org/10.1023/A:1013324727040>
83. Madmon, O., Mazuz, M., Kumari, P., Dam, A., Ion, A., Mayzlish-Gati, E., Belausov, E., Wininger, S., Abu-Abied, M., McErlean, C.S., Bromhead, L.J, Perl-Treves, R., Prandi, C., Kapulnik, Y. & Koltai, H. (2016). Expression of MAX2 under SCARE-CROW promoter enhances the strigolactone/MAX2 dependent response of *Arabidopsis* roots to low-phosphate conditions. *Planta*, 243, pp. 1419-1427. <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2477-7>
84. Mayzlish-Gati, E., De-Cuyper, C., Goormachtig, S., Beeckman, T., Vuylsteke, M., Brewer, P.B., Beveridge, C.A., Yermiyahu, U., Kaplan, Y., Enzer, Y., Wininger, S., Resnick, N., Cohen, M., Kapulnik, Y. & Koltai, H. (2012). Strigolactones are involved in root response to low phosphate conditions in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 160, pp. 1329-1341. <https://doi.org/10.1104/pp.112.202358>
85. Alsubaie, Q.D., Al-Amri, A.A., Siddiqui, M.H. & Alamri, S. (2024). Strigolactone and nitric oxide collaborate synergistically to boost tomato seedling resilience to arsenic toxicity via modulating physiology and the antioxidant system. *Plant Physiol. and Biochem.*, 108412. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108412>
86. Liu, J., He, H., Vitali, M., Visentin, I., Charnikhova, T., Haider, I., Schubert, A., Ruyter-Spira, C., Bouwmeester, H.J., Lovisolo, C. & Cardinale, F. (2015). Osmotic stress represses strigolactone biosynthesis in *Lotus japonicus* roots: exploring the interaction between strigolactones and ABA under abiotic stress. *Planta*, 241, pp. 1435-1451. <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2266-8>
87. Lv, S., Zhang, Y., Li, C., Liu, Z., Yang, N., Pan, L., Wu, J., Wang, J., Yang, J., Lv, Y., Zhang, Y., Jiang, W., She, X. & Wang, G. (2018). Strigolactone-triggered stomatal closure requires hydrogen peroxide synthesis and nitric oxide production in an abscisic acid-independent manner. *New Phytol.*, 217, pp. 290-304. <https://doi.org/10.1111/nph.14813>
88. Zhong, L., Yang, C., Chen, Y., Guo, L., Liu, D., Deng, J., Xu, Y., Chen, Y. & Zhao, D. (2024). Reduced strigolactone synthesis weakens drought resistance in tall fescue via root development inhibition. *Agronomy*, 14 (4), 725. <https://doi.org/10.3390/agronomy14040725>
89. Borase, H.P., Patil, S.V. & Amin, D. (2022). Strigolactones: Extraction and Characterization. In: *Practical handbook on agricultural microbiology*. Amaresan, N., Patel, P. & Amin, D. (Eds.). Springer Protocols Handbooks. New York: Humana, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-1724-3_38

90. Vurro, M., Prandib, C. & Baroccio, F. (2016). Strigolactones: how far is their commercial use for agricultural purposes? *Pest Manag. Sci.*, 72 (11), pp. 2009-2187. <https://doi.org/10.1002/ps.4254>
91. Johnson, A.W., Gowada, G., Hassanali, A., Knox, J., Monaco, S., Razavi, Z. & Rosebery, G. (1981). The preparation of synthetic analogues of strigol, *J. Chem. Soc. Perkin Trans.*, 1, pp. 1734-1743. <https://doi.org/10.1039/P19810001734>
92. Nefkens, G.H.L., Thuring, J.W.J.F., Beenackers, M.F.M. & Zwanenburg, B. (1997). Synthesis of a phthaloylglycine-derived strigol analogue and its germination stimulatory activity toward seeds of the parasitic weeds *Striga hermonthica* and *Orobanche crenata*, *J. Agric. Food Chem.*, 45, pp. 2273-2277. <https://doi.org/10.1021/jf9604504>
93. Kondo, Y., Tadokoro, E., Matsuura, M., Iwasaki, K., Sugimoto, Y., Miyake, H., Takikawa, H. & Sasaki, M. (2007). Synthesis and seed germination stimulating activity of some iminoanalogs of strigolactones. *Biosci. Biotech. Biochem.*, 71 (11), pp. 2781-2786. <https://doi.org/10.1271/bbb.70398>
94. Cetin, E.S. & Koc, B. (2022). The effects of strigolactones on some biochemical traits in calcified media on grapevine. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 50 (4), 12816. <https://doi.org/10.15835/nbha50312816>
95. Song, M., Zhou, S., Hu, N., Li, J., Huang, Y., Zhang, J., Chen, X., Du, X., Niu, J., Yang, X. & He, D. (2023). Exogenous strigolactones alleviate drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) by promoting cell wall biogenesis to optimize root architecture. *Plant Physiol. and Biochem.*, 204, 108121. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108121>
96. Fukui, K., Ito, S., Ueno, K., Yamaguchi, S., Junko, K. & Asami, T. (2011). New branching inhibitors and their potential as strigolactone mimics in rice. *Bioorg. Med. Chem. Lett.*, 21 (16), pp. 4905-4908. <https://doi.org/10.1016/j.bmcl.2011.06.019>
97. Zwanenburg, B. & Mwakaboko, A.S. (2011). Strigolactone analogues and mimics derived from phthalimide, saccharine, p-tolylmalondialdehyde, benzoic and salicylic acid as scaffolds. *Bioorg. Med. Chem.*, 19 (24), pp. 7394-7400. <https://doi.org/10.1016/j.bmc.2011.10.057>
98. Boyer, F-D., de Saint Germain, A., Pillot, J-P., Pouvreau, J-B., Chen, X., Ramos, S., Stévenin, A., Simier, P., Delavault, P., Beau, J-M. & Rameau, C. (2012). Structure-activity relationship studies of strigolactone-related molecules for branching inhibition in garden pea: molecule design for shoot branching. *Plant Physiol.*, 159 (4), pp. 1524-1544. <https://doi.org/10.1104/pp.112.195826>
99. Xie, X., Yoneyama, K. & Yoneyama, K. (2010). The strigolactone story. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 48, pp. 93-117. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-073009-114453>
100. Prandi, C. & McErlean, C.S.P. (2019). The chemistry of strigolactones. In: *Strigolactones — biology and applications*. Koltai, H. & Prandi, C. (Eds.). Switzerland, Cham: Springer Nature. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-12153-2>
101. Soto-Cruz, F.J., Zorrilla, J.G. & Rial, C. (2021). Allelopathic activity of strigolactones on the germination of parasitic plants and arbuscular mycorrhizal fungi growth. *Agronomy*, 11, e2174. <https://doi.org/10.3390/agronomy11112174>
102. Zwanenburg, B., Mwakaboko, A.S. & Kannana, C. (2016). Suicidal germination for parasitic weed control. *Pest. Manag. Sci.*, 72 (11), pp. 2016-2025. <https://doi.org/10.1002/ps.4222>
103. Eplee, R.E. (1984). Chemical control of *Striga*. In: *Striga. Biology and control*. Ayensu, E.S., Doggett, H. & Keynes, R.D. (Eds.). Paris: ICSU Press; Ottawa: Int. Res. Development Centre. <https://doi.org/10.1017/S0014479700013302>
104. Ogborn, J. (1984). *Striga*: research priorities with specific reference to agronomy. In: *Striga. Biology and control*. Ayensu, E.S., Doggett, H. & Keynes, R.D. (Eds.). Paris: ICSU Press; Ottawa: Int. Res. Development Centre. <https://doi.org/10.1017/S0014479700013302>
105. Johnson, X., Bricch, T., Dun, E.A., Goussot, M., Haurogné, K., Beveridge, C.A. & Rameau, C. (2006). Branching genes are conserved across species. Genes controlling a novel signal in pea are coregulated by other long-distance signals. *Plant Physiol.*, 142, pp. 1014-1026. <https://doi.org/10.1104/pp.106.087676>
106. Wu, F., Gao, Y., Yang, W., Sui, N. & Zhu, J. (2022). Biological functions of strigolactones and their crosstalk with other phytohormones. *Front Plant Sci.*, 13, 821563. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.821563>

107. Arite, T., Iwata, H., Ohshima, K., Maekawa, M., Nakajima, M., Kojima, M., Sakakibara, H. & Kyoizuka, J. (2007). DWARF10, an RMS1/MAX4/DAD1 ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice. *Plant J.*, 51, pp. 1019-1029. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2007.03210.x>
108. Hayward, A., Stirnberg, P., Beveridge, C. & Leyser, O. (2009). Interactions between auxin and strigolactone in shoot branching control. *Plant Physiol.*, 151, pp. 400-412. <https://doi.org/10.1104/pp.109.137646>
109. Trasoletti, M., Visentin, I., Campo, E., Schubert, A. & Cardinale, F. (2022). Strigolactones as a hormonal hub for the acclimation and priming to environmental stress in plants. *Plant Cell Environ.*, 45, pp. 3611-3630. <https://doi.org/10.1111/pce.14461>
110. Adamowski, M. & Friml, J. (2015). PIN-dependent auxin transport: action, regulation, and evolution. *The Plant Cell*, 27 (1), pp. 20-32. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.134874>
111. Beveridge, C.A., Symons, G.M. & Turnbull, C.G. (2000). Auxin inhibition of decapitation-induced branching is dependent on graft-transmissible signals regulated by genes *Rms1* and *Rms2*. *Plant Physiol.*, 123, pp. 689-698. <https://doi.org/10.1104/pp.123.2.689>
112. Shinohara, N., Taylor, C. & Leyser, O. (2013). Strigolactone can promote or inhibit shoot branching by triggering rapid depletion of the auxin efflux protein PIN1 from the plasma membrane. *PLoS Biol.*, 11, e1001474. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001474>
113. Seale, M., Bennett, T. & Leyser, O. (2017). BRC1 expression regulates bud activation potential but is not necessary or sufficient for bud growth inhibition in Arabidopsis. *Dev.*, 144, pp. 1661-1673. <https://doi.org/10.1242/dev.145649>
114. Xu, Y., Ge, J., Tian, S., Li, S., Nguy-Robertson, A.L., Zhan, M. & Cao, C. (2015). Effects of water-saving irrigation practices and drought resistant rice variety on greenhouse gas emissions from a no-till paddy in the central lowlands of China. *Sci Total Environ.*, 505, pp. 1043-1052. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.10.073>
115. Wallner, E.S., López-Salmerón, V. & Greb, T. (2016). Strigolactone versus gibberellin signalling: reemerging concepts? *Planta*, 243, pp. 1339-1350. <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2478-6>
116. Ito, S., Yamagami, D., Umehara, M., Hanada, A., Yoshida, S., Sasaki, Y., Yajima, S., Kyoizuka, J., Ueguchi-Tanaka, M. & Matsuoka, M. (2017). Regulation of strigolactone biosynthesis by gibberellin signaling. *Plant Physiol.*, 174, pp. 1250-1259. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00301>
117. Lantzouni, O., Klermund, C. & Schwechheimer, C. (2017). Largely additive effects of gibberellin and strigolactone on gene expression in Arabidopsis thaliana seedlings. *Plant J.*, 92, pp. 924-938. <https://doi.org/10.1111/tpj.13729>
118. Korek, M. & Marzec, M. (2023). Strigolactones and abscisic acid interactions affect plant development and response to abiotic stresses. *BMC Plant Biol.*, 23, 314. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04332-6>
119. Lopez-Raez, J.A. (2016). How drought and salinity affect arbuscular mycorrhizal symbiosis and strigolactone biosynthesis? *Planta*, 243, pp. 1375-1385. <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2435-9>

Received 19.09.2024

BIOLOGICAL ROLE OF STRIGOLACTONES

V.O. Storozhenko

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine
e-mail: vstoro@ukr.net

The review considers historical aspects of the strigolactones discovery, the formation and expansion of ideas about their physiological role, classification of natural strigolactones and their isomers, species specificity, main structural features, involvement in plant adaptation to stress, and interaction with other phytohormones. It is shown that strigolactones have a specific effect on different species of parasitic plants. The diversity of physiological functions

of strigolactones is given for many systems of plant organisms. It is proved that they participate in the formation of the root system, in particular, in the growth of primary and lateral roots, their density, in the development of adventitious roots, in increase of the density and length of root fibrils. At the same time, the mechanisms of strigolactones transport from roots to shoots remain unexplored. Strigolactones facilitate the symbiosis of the host plant with actinomycetes at the rhizosphere. The review considers also the role of strigolactones in the development of the aboveground part of plants — axillary bud growth, stem branching, internodes growth, formation of branching angles and growth of plant stems, leaf denting. It is noted that the role of strigolactones in the reproductive development of plants is still unclear, although strigolactone-deficient mutants often have reduced and deformed reproductive organs. At the same time, strigolactones control the processes of flowering and tuber formation. The role of strigolactones in plant adaptation to stress factors, mainly to mineral nutrient deficiency and osmotic stress, is considered. It is separately emphasized that the discovery of synthetic analogs of strigolactones created opportunities for the development of new agricultural technologies for weed control, although they sometimes have a number of disadvantages associated with both their chemical properties and the economic feasibility of using these analogs. The interaction of strigolactones with other phytohormones is considered. In particular, the synthesis of strigolactones depends on auxins and, in strigolactone-deficient mutants, on the transport of auxins. At the same time, strigolactones and cytokinins have opposing effects on plants in many physiological processes, especially in shoot growth and branching, as well as in leaf senescence. Strigolactones and abscisic acid act together to coordinate the mechanisms that protect plants from drought. The results of the study on the biological role of strigolactones and the influence of their synthetic analogues on plant organisms could provide a basis for the development of new high-performance agricultural technologies.

Key words: strigolactones, phytohormones, abiotic factors, parasitic plant, host plant.

ORCID

B.O. СТОРОЖЕХКО — V.O. Storozhenko: <https://orcid.org/0000-0002-7355-3699>