

From the structure and biosynthetic pathways of strigolactones to plant growth regulation and sustainable agricultural development

Soraya Afshinmehr¹  

1. Ph.D. Candidate in Agrotechnology, Crop Plant Ecology, Department of Plant production and Genetics, Zanjan University, Zanjan, Iran.

ARTICLE INFO

Article type:
Research Paper

Article history:

Received: January 1, 2026
Revised: April 22, 2026
Accepted: May 29, 2026
Published: May 29, 2026

Keywords:

Plant hormone
biosynthesis Perception
and signal transduction
Parasitic plants
Sustainable agriculture

Abstract

Strigolactones are a group of relatively new plant hormones and carotenoid-derived compounds that play roles in the regulation of plant growth, architecture, stress responses, and rhizospheric interactions. These compounds were initially identified as germination stimulants for parasitic plants; however, recent studies have demonstrated that their functions extend far beyond this role. The aim of this article is to provide a comprehensive review of the chemical nature, biosynthetic pathways, perception and signaling mechanisms, physiological roles, and the application potential of strigolactones in sustainable agriculture. This review was conducted using an analytical review approach. Studies have shown that strigolactones are synthesized through the carotenoid cleavage pathway involving the enzymes D27, CCD7, CCD8, and MAX1. The D14 receptor and the SCF^{MAX2} complex are the key components responsible for hormone perception and signal transduction. Strigolactones regulate lateral bud growth, tillering, root architecture, leaf senescence, and several reproductive processes. In addition, these compounds interact with arbuscular mycorrhizal fungi and enhance water and phosphorus uptake. Under drought, salinity, nutrient deficiency, and oxidative stress conditions, strigolactones exert protective effects by regulating stomatal behavior, ionic balance, photosynthesis, and antioxidant systems. On the other hand, parasitic plants utilize strigolactones secreted from plant roots for germination and host identification. Based on the findings, strigolactones have considerable potential for use as biostimulants, tools for modifying plant architecture, enhancers of beneficial symbiotic interactions, and management agents for parasitic plants.

How to cite: Afshinmehr, S. (2026). From the structure and biosynthetic pathways of strigolactones to plant growth regulation and sustainable agricultural development. *Geography and Regional Planning*, 16(1), 103-124. doi:10.22034/jgeoq.2026.603509.4554



© Author(s) retain the copyright and full publishing rights
Education

Publisher: Qeshm Institute of Higher

DOI: <https://doi.org/10.22034/jgeoq.2026.603509.4554>

Introduction

Strigolactones are a group of carotenoid-derived signaling compounds that have recently been recognized as a relatively new class of plant hormones. These compounds were initially identified due to their ability to stimulate seed germination in parasitic plants, particularly species belonging to the genera *Striga* and *Orobanche*. However, subsequent studies have revealed that their functions extend far beyond this role, including the regulation of plant growth, architecture, root development, responses to environmental stresses, and rhizosphere interactions. The importance of strigolactones arises from their dual functionality: they act as endogenous regulators of plant developmental processes and, after being released from roots, serve as chemical signals mediating interactions with other organisms, including arbuscular mycorrhizal fungi and parasitic plants. Considering the increasing environmental stresses, limited availability of water and nutrients, and the need to reduce the use of chemical inputs, understanding the functions of strigolactones can provide new approaches for sustainable agricultural development.

Methodology

The aim of this article is to provide a comprehensive review of the chemical nature of strigolactones, their biosynthetic pathways, perception and signal transduction mechanisms, physiological roles in plant growth and development, effects on responses to environmental stresses, and their potential applications in sustainable agriculture. The main focus of the study is to establish a connection between fundamental molecular knowledge and practical agricultural applications by examining how strigolactones can be utilized to improve plant architecture, enhance resource-use efficiency, strengthen beneficial symbiotic interactions, and manage parasitic plants. This article was developed using a review-analytical approach with a descriptive framework. Scientific studies published between 2020 and 2025 in internationally recognized databases were examined. The review analyzed different aspects of strigolactone biology, including molecular structure, biosynthetic pathways, signal perception systems, physiological

effects, and their potential applications in sustainable crop production systems.

Results and Discussion

The results indicate that strigolactones are synthesized through the controlled degradation of carotenoids. In this pathway, key enzymes including D27, CCD7, CCD8, and MAX1 play essential roles by converting carotenoid precursors into intermediate compounds such as carlactone and ultimately producing diverse strigolactones. Differences in the activity of these enzymes among plant species contribute significantly to the structural and functional diversity of strigolactones. At the signaling level, the D14 receptor and the SCF^{MAX2} complex are considered the major components responsible for strigolactone perception and signal transduction. Following the binding of strigolactones to the D14 receptor, SMXL family repressor proteins are targeted for degradation through the proteasome pathway. This process activates pathways associated with plant growth and environmental responses, enabling the regulation of gene expression and processes such as lateral bud development, root growth, and stress adaptation. Regarding plant growth and development, strigolactones play an important role in controlling branching and maintaining apical dominance. Disruption in strigolactone biosynthesis or perception generally results in increased lateral shoot growth and altered plant architecture. These hormones also regulate root development, lateral root formation, and root hair growth, particularly under phosphorus-deficient conditions. Through enhancing interactions with arbuscular mycorrhizal fungi, strigolactones can improve water and nutrient uptake. One of the most important findings concerns the role of strigolactones in plant–microorganism interactions. Root-secreted strigolactones stimulate fungal spore germination and hyphal branching of arbuscular mycorrhizal fungi, promoting beneficial symbiosis between plants and fungi. This interaction can increase plant access to phosphorus and water. Conversely, parasitic plants also exploit these chemical signals to detect suitable hosts and initiate germination, highlighting the importance of strigolactones in the management of parasitic weeds. Strigolactones also contribute to plant

tolerance against environmental stresses such as drought, salinity, nutrient deficiency, and oxidative stress. These compounds enhance plant resistance by regulating stomatal behavior, maintaining ion balance, improving antioxidant activity, supporting photosynthesis, and modifying root architecture. However, their effects depend on plant species, applied concentration, developmental stage, and environmental conditions.

Conclusion

Strigolactones (SLs) are key plant hormones and rhizosphere signals that regulate important aspects of plant growth and development. At the architectural level, they control shoot and root branching, and their biosynthesis involves plastidial enzymes such as D27, CCD7, and CCD8, together with the P450 monooxygenase MAX1, producing various structurally diverse canonical and non-canonical forms. Their signaling depends on the receptor D14, the F-box protein MAX2, and the transcriptional repressor SMXL7, which together modulate gene expression and

plant architecture. Beyond direct hormonal control, SLs cross-talk with auxin, cytokinin, ethylene, and abscisic acid, thereby fine-tuning plant responses to both internal signals and environmental cues. In the rhizosphere, SLs also act as important signals that induce the germination of arbuscular mycorrhizal fungal spores, promoting beneficial symbiosis and enhancing nutrient and water uptake, particularly under phosphorus-deficient conditions. Furthermore, SLs contribute to plant tolerance against abiotic stresses such as drought and salinity by regulating stomatal conductance and antioxidant defense. However, the same molecules also stimulate the germination of root-parasitic weeds, including *Striga* and *Orobanche*, which cause substantial crop damage. Consequently, future research should focus on developing selective SL analogs that minimize weed germination while preserving beneficial mycorrhizal interactions, and on designing field-scale, location-specific applications for sustainable, agroecologically sound crop production.

of information and results, preparing a draft of the article.

Ethical considerations

Following the principles of research ethics

The authors have observed the principles of ethics in conducting and publishing this scientific research, and this is confirmed by all of them.

Data Availability Statement

Data available on request from the authors.

Acknowledgements

First author: Preparation of samples, conducting experiments and collecting data, performing calculations, statistical analysis of data, analysis and interpretation

Ethical Considerations

The authors affirm that they have adhered to ethical research practices, avoiding plagiarism, misconduct, data fabrication or falsification, and have provided their consent for this article's publication.

Funding

This research was conducted without any financial support from Payam Noor University.

Conflict of Interest

The authors declare no conflict of interest

از ساختار و مسیرهای زیست‌ساختی استریگولاکتون‌ها تا تنظیم رشد گیاه و توسعه کشاورزی پایدار ثریا افشین مهر^۱

۱. دانشجوی دکتری اگروتکنولوژی گرایش اکولوژی گیاهان زراعی، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان، زنجان، ایران

اطلاعات مقاله	چکیده
نوع مقاله: مقاله پژوهشی	استریگولاکتون‌ها گروهی از ترکیبات مشتق شده از کاروتنوئیدها و از هورمون‌های گیاهی نسبتاً جدید هستند که در تنظیم رشد، معماری گیاه، پاسخ به تنش و ارتباطات ریزوسفری نقش دارند. این ترکیبات ابتدا به‌عنوان محرک جوانه‌زنی گیاهان انگلی شناخته شدند، اما پژوهش‌های جدید نشان داده‌اند که عملکرد آن‌ها به این نقش محدود نیست. هدف مقاله حاضر، بررسی جامع ماهیت شیمیایی، مسیرهای زیست‌ساخت، سازوکار ادراک و انتقال پیام، نقش‌های فیزیولوژیک و ظرفیت کاربرد استریگولاکتون‌ها در کشاورزی پایدار است. این مقاله به روش مروری - تحلیلی تدوین شده است. بررسی مطالعات نشان داد که استریگولاکتون‌ها از مسیر تجزیه کاروتنوئیدها و با مشارکت آنزیم‌های D27، CCD7، CCD8 و MAX1 تولید می‌شوند. گیرنده D14 و کمپلکس SCF ^{MAX2} ، عناصر اصلی ادراک و انتقال پیام این هورمون هستند. استریگولاکتون‌ها رشد جوانه‌های جانبی، پنجه‌زنی، معماری ریشه، پیری برگ و برخی فرایندهای زایشی را تنظیم می‌کنند. همچنین، این ترکیبات با قارچ‌های میکوریز آربوسکولار ارتباط برقرار کرده و جذب آب و فسفر را افزایش می‌دهند. در برابر خشکی، شوری، کمبود عناصر و تنش اکسیداتیو نیز از طریق تنظیم روزنه‌ها، تعادل یونی، فتوسنتز و سامانه‌های آنتی‌اکسیدانی نقش حفاظتی دارند. از سوی دیگر، گیاهان انگلی از استریگولاکتون‌های ترشح شده از ریشه برای جوانه‌زنی و یافتن میزبان استفاده می‌کنند. بر اساس نتایج استریگولاکتون‌ها ظرفیت قابل‌توجهی برای استفاده به‌عنوان زیست‌محرک، ابزار اصلاح معماری گیاه، تقویت همزیستی‌های مفید و مدیریت گیاهان انگلی دارند. با این حال، ناپایداری شیمیایی، وابستگی پاسخ به غلظت و تفاوت میان گونه‌های گیاهی، کاربرد گسترده آن‌ها را محدود می‌کند.

استناد: افشین مهر، ثریا. (۱۴۰۵). از ساختار و مسیرهای زیست‌ساختی استریگولاکتون‌ها تا تنظیم رشد گیاه و توسعه کشاورزی پایدار. جغرافیا و برنامه ریزی منطقه‌ای، ۱۶(۶۲)، جغرافیا و برنامه ریزی منطقه‌ای، ۱۶(۶۲). ۱۲۴-۱۰۳. DOI:10.22034/jgeoq.2026.603509.4554



بیان مسئله

هورمون‌های گیاهی گروهی از ترکیبات پیام‌رسان هستند که در غلظت‌های بسیار پایین، طیف گسترده‌ای از فرایندهای رشد، نمو و سازگاری گیاه را تنظیم می‌کنند. این ترکیبات برخلاف مواد غذایی، نقش ساختمانی یا منبع انرژی ندارند؛ بلکه با انتقال پیام میان سلول‌ها و اندام‌های مختلف، پاسخ گیاه را با شرایط درونی و محیطی هماهنگ می‌کنند. تنظیم جوانه‌زنی، رشد ریشه و ساقه، تشکیل اندام‌های زایشی، پیری برگ، جذب عناصر غذایی و پاسخ به خشکی، شوری و دمای نامناسب، همگی تحت تأثیر شبکه‌ای پویا از هورمون‌های گیاهی قرار دارند. امروزه مشخص شده است که این شبکه از مسیرهای جداگانه و مستقل تشکیل نشده، بلکه بر پایه برهم‌کنش و گفت‌وگوی متقابل میان اکسین، سیتوکینین، آبسزیک‌اسید، جیبرلین، اتیلن و سایر تنظیم‌کننده‌های رشد عمل می‌کند (Wu et al., 2022; Alvi et al., 2022). از این‌رو، شناخت هورمون‌های جدید می‌تواند به درک دقیق‌تر سازوکار رشد گیاه و طراحی راهکارهای نوین برای افزایش بهره‌وری محصولات کشاورزی کمک کند. استریگولاکتون‌ها گروهی از ترکیبات مشتق‌شده از کاروتنوئیدها هستند که در دهه‌های اخیر جایگاه مهمی در فیزیولوژی گیاهی پیدا کرده‌اند. این ترکیبات در ابتدا نه به‌عنوان هورمون، بلکه به‌عنوان مواد شیمیایی موجود در ترشحات ریشه شناسایی شدند. پژوهش‌های اولیه نشان دادند که برخی استریگولاکتون‌ها جوانه‌زنی بذر گیاهان انگلی، به‌ویژه گونه‌های جنس *Orobanche* و *Striga*، را تحریک می‌کنند. این گیاهان برای آغاز رشد و اتصال به ریشه گیاه میزبان، به دریافت نشانه‌های شیمیایی موجود در ریزوسفر وابسته‌اند. بنابراین، استریگولاکتون‌ها در نخستین مرحله کشف، به‌عنوان ترکیباتی شناخته شدند که ارتباط شیمیایی میان گیاه میزبان و گیاه انگلی را برقرار می‌کنند؛ ارتباطی که از دید کشاورزی، پیامدهای زیان‌باری برای عملکرد محصول دارد (Chesterfield et al., 2020; Clark et al., 2023).

با پیشرفت روش‌های زیست‌شیمیایی و ژنتیک مولکولی، مشخص شد که نقش استریگولاکتون‌ها به تحریک جوانه‌زنی گیاهان انگلی محدود نیست. شناسایی جهش‌یافته‌های کم‌شاخه در گیاهان مدل و بررسی ژن‌های مرتبط با مسیرهای *MAX* نشان داد که این ترکیبات در تنظیم معماری گیاه، به‌ویژه کنترل رشد شاخه‌های جانبی و پنجه‌زنی، نقش اساسی دارند. همچنین، استریگولاکتون‌ها در رشد ریشه، پیری برگ، پاسخ به کمبود عناصر غذایی و تنظیم تعامل گیاه با ریزجانداران خاکزی مشارکت می‌کنند. مجموعه این شواهد سبب شد استریگولاکتون‌ها از یک «ترکیب ترشح‌شده از ریشه» به گروهی از هورمون‌های گیاهی با عملکرد درون گیاهی و برون گیاهی ارتقا یابند (Dell'Oste et al., 2021; Wu et al., 2022). یکی از ویژگی‌های منحصر به فرد استریگولاکتون‌ها، نقش دوگانه آن‌ها در داخل گیاه و ریزوسفر است. در درون گیاه، این ترکیبات از طریق گیرنده‌هایی مانند DWARF14 و مسیر پیام‌رسانی وابسته به پروتئین‌های MAX2 و SMXL، بیان ژن‌ها و فرایندهای رشدی را تنظیم می‌کنند. در خارج از گیاه، استریگولاکتون‌های آزادشده از ریشه، جوانه‌زنی و انشعاب هیف قارچ‌های میکوریز آربوسکولار را تحریک می‌کنند و زمینه تشکیل همزیستی سودمند میان ریشه و قارچ را فراهم می‌سازند. این همزیستی می‌تواند جذب فسفر و آب را افزایش دهد و توان گیاه را برای رشد در خاک‌های کم‌حاصل بهبود بخشد (Kodama et al., 2022; Clark et al., 2023). اهمیت استریگولاکتون‌ها در کشاورزی مدرن، با افزایش تنش‌های محیطی و محدودیت منابع طبیعی، بیش از گذشته آشکار شده است. خشکی، شوری، کمبود فسفر، دمای شدید و کاهش ماده آلی خاک، رشد و عملکرد بسیاری از محصولات را تهدید می‌کنند. شواهد جدید نشان می‌دهد که استریگولاکتون‌ها با اثرگذاری بر معماری ریشه، تعادل آب، فعالیت سامانه‌های آنتی‌اکسیدانی و ارتباط با سایر هورمون‌ها، می‌توانند تحمل گیاه را در برابر این تنش‌ها افزایش دهند (Faizan et al., 2020; Khan et al., 2024). بر این، تنظیم هدفمند زیست‌ساخت یا کاربرد خارجی آن‌ها ممکن است کارایی مصرف آب و کود را افزایش داده و وابستگی به نهاده‌های شیمیایی را کاهش دهد.

با وجود این، کاربرد کشاورزی استریگولاکتون‌ها با چالش‌هایی نیز همراه است. این ترکیبات در برخی شرایط می‌توانند جوانه‌زنی گیاهان انگلی را تحریک کنند و پاسخ آن‌ها به گونه گیاهی، مرحله رشد، نوع تنش و غلظت مصرفی وابسته است. همچنین، مسیر زیست‌ساخت و انتقال استریگولاکتون‌ها هنوز به‌طور کامل شناخته نشده و تفاوت میان استریگولاکتون‌های متعارف و غیرمتعارف،

ارزیابی اثرات آن‌ها را پیچیده می‌کند. (Wu et al., 2022; Soliman et al., 2022) بنابراین، استفاده عملی از این ترکیبات نیازمند شناخت دقیق سازوکار مولکولی، تعیین دوز مناسب و انجام آزمایش‌های مزرعه‌ای گسترده است.

بر این اساس، مقاله حاضر با هدف بررسی جامع استریگولاکتون‌ها از جنبه ساختار شیمیایی، مسیرهای زیست‌ساخت، ادراک و انتقال پیام، نقش آن‌ها در تنظیم رشد و پاسخ به تنش‌های محیطی و ظرفیت کاربردها در کشاورزی پایدار تدوین شده است. تمرکز اصلی مقاله بر پیوند میان دانش پایه و کاربردهای کشاورزی است؛ به گونه‌ای که مشخص شود چگونه می‌توان از استریگولاکتون‌ها برای بهبود معماری گیاه، تقویت همزیستی‌های مفید، افزایش کارایی مصرف منابع و مدیریت تنش‌ها و گیاهان انگلی بهره گرفت. این پژوهش از نوع مروری - تحلیلی است و با رویکرد توصیفی انجام شده است. برای گردآوری داده‌ها، مقالات علمی منتشرشده در فاصله سال‌های ۲۰۲۰ تا ۲۰۲۵ در پایگاه‌های معتبر بین‌المللی بررسی شدند.

سوابق مطالعاتی پژوهش

استریگولاکتون‌ها از جمله هورمون‌های گیاهی نسبتاً جدیدی هستند که شناخت علمی آن‌ها از مطالعه جوانه‌زنی گیاهان انگلی آغاز شد، اما پژوهش‌های دو دهه اخیر نشان داده‌اند که این ترکیبات در تنظیم رشد، معماری گیاه، همزیستی‌های ریشه‌ای و پاسخ به تنش‌های محیطی نیز نقش دارند. اهمیت پژوهش درباره استریگولاکتون‌ها از ماهیت دوگانه آن‌ها ناشی می‌شود: این ترکیبات در داخل گیاه به عنوان تنظیم‌کننده رشد عمل می‌کنند و در ریزوسفر، به عنوان پیام‌رسان شیمیایی با قارچ‌های میکوریز و گیاهان انگلی ارتباط برقرار می‌سازند. به همین دلیل، استریگولاکتون‌ها در مرز میان فیزیولوژی گیاهی، بوم‌شناسی شیمیایی و کشاورزی کاربردی قرار گرفته‌اند. (Chesterfield et al., 2020). در مرحله نخست پژوهش، تمرکز اصلی بر شناسایی ماهیت شیمیایی و مسیر زیست‌ساخت استریگولاکتون‌ها قرار داشت. مطالعات جدید نشان داده‌اند که این ترکیبات از تجزیه کاروتنوئیدها شکل می‌گیرند و تولید آن‌ها از تبدیل بتاکاروتن به ۹-سیس بتاکاروتن آغاز می‌شود. سپس آنزیم‌های D27، CCD7 و CCD8 در تشکیل کارلاکتون مشارکت می‌کنند و آنزیم‌های خانواده MAX1 و سیتوکروم‌های P450، کارلاکتون را به استریگولاکتون‌های متنوع تبدیل می‌سازند. تفاوت در فعالیت این آنزیم‌ها میان گونه‌های گیاهی، تنوع ساختاری استریگولاکتون‌ها و تفاوت در اثرهای زیستی آن‌ها را توضیح می‌دهد. با وجود پیشرفت‌های قابل توجه، هنوز همه شاخه‌های مسیر زیست‌ساخت و عوامل تعیین‌کننده تولید فرم‌های فعال به طور کامل شناخته نشده‌اند. (Mashiguchi & Yamaguchi, 2021; Wu et al., 2022) یکی از مهم‌ترین تحولات نظری در این حوزه، شناسایی سازوکار ادراک و انتقال پیام استریگولاکتون بود. گیرنده D14 در گیاهان عالی، هم‌زمان نقش گیرنده و هیدرولاز را ایفا می‌کند. پس از اتصال استریگولاکتون به D14، کمپلکس SCF^{MAX2} فعال می‌شود و پروتئین‌های مهارکننده خانواده SMXL را برای تجزیه در پروتئازوم ۲۶S علامت‌گذاری می‌کند. حذف این مهارکننده‌ها به فعال شدن ژن‌های مؤثر بر رشد جوانه‌های جانبی، ریشه و پاسخ‌های محیطی منجر می‌شود. مطالعات ساختاری جدید نشان داده‌اند که رابطه میان اتصال، هیدرولیز و فعال شدن گیرنده پیچیده‌تر از مدل‌های اولیه است و ممکن است همه پاسخ‌های زیستی به هیدرولیز کامل لیگاند وابسته نباشند. (Guercio et al., 2023; Sánchez Martín-Fontecha et al., 2024) بخش مهمی از پیشینه پژوهش به نقش استریگولاکتون‌ها در تنظیم معماری گیاه اختصاص دارد. استریگولاکتون‌ها رشد جوانه‌های جانبی را محدود و غالبیت رأسی را تقویت می‌کنند. در گیاهان دارای نقص در ژن‌های تولید یا ادراک استریگولاکتون، شاخه‌زایی افزایش می‌یابد و در غلات، تعداد پنجه‌ها و الگوی رشد ساقه تغییر می‌کند. پژوهش‌های جدید تأکید کرده‌اند که استریگولاکتون به تنهایی شاخه‌زایی را کنترل نمی‌کند، بلکه با اکسین، سیتوکینین، قندها و وضعیت نیتروژن و فسفر وارد تعامل می‌شود. بنابراین، رشد یک جوانه جانبی حاصل ادغام چندین پیام هورمونی و تغذیه‌ای است. (Khuvung et al., 2022; Dun et al., 2023)

پژوهش‌های مربوط به ریشه نیز نشان می‌دهند که استریگولاکتون‌ها در تنظیم طول ریشه اصلی، تشکیل ریشه‌های جانبی و توسعه تارهای کشنده نقش دارند. پاسخ ریشه به این ترکیبات به شرایط تغذیه‌ای وابسته است و در کمبود فسفر، افزایش تولید استریگولاکتون معمولاً با تغییر معماری ریشه و تقویت همزیستی با قارچ‌های میکوریز همراه می‌شود. در مطالعه‌ای روی گوجه‌فرنگی، مشخص شد که کاهش تولید استریگولاکتون از طریق خاموشی ژن CCD8، بخش بزرگی از تغییرات رونویسی

ناشی از کمبود فسفر را تحت تأثیر قرار می‌دهد. این یافته نشان می‌دهد که استریگولاکتون‌ها بخشی از پاسخ مولکولی گیاه به گرسنگی فسفاتی هستند (Wang et al., 2021).

تعامل استریگولاکتون‌ها با ریزجانداران خاکزی، مسیر دیگری در مطالعات پیشین بوده است. ترشح این ترکیبات از ریشه، جوانه‌زنی اسپور و انشعاب هیف قارچ‌های میکوریز آربوسکولار را تحریک می‌کند. قارچ از طریق تشکیل شبکه گسترده هیفی، ظرفیت جذب آب و فسفر را افزایش می‌دهد. یافته‌های تکاملی نیز نشان می‌دهند که نقش ریزوسفری استریگولاکتون‌ها احتمالاً پیش از نقش هورمونی درون گیاه شکل گرفته است. شناسایی بریوسیمیول در خزها نشان داده است که ارتباط استریگولاکتونی با قارچ‌های همزیست ممکن است به نیای مشترک گیاهان خشکی‌زی بازگردد (Kodama et al., 2022). در مقابل، همین پیام شیمیایی توسط گیاهان انگلی نیز مورد استفاده قرار می‌گیرد. بذر گونه‌هایی از جنس‌های *Striga*، *Orobanch* و *Phelipanche* تا زمان دریافت استریگولاکتون از ریشه میزبان جوانه نمی‌زنند. مطالعات جدید نشان داده‌اند که استریگولاکتون‌ها علاوه بر تحریک جوانه‌زنی، می‌توانند به‌عنوان جاذب شیمیایی، رشد ریشه‌چه انگل را به‌سوی میزبان هدایت کنند. تنوع گیرنده‌های HTL در گیاهان انگلی به آن‌ها اجازه می‌دهد طیف متنوعی از استریگولاکتون‌ها را شناسایی کنند. این سازوکار یکی از دلایل دشواری کنترل علف‌های هرز انگلی در غلات و حبوبات است (Ogawa et al., 2022; Huizinga et al., 2023).

از سال‌های اخیر، توجه پژوهشگران به نقش استریگولاکتون‌ها در تنش‌های محیطی افزایش یافته است. خشکی، شوری، دمای نامناسب و کمبود عناصر غذایی می‌توانند تولید و انتقال این ترکیبات را تغییر دهند. استریگولاکتون‌ها با تنظیم روزه‌ها، رشد ریشه، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، تعادل یونی و تعامل با آبسازیک‌اسید، توان گیاه را برای مقابله با تنش افزایش می‌دهند. با این حال، اثر آن‌ها به گونه گیاهی، غلظت، مرحله رشد و شدت تنش وابسته است و نتایج آزمایشگاهی همیشه به‌طور مستقیم در مزرعه قابل تعمیم نیستند (Korek & Marzec, 2023; Khan et al., 2024). پژوهش‌های کاربردی، استریگولاکتون‌ها را به‌عنوان زیست‌محرك‌های احتمالی در کشاورزی پایدار بررسی کرده‌اند. تیمار بذر، پرایمینگ، محلول‌پاشی برگ و کاربرد خاکی از روش‌های رایج آزمایشی هستند. در ذرت، محلول‌پاشی استریگولاکتون موجب بهبود فتوسنتز و دفاع آنتی‌اکسیدانی در شرایط خشکی شد. در مرکبات، آنالوگ GR24 معماری ریشه و ترکیب میکروبیوم ریزوسفر را در شرایط کمبود نیتروژن و فسفر تغییر داد (Sattar et al., 2021; Soliman et al., 2025). همچنین، ویرایش ژن انتقال‌دهنده SIABCG45 در گوجه‌فرنگی، با کاهش ترشح استریگولاکتون، مقاومت به گیاهان انگلی را افزایش داد (Ban et al., 2025). با وجود این پیشرفت‌ها، چند خلأ پژوهشی همچنان باقی است. نخست، تفاوت میان استریگولاکتون‌های طبیعی و آنالوگ‌های مصنوعی، تفسیر نتایج آزمایش‌ها را دشوار می‌کند. دوم، پایداری پایین برخی استریگولاکتون‌ها و وابستگی شدید پاسخ به دوز، مانع توسعه فرمولاسیون‌های کشاورزی پایدار است. سوم، افزایش استریگولاکتون ممکن است هم‌زمان هم‌زیستی میکوریزی را تقویت و جوانه‌زنی گیاهان انگلی را تحریک کند. از این‌رو، پژوهش‌های آینده باید به‌جای بررسی جداگانه یک مسیر، تعامل میان ژنوتیپ، خاک، میکروبیوم، تغذیه و تنش را در شرایط مزرعه‌ای مطالعه کنند.

ماهیت و ساختار شیمیایی استریگولاکتون‌ها

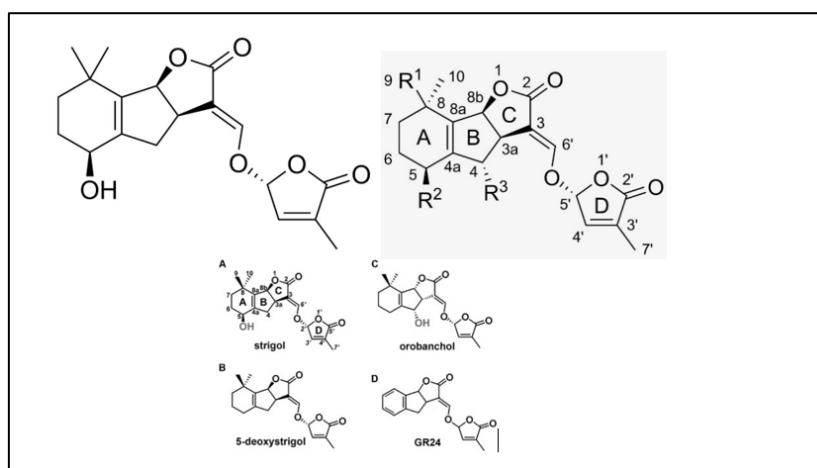
استریگولاکتون‌ها گروهی از ترکیبات آلی طبیعی و مشتق‌شده از کاروتنوئیدها هستند که در گیاهان به‌صورت مقادیر بسیار کم تولید می‌شوند. این ترکیبات امروزه در شمار هورمون‌های گیاهی قرار می‌گیرند؛ زیرا در غلظت‌های پایین، فرایندهای مهمی مانند معماری اندام هوایی، رشد ریشه، پنجه‌زنی، پیری برگ و پاسخ به تنش‌های محیطی را تنظیم می‌کنند. با این حال، استریگولاکتون‌ها فقط پیام‌رسان‌های درون گیاهی نیستند، بلکه از ریشه به ریزوسفر ترشح می‌شوند و در ارتباط شیمیایی گیاه با قارچ‌های همزیست و گیاهان انگلی نیز نقش دارند (Chesterfield et al., 2020; Wu et al., 2022). از دیدگاه شیمیایی، استریگولاکتون‌ها در گروه لاکتون‌های ترپنوئیدی و به‌طور دقیق‌تر، ترکیبات مشتق از مسیر تجزیه کاروتنوئیدها طبقه‌بندی می‌شوند. هسته عمومی بیشتر استریگولاکتون‌ها از چهار بخش حلقوی یا شبه‌حلقوی تشکیل شده است که معمولاً با حروف A، B، C و D نشان داده می‌شوند. بخش‌های A، B و C اسکلت اصلی مولکول را تشکیل می‌دهند، درحالی‌که حلقه D یک بوتنولید پنج‌عضوی است که از

طریق یک پل انول‌تر به حلقه C متصل می‌شود. این پیوند انول‌تری و گروه بوتنولید، مهم‌ترین ویژگی ساختاری مشترک در بسیاری از استریگولاکتون‌های طبیعی محسوب می‌شود و برای فعالیت زیستی آن‌ها اهمیت زیادی دارد (Bürger & Chory, 2020; Yao et al., 2025).

تفاوت میان استریگولاکتون‌های مختلف عمدتاً از تغییر در حلقه‌های A و B، نوع جانشین‌های شیمیایی، میزان اکسایش و آرایش فضایی مولکول ناشی می‌شود. بر همین اساس، استریگولاکتون‌های طبیعی معمولاً در دو خانواده اصلی «استریگول» و «اوروبانکول» قرار می‌گیرند. استریگول، ۵-دئوکسی‌استریگول، اوروبانکول، سورگولاکتون و آکتول از شناخته‌شده‌ترین اعضای این گروه هستند. اگرچه این ترکیبات در بخش‌های مختلف اسکلت خود تنوع زیادی دارند، حلقه D و پیکربندی فضایی پیوند C-D در بسیاری از آن‌ها نسبتاً حفظ شده است. این الگوی ساختاری احتمالاً دلیل آن است که گیرنده‌های گیاهی و گیرنده‌های موجود در گیاهان انگلی می‌توانند این مولکول‌ها را با حساسیت بالا شناسایی کنند (Dell'Oste et al., 2021; Soliman et al., 2022).

استریگولاکتون‌ها از مسیر زیست‌ساخت کاروتنوئیدی تولید می‌شوند. در این مسیر، بتاکاروتن ۹-سیس به‌وسیله آنزیم DWARF27 تغییر می‌یابد و سپس آنزیم‌های شکاف‌دهنده کاروتنوئید، یعنی CCD7 و CCD8، آن را به ترکیب واسطه‌ای کارلاکتون تبدیل می‌کنند. کارلاکتون در ادامه به کمک آنزیم‌های خانواده MAX1 و سایر آنزیم‌های اکسیدکننده و انتقال‌دهنده، به استریگولاکتون‌های متنوع تبدیل می‌شود. تفاوت در فعالیت این آنزیم‌ها میان گونه‌های گیاهی، یکی از عوامل اصلی تنوع شیمیایی استریگولاکتون‌هاست (Wu et al., 2022). از نظر عملکرد مولکولی، استریگولاکتون‌ها با گیرنده‌هایی مانند DWARF14 برهم‌کنش می‌کنند. این گیرنده‌ها از خانواده هیدرولازهای α/β هستند و پس از اتصال لیگاند، تغییر ساختاری پیدا می‌کنند و مسیر پیام‌رسانی وابسته به پروتئین‌های MAX2 و SMXL را فعال می‌سازند. در نتیجه، بیان ژن‌های مرتبط با رشد و پاسخ به محیط تغییر می‌کند. بنابراین، فعالیت زیستی استریگولاکتون‌ها نه تنها به وجود گروه‌های عاملی خاص، بلکه به آرایش فضایی، انعطاف‌پذیری مولکول و سازگاری آن با جایگاه گیرنده نیز وابسته است (Bürger & Chory, 2020; Yao et al., 2025).

تصویر ۱. ساختار عمومی استریگولاکتون‌ها



زیست‌ساخت استریگولاکتون‌ها در گیاه

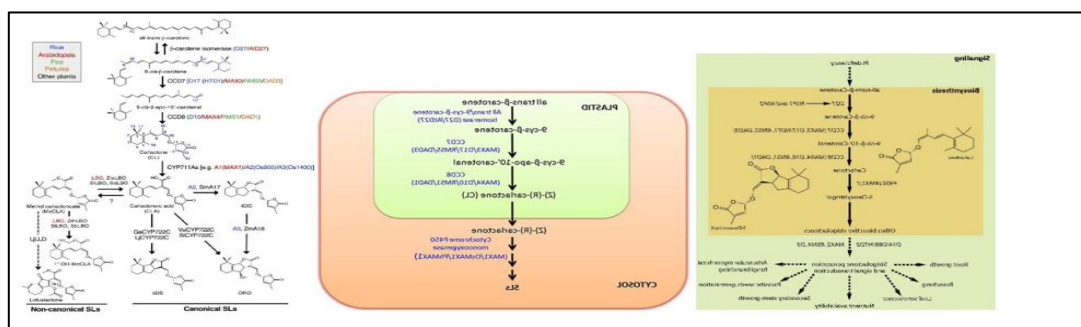
زیست‌ساخت استریگولاکتون‌ها از مسیر تجزیه کنترل‌شده کاروتنوئیدها آغاز می‌شود. کاروتنوئیدها علاوه بر نقش شناخته‌شده در فتوسنتز و محافظت نوری، پیش‌ساز گروهی از پیام‌رسان‌های گیاهی نیز هستند. استریگولاکتون‌ها در اندام‌های مختلف گیاه تولید می‌شوند، اما ریشه، به‌ویژه در شرایط کمبود فسفر و نیتروژن، مهم‌ترین محل تولید و ترشح آن‌ها به ریزوسفر به شمار می‌رود.

تنظیم این مسیر به گیاه اجازه می‌دهد رشد اندام‌ها و روابط خود با موجودات خاکری را با میزان دسترسی به منابع غذایی هماهنگ کند. (Mashiguchi et al., 2021; Wu et al., 2022)

نخستین مرحله زیست‌ساخت در پلاستیدها رخ می‌دهد. در این مرحله، بتاکاروتن تمام‌ترانس به کمک آنزیم بتاکاروتن ایزومراز که با نام DWARF27 یا D27 شناخته می‌شود، به شکل ۹-سیس بتاکاروتن تبدیل می‌گردد. این تغییر آرایش فضایی برای ادامه شکافت اکسایشی زنجیره کاروتنوئیدی ضروری است. فعالیت D27 برگشت‌پذیر است و نسبت میان شکل‌های ترانس و سیس بتاکاروتن را تنظیم می‌کند؛ بنابراین، مقدار این آنزیم می‌تواند بر شار کلی مسیر تولید استریگولاکتون اثر بگذارد (Mashiguchi et al., 2021). در مرحله بعد، آنزیم کاراتنوئید شکاف‌دهنده دی‌اکسیژناز ۷ (CCD7) پیوندهای مشخصی از ۹-سیس بتاکاروتن را می‌شکند و ترکیبی موسوم به ۹-سیس-بتا-آپو-۱۰-کارتال ایجاد می‌کند. این واکنش، زنجیره بلند کاروتنوئیدی را به یک واسطه کوتاه‌تر تبدیل می‌سازد. سپس آنزیم CCD8 این واسطه را از طریق مجموعه‌ای از واکنش‌های اکسایشی و بازآرایی مولکولی به کارلاکتون تبدیل می‌کند. کارلاکتون نخستین پیش‌ساز اختصاصی و قابل‌شناسایی در مسیر زیست‌ساخت استریگولاکتون‌هاست و تشکیل آن نقطه‌ای مهم برای ورود مسیر عمومی کاروتنوئیدها به مسیر اختصاصی استریگولاکتون محسوب می‌شود (Selwal et al., 2023; Özbilen et al., 2024).

کارلاکتون پس از تشکیل، از پلاستید به سیتوزول منتقل می‌شود. در این بخش، آنزیم‌های خانواده MAX1 که عمدتاً از نوع سیتوکروم P450 هستند، کارلاکتون را به اسید کارلاکتونیک اکسید می‌کنند. در ادامه، آنزیم‌های دیگری مانند LBO و برخی سیتوکروم‌های P450، اسید کارلاکتونیک را به استریگولاکتون‌های متعارف و غیرمتعارف تبدیل می‌کنند. نوع آنزیم‌های MAX1 و فعالیت آن‌ها در گونه‌های مختلف گیاهی یکسان نیست؛ به همین دلیل، هر گیاه می‌تواند مجموعه متفاوتی از ترکیباتی مانند استریگول، ۵-دئوکسی‌استریگول، اوروبانکول و مشتقات آن‌ها را تولید کند. (Yoda et al., 2021; Ou et al., 2025) مسیر زیست‌ساخت استریگولاکتون‌ها ثابت و مستقل از محیط نیست. کمبود فسفر معمولاً بیان ژن‌های CCD8، CCD7، D27 و MAX1 را افزایش می‌دهد و موجب افزایش تولید و ترشح استریگولاکتون از ریشه می‌شود. این پاسخ از یک سو می‌تواند تشکیل همزیستی با قارچ‌های میکوریز آربوسکولار و جذب فسفر را تقویت کند، اما از سوی دیگر احتمال تحریک جوانه‌زنی گیاهان انگلی را نیز افزایش می‌دهد. پژوهش روی گوجه‌فرنگی نشان داده است که کاهش بیان CCD8، بخش قابل‌توجهی از تغییرات رونویسی ناشی از کمبود فسفر را دگرگون می‌کند؛ بنابراین استریگولاکتون‌ها بخشی از پاسخ مولکولی گیاه به گرسنگی فسفاتی هستند (Wang et al., 2021). علاوه بر عناصر غذایی، خشکی، شوری، دما، نور و تنش اکسیداتیو نیز می‌توانند مقدار استریگولاکتون‌ها را تغییر دهند. این تنظیم از طریق تغییر بیان ژن‌های زیست‌ساختی، فعالیت آنزیم‌ها و انتقال ترکیبات میان اندام‌ها انجام می‌شود. با این حال، هنوز مشخص نیست که همه استریگولاکتون‌های تولیدشده نقش هورمونی مستقیم دارند یا برخی از آن‌ها بیشتر به عنوان پیام‌رسان‌های ریزوسفری عمل می‌کنند. همچنین، سهم دقیق هر شاخه از مسیر در تولید فرم‌های فعال، در گونه‌های مختلف متفاوت است. (Clark et al., 2023; Zhou et al., 2025)

تصویر ۲. مسیر زیست‌ساخت استریگولاکتون‌ها



ادراک و انتقال پیام استریگولاکتون در گیاه

ادراک استریگولاکتون‌ها مرحله‌ای اساسی در تبدیل یک پیام شیمیایی به پاسخ فیزیولوژیک در گیاه است. این ترکیبات پس از تولید در ریشه یا سایر اندام‌ها، در سلول هدف به گیرنده‌های اختصاصی متصل می‌شوند و مجموعه‌ای از واکنش‌های پروتئینی و ژنی را فعال می‌کنند. ویژگی مهم این سامانه آن است که گیرنده استریگولاکتون، برخلاف بسیاری از گیرنده‌های هورمونی، تنها یک پروتئین اتصال‌دهنده ساده نیست؛ بلکه دارای فعالیت هیدرولازی نیز هست و می‌تواند لیگاند خود را در جایگاه فعال آن تغییر دهد. (Guercio et al., 2023) مهم‌ترین گیرنده استریگولاکتون در گیاهان گلدار، پروتئین DWARF14 (D14) است. این پروتئین به خانواده هیدرولازهای α/β تعلق دارد و در ساختار خود یک جایگاه اتصال آب‌گریز برای پذیرش مولکول استریگولاکتون و یک سه‌تایی کاتالیتیکی شامل سرین، هیستیدین و اسیدآسپارتیک دارد. هنگامی که استریگولاکتون وارد حفره اتصال D14 می‌شود، گیرنده دچار تغییر آرایشی می‌گردد. این تغییر، سطح مولکولی D14 را برای برهم‌کنش با اجزای بعدی مسیر پیام‌رسانی آماده می‌کند. (Temmerman et al., 2022; Guercio et al., 2023) در مدل پذیرفته‌شده، D14 پس از اتصال استریگولاکتون، بخشی از مولکول را هیدرولیز می‌کند و یک واسطه مشتق از حلقه D ایجاد می‌شود. این واسطه می‌تواند به‌طور برگشت‌ناپذیر با جایگاه کاتالیتیکی گیرنده پیوند برقرار کند. با این حال، پژوهش‌های جدید نشان داده‌اند که هیدرولیز برای همه جنبه‌های پیام‌رسانی ضروری نیست و اتصال خود مولکول استریگولاکتون نیز می‌تواند برای آغاز برخی پاسخ‌ها کافی باشد. این یافته نشان می‌دهد که ادراک استریگولاکتون از یک مدل خطی و ساده پیروی نمی‌کند و احتمالاً به نوع لیگاند، گیرنده، گونه گیاهی و بافت مورد مطالعه وابسته است. (Guercio et al., 2023; Sánchez Martín-Fontecha et al., 2024)

پس از فعال شدن D14، گیرنده با کمپلکس یوبی‌کوئیتین لیگاز موسوم به SCF^{MAX2} برهم‌کنش می‌کند. در این کمپلکس، پروتئین F-box با نام MAX2 نقش واسطه را بر عهده دارد و اتصال میان D14 و پروتئین‌های مهارکننده مسیر را تسهیل می‌کند. این فرایند موجب شناسایی پروتئین‌های خانواده SMXL می‌شود. پروتئین‌های SMXL در شرایط نبود استریگولاکتون، فعالیت عوامل رونویسی و ژن‌های پاسخ‌دهنده را مهار می‌کنند؛ اما پس از تشکیل کمپلکس D14-MAX2-SMXL، این مهارکننده‌ها یوبی‌کوئیتینه و برای تجزیه به پروتئازوم ۲۶S هدایت می‌شوند (Temmerman et al., 2022). تجزیه SMXL ها باعث آزاد شدن عوامل رونویسی و تغییر بیان ژن‌های مرتبط با رشد می‌شود. در برنج، پروتئین مهارکننده اصلی این مسیر D53 است، درحالی‌که در آرابیدوپسیس، پروتئین‌های SMXL6، SMXL7 و SMXL8 نقش مشابهی دارند. حذف این مهارکننده‌ها موجب تغییر رشد جوانه‌های جانبی، کنترل پنجه‌زنی، تنظیم رشد ریشه و اصلاح معماری کلی گیاه می‌شود. به همین دلیل، نقص در D14، MAX2 یا SMXL می‌تواند به فنوتیپ‌هایی مانند افزایش شاخه‌زایی یا تغییر الگوی رشد منجر شود. (Temmerman et al., 2022)

انتقال پیام استریگولاکتون تنها به مسیر D14-MAX2-SMXL محدود نمی‌شود. این مسیر با شبکه‌ای از هورمون‌های دیگر، به‌ویژه اکسین، سیتوکینین، آبسزیک اسید و جیبرلین، ارتباط دارد. اکسین می‌تواند بر تولید و انتقال استریگولاکتون اثر بگذارد، درحالی‌که استریگولاکتون نیز حساسیت جوانه‌ها به اکسین و سیتوکینین را تغییر می‌دهد. از این طریق، تصمیم نهایی گیاه برای رشد یا توقف جوانه جانبی، حاصل عملکرد یک هورمون منفرد نیست، بلکه نتیجه ادغام چندین پیام در سطح سلولی و بافتی است. (Ou et al., 2025). در پایان مسیر، پاسخ ایجادشده از طریق تنظیم بیان ژن، تغییر فعالیت پروتئین‌ها و اصلاح رشد سلولی آشکار می‌شود. این پاسخ‌ها ممکن است به‌صورت کاهش شاخه‌زایی، تغییر رشد ریشه، تنظیم پیری برگ یا افزایش تحمل به تنش‌های محیطی ظاهر شوند. همچنین، گیرنده‌های مشابه D14 در گیاهان انگلی، مانند گیرنده‌های خانواده HTL، استریگولاکتون‌های ترشح‌شده از گیاه میزبان را در خاک شناسایی می‌کنند و جوانه‌زنی بذر را تحریک می‌نمایند. از این رو، سامانه ادراک استریگولاکتون هم در تنظیم رشد درون گیاه و هم در ارتباطات بوم‌شناختی ریزوسفر نقش دارد.

نقش استریگولاکتون‌ها در تنظیم رشد و نمو گیاه

استریگولاکتون‌ها از هورمون‌های گیاهی نسبتاً جدیدی هستند که در تنظیم الگوی رشد گیاه، شکل‌گیری اندام‌ها و سازگاری رشدی با محیط نقش دارند. اهمیت این ترکیبات از آنجا ناشی می‌شود که اثر آن‌ها به یک اندام یا مرحله خاص محدود نیست؛ بلکه رشد جوانه‌های جانبی، معماری ریشه، پنجه‌زنی، رشد زایشی، پیری برگ و واکنش گیاه به وضعیت تغذیه‌ای را به‌صورت هماهنگ تنظیم می‌کنند. بنابراین، استریگولاکتون‌ها را می‌توان بخشی از سامانه تصمیم‌گیری گیاه برای توزیع منابع میان رشد رویشی، ریشه‌ای و تولیدمثلی دانست (Kaniganti et al., 2022). مهم‌ترین نقش شناخته‌شده استریگولاکتون‌ها، کنترل رشد شاخه‌های جانبی است. در شرایط عادی، جوانه انتهایی با تولید و انتقال پیام‌های هورمونی، رشد جوانه‌های واقع در محور برگ را محدود می‌کند؛ این پدیده «غالبیت رأسی» نام دارد. استریگولاکتون‌ها با کاهش حساسیت جوانه‌های جانبی به محرک‌های رشد، به حفظ غالبیت رأسی و جلوگیری از شاخه‌زایی بیش از حد کمک می‌کنند. در گیاهان جهش‌یافته‌ای که در تولید، انتقال یا ادراک استریگولاکتون نقص دارند، جوانه‌های جانبی زودتر فعال می‌شوند و گیاه ظاهری پرشاخه پیدا می‌کند. این اثر در غلات به شکل افزایش یا تغییر پنجه‌زنی دیده می‌شود و می‌تواند بر تعداد ساقه‌های بارور و عملکرد نهایی اثر بگذارد (Dun et al., 2023). تنظیم شاخه‌زایی به‌وسیله استریگولاکتون‌ها مستقل از سایر هورمون‌ها نیست. اکسین که در مریستم انتهایی و برگ‌های جوان تولید می‌شود، انتقال استریگولاکتون را از ریشه به بخش‌های تحریک می‌کند. در مقابل، استریگولاکتون‌ها با کاهش اثر سیتوکینین در جوانه‌های جانبی، رشد آن‌ها را محدود می‌سازند. نسبت میان اکسین، سیتوکینین و استریگولاکتون، همراه با وضعیت قندها و عناصر غذایی، تعیین می‌کند که یک جوانه در حالت سکون باقی بماند یا وارد مرحله رشد فعال شود. از این نظر، استریگولاکتون‌ها در محل تلاقی پیام‌های رشدی و تغذیه‌ای قرار دارند (Khuvung et al., 2022; Dun et al., 2023).

ریشه نیز یکی از اهداف مهم عملکرد استریگولاکتون‌هاست. این ترکیبات می‌توانند طول ریشه اصلی، تشکیل ریشه‌های جانبی و رشد تارهای کشنده را تحت تأثیر قرار دهند؛ اما پاسخ ریشه به استریگولاکتون به گونه گیاهی، غلظت هورمون و میزان دسترسی به فسفر و نیتروژن وابسته است. در خاک‌های فقیر از فسفر، افزایش استریگولاکتون ممکن است با تغییر معماری ریشه و تقویت ارتباط با قارچ‌های میکوریز، توان گیاه را برای جست‌وجو و جذب منابع افزایش دهد. بنابراین، اثر استریگولاکتون بر ریشه فقط تغییر شکل ظاهری نیست، بلکه بخشی از راهبرد گیاه برای سازگاری با محدودیت غذایی محسوب می‌شود (Wang et al., 2021). استریگولاکتون‌ها در رشد زایشی و فرایندهای پس از گل‌دهی نیز مشارکت دارند. پژوهش‌های انجام‌شده در آرابیدوپسیس نشان داده‌اند که تغییر در مسیر استریگولاکتون می‌تواند زمان و شدت پیری کاسبرگ را تغییر دهد. پیری کنترل‌شده برای انتقال مواد غذایی از اندام‌های زایشی یا پیرشونده به بخش‌های در حال رشد اهمیت دارد؛ از این رو، استریگولاکتون‌ها احتمالاً از طریق تعامل با اتیلن، آبسیزیک‌اسید و سایر هورمون‌ها، زمان‌بندی این فرایند را تنظیم می‌کنند (Xu et al., 2021). این هورمون‌ها همچنین بر رشد گیاهچه و سازگاری اولیه اثر می‌گذارند. تنظیم کشیدگی ساقه زیرزمینی، رشد ریشه‌چه و پاسخ به نور، به گیاه کمک می‌کند در مراحل نخست استقرار، منابع خود را به‌صورت متعادل مصرف کند. افزون بر این، استریگولاکتون‌ها با تنظیم فتوسنتز، روزه‌ها و سامانه‌های آنتی‌اکسیدانی، رشد را در شرایط خشکی، شوری و نور شدید پایدارتر می‌کنند؛ هرچند شدت این اثر به ژنوتیپ و شرایط محیطی وابسته است (Trasoletti et al., 2022).

استریگولاکتون‌ها و گیاهان انگلی

استریگولاکتون‌ها در رابطه میان گیاهان میزبان و گیاهان انگلی، نقش پیام‌رسان‌های شیمیایی بسیار مهمی دارند. گیاهان انگلی ریشه‌ای، به‌ویژه گونه‌های جنس‌های *Orobanchaceae*، *Striga* و *Phelipanche*، برای تکمیل چرخه زندگی خود به گیاه میزبان وابسته‌اند. بذر این گیاهان معمولاً برای مدت طولانی در خاک به حالت خفته باقی می‌ماند و تنها زمانی جوانه می‌زند که نشانه‌ای شیمیایی از حضور ریشه یک گیاه مناسب دریافت کند. استریگولاکتون‌های ترشح‌شده از ریشه میزبان، مهم‌ترین گروه شناخته‌شده از این نشانه‌های جوانه‌زنی هستند (Huizinga et al., 2023). ترشح استریگولاکتون از ریشه معمولاً در شرایط کمبود فسفر افزایش می‌یابد. این پاسخ از دیدگاه زیستی برای گیاه میزبان سودمند است، زیرا استریگولاکتون‌ها می‌توانند قارچ‌های میکوریز

آربوسکولار را به سمت ریشه جذب کنند و تشکیل همزیستی را افزایش دهند؛ اما گیاهان انگلی نیز همین پیام را دریافت و از آن برای شناسایی میزبان استفاده می‌کنند. در نتیجه، افزایش ترشح استریگولاکتون در خاک فقیر از فسفر، هم می‌تواند جذب عناصر غذایی را بهبود دهد و هم احتمال آلودگی محصول به گیاهان انگلی را افزایش دهد (Wang et al., 2021; Huizinga et al., 2023).

جوانه‌زنی بذر گیاهان انگلی معمولاً فرایندی دو مرحله‌ای است. ابتدا بذر باید در شرایط مناسب رطوبت و دما، دوره‌ای موسوم به «آماده‌سازی» یا *conditioning* را پشت سر بگذارد. پس از آن، دریافت استریگولاکتون از ریشه میزبان، مرحله فعال‌شدن جنین و خروج ریشه‌چه را تحریک می‌کند. این فرایند با تغییر تعادل میان آبسازیک‌اسید و جیبرلین همراه است؛ به گونه‌ای که کاهش غلظت آبسازیک‌اسید و افزایش توان رشد جنین، بذر را از حالت خواب خارج می‌کند. بنابراین، استریگولاکتون به تنهایی عامل رشد نیست، بلکه در بستر وضعیت فیزیولوژیک مناسب بذر عمل می‌کند (Wang et al., 2022). پس از جوانه‌زنی، ریشه‌چه گیاه انگلی باید در مدت کوتاهی به ریشه میزبان برسد. پژوهش‌های جدید نشان داده‌اند که استریگولاکتون‌ها علاوه بر تحریک جوانه‌زنی، می‌توانند مانند مواد جاذب شیمیایی عمل کنند. ریشه گیاهان انگلی به شیب غلظت استریگولاکتون در خاک پاسخ می‌دهد و به سمت منبع تولید این ترکیبات رشد می‌کند. در *Striga hermonthica* و *Phelipanche japonica* حرکت جهت‌دار ریشه‌چه به سوی استریگولاکتون مشاهده شده است، درحالی‌که گیاهان غیرانگلی چنین پاسخ مشخصی نشان نمی‌دهند. این یافته نشان می‌دهد که استریگولاکتون‌ها در مرحله یافتن میزبان نیز نقش مستقیم دارند (Ogawa et al., 2022).

گیرنده‌های استریگولاکتون در گیاهان انگلی، به‌ویژه گیرنده‌های خانواده HTL، در مقایسه با گیرنده D14 گیاهان معمولی، تنوع بیشتری دارند. این گیرنده‌ها قادرند دامنه وسیعی از استریگولاکتون‌ها و برخی ترکیبات مشابه را شناسایی کنند. تنوع گیرنده‌ها احتمالاً سازگاری گیاه انگلی با میزبان‌های گوناگون را افزایش داده است. به همین دلیل، گونه‌های مختلف *Striga* و *Orobanche* ممکن است به ترکیبات استریگولاکتونی متفاوت، پاسخ‌های جوانه‌زنی با شدت‌های مختلف نشان دهند (Wang et al., 2022; Huizinga et al., 2023). از نظر کشاورزی، این رابطه شیمیایی هم تهدید و هم فرصت محسوب می‌شود. کاهش تولید یا ترشح استریگولاکتون در ارقام مقاوم، می‌تواند جوانه‌زنی گیاه انگلی را محدود کند. در مقابل، استفاده از آنالوگ‌های مصنوعی مانند GR24 برای تحریک جوانه‌زنی در نبود گیاه میزبان، راهبردی موسوم به «جوانه‌زنی انتحاری» ایجاد می‌کند؛ زیرا بذر انگلی پس از جوانه‌زنی، بدون دسترسی به میزبان از بین می‌رود. همچنین، اصلاح ژن‌های مسیر زیست‌ساخت یا انتقال‌دهنده‌های استریگولاکتون، چشم‌انداز تازه‌ای برای تولید محصولات مقاوم فراهم کرده است (Soto-Cruz et al., 2021; Zhou et al., 2025).

تصویر ۳. تصاویر علمی و میدانی گیاه انگلی *Striga hermonthica*



نقش استریگولاکتون‌ها در پاسخ به تنش‌های محیطی

تنش‌های محیطی از مهم‌ترین عوامل کاهش رشد و عملکرد محصولات کشاورزی هستند. خشکی، شوری، دمای بالا یا پایین، کمبود عناصر غذایی، سمیت فلزات سنگین و نور شدید، تعادل آب، جذب یون‌ها، فتوسنتز و فعالیت‌های متابولیکی گیاه را مختل می‌کند. گیاه برای مقابله با این شرایط، شبکه‌ای از پیام‌رسان‌های هورمونی را فعال می‌سازد که استریگولاکتون‌ها یکی از اجزای مهم آن هستند. این ترکیبات با پیوند دادن تنظیم رشد به پاسخ‌های دفاعی، به گیاه کمک می‌کنند منابع محدود خود را میان بقاء، رشد و تولیدمثل توزیع کند. (Khalid et al., 2024)

در شرایط خشکی، استریگولاکتون‌ها از طریق اثرگذاری بر رشد ریشه و تنظیم روزه‌ها، وضعیت آبی گیاه را بهبود می‌بخشند. افزایش استریگولاکتون می‌تواند رشد ریشه‌های مناسب برای جذب آب را تقویت کند و هم‌زمان با تحریک بسته‌شدن روزه‌ها، از دست‌رفتن آب از سطح برگ را کاهش دهد. این فرایند با آبسزیک‌اسید، یعنی هورمون اصلی پاسخ به خشکی، ارتباط نزدیکی دارد. شواهد نشان می‌دهد که استریگولاکتون و آبسزیک‌اسید می‌توانند تولید و پیام‌رسانی یکدیگر را تعدیل کنند؛ بنابراین، تحمل خشکی نتیجه عملکرد جداگانه یک هورمون نیست، بلکه حاصل هماهنگی میان چند مسیر هورمونی است (Korek & Marzec, 2023). شوری هم‌زمان موجب تنش اسمزی و سمیت یونی می‌شود. تجمع سدیم و کلر در سلول‌ها، نسبت پتاسیم به سدیم را برهم می‌زند و به غشاها، دستگاه فتوسنتزی و آنزیم‌های سلولی آسیب می‌رساند. استریگولاکتون‌ها با تنظیم انتقال‌دهنده‌های یونی، حفظ تعادل Na^+/K^+ و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی می‌توانند شدت این آسیب‌ها را کاهش دهند. در یک مطالعه روی گیاه فلفل، کاربرد خارجی استریگولاکتون موجب بهبود رشد، وضعیت تغذیه‌ای، فعالیت آنزیم‌های دفاعی و کاهش تجمع گونه‌های فعال اکسیژن در شرایط شوری شد. (Danish et al., 2024)

یکی از مهم‌ترین سازوکارهای حفاظتی استریگولاکتون‌ها، کنترل تنش اکسیداتیو است. تنش‌های محیطی تولید مولکول‌هایی مانند پراکسید هیدروژن و سوپراکسید را افزایش می‌دهند. اگر این ترکیبات مهار نشوند، به لیپیدهای غشایی، پروتئین‌ها و DNA آسیب می‌زنند. استریگولاکتون‌ها با افزایش فعالیت آنزیم‌هایی مانند سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز، پاک‌سازی گونه‌های فعال اکسیژن را تقویت می‌کنند. در نتیجه، پایداری غشا، محتوای کلروفیل و ظرفیت فتوسنتزی گیاه بهتر حفظ می‌شود. (Luqman et al., 2023). در شرایط کمبود فسفر و نیتروژن، استریگولاکتون‌ها نقش تنظیم‌کننده تغذیه‌ای نیز دارند. محدودیت فسفر معمولاً بیان ژن‌های مسیر زیست‌ساخت استریگولاکتون را افزایش می‌دهد و ترشح این ترکیبات از ریشه را تحریک می‌کند. استریگولاکتون‌های آزادشده، قارچ‌های میکوریز آربوسکولار را جذب کرده و تشکیل همزیستی را تقویت می‌کنند. این همزیستی سطح مؤثر جذب ریشه را افزایش می‌دهد و دسترسی گیاه به فسفر و آب را بهبود می‌بخشد. در نتیجه، استریگولاکتون‌ها میان پاسخ به کمبود غذایی و ارتباط گیاه با میکروارگانیسم‌های مفید خاک پل ایجاد می‌کنند. (Khalid et al., 2024) دمای بالا و نور شدید نیز با افزایش تولید گونه‌های فعال اکسیژن و اختلال در فتوسنتز همراه‌اند. مطالعات نشان داده‌اند که استریگولاکتون‌ها می‌توانند با تنظیم فتوسنتز، متابولیسم کربن و سامانه دفاع آنتی‌اکسیدانی، سازگاری گیاه را در برابر نور شدید و گرما افزایش دهند. باین‌حال، مقدار مناسب استریگولاکتون اهمیت زیادی دارد؛ زیرا غلظت‌های بالا ممکن است رشد را محدود کنند یا اثرات متفاوتی در گونه‌های مختلف داشته باشند. (Khan et al., 2024) استریگولاکتون‌ها در برابر سمیت فلزات سنگین نیز ظرفیت حفاظتی نشان می‌دهند. این ترکیبات می‌توانند جذب و انتقال فلزات را تغییر دهند، تولید آنتی‌اکسیدان‌ها را افزایش دهند و با تنظیم ریشه، تماس گیاه با فلزات را محدود کنند. البته پاسخ نهایی به نوع فلز، گونه گیاهی، مرحله رشد و روش مصرف وابسته است.

کاربرد استریگولاکتون‌ها در کشاورزی پایدار

کشاورزی پایدار به دنبال افزایش تولید محصولات، حفظ منابع طبیعی و کاهش پیامدهای منفی زیست‌محیطی است. در این چارچوب، استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد و زیست‌محرك‌هایی که بتوانند کارایی مصرف آب و عناصر غذایی را افزایش دهند، اهمیت زیادی دارد. استریگولاکتون‌ها به دلیل نقش هم‌زمان در تنظیم رشد، توسعه ریشه، ارتباط با میکروارگانیسم‌های خاک و افزایش تحمل به تنش، از ترکیبات امیدبخش برای دستیابی به این هدف به شمار می‌روند. (Raza et al., 2021) یکی از مهم‌ترین کاربردهای استریگولاکتون‌ها، بهبود معماری ریشه و افزایش کارایی جذب منابع است. کاربرد مناسب این ترکیبات می‌تواند رشد

ریشه اصلی، تشکیل ریشه‌های جانبی و توسعه تارهای کشنده را تنظیم کند. ریشه گسترده‌تر و فعال‌تر، سطح تماس بیشتری با خاک ایجاد می‌کند و توان گیاه را برای جذب آب و عناصر غذایی افزایش می‌دهد. این ویژگی در خاک‌های فقیر از فسفر یا مناطق دارای محدودیت آبی اهمیت ویژه‌ای دارد و می‌تواند نیاز به مصرف زیاد کود و آبیاری را کاهش دهد (Naseer et al., 2024). استریگولاکتون‌ها همچنین در تقویت همزیستی گیاه با قارچ‌های میکوریز آربوسکولار نقش دارند. ترشح این ترکیبات از ریشه، جوانه‌زنی اسپور و انشعاب هیف قارچ را تحریک می‌کند و تشکیل شبکه میکوریزی را در اطراف ریشه افزایش می‌دهد. هیف‌های قارچی می‌توانند مانند امتداد ریشه عمل کنند و آب و فسفر را از منافذ و بخش‌هایی از خاک که برای ریشه اصلی دسترس‌پذیر نیستند، جذب نمایند. استفاده از این ظرفیت زیستی، راهی برای کاهش وابستگی به کودهای فسفاته و بهبود سلامت خاک است (Naseer et al., 2024).

کاربرد دیگر استریگولاکتون‌ها، افزایش تحمل محصولات به تنش‌های محیطی است. خشکی، شوری و دمای شدید با اختلال در فتوسنتز، افزایش گونه‌های فعال اکسیژن و کاهش جذب عناصر همراه‌اند. استریگولاکتون‌ها با تنظیم روزنه‌ها، تقویت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، حفظ کلروفیل و بهبود تعادل یونی، شدت آسیب را کاهش می‌دهند. در نتیجه، گیاه می‌تواند در شرایط نامساعد، رشد و فعالیت فتوسنتزی خود را برای مدت بیشتری حفظ کند. باین‌حال، تأثیر کاربرد خارجی این ترکیبات به گونه گیاهی، مرحله رشد و غلظت مصرفی وابسته است (Khan et al., 2024). از نظر اصلاح نباتات، مسیر زیست‌ساخت و پیام‌رسانی استریگولاکتون‌ها یک هدف مناسب برای تولید ارقام کم‌مصرف و مقاوم محسوب می‌شود. تغییر هدفمند ژن‌های D27, CCD7, CCD8, MAX1 یا گیرنده‌های D14 می‌تواند معماری بوته، میزان پنجه‌زنی و توزیع منابع را اصلاح کند. در غلات، کاهش ارتفاع و تنظیم تعداد پنجه‌ها ممکن است خطر خوابیدگی را کم کند و برداشت را آسان‌تر سازد؛ درحالی‌که در برخی محصولات، افزایش کنترل‌شده پنجه‌زنی می‌تواند تعداد اندام‌های بارور را افزایش دهد. فناوری‌های ویرایش ژن، امکان تنظیم دقیق‌تر این صفات را فراهم کرده‌اند (Kelly et al., 2023). استریگولاکتون‌ها در مدیریت گیاهان انگلی نیز ظرفیت کاربردی دارند. بسیاری از علف‌های هرز انگلی برای جوانه‌زنی به استریگولاکتون‌های ترشح‌شده از ریشه محصول وابسته‌اند. با کاهش ترشح این ترکیبات در ارقام مقاوم یا استفاده از آنالوگ‌های مصنوعی برای تحریک «جوانه‌زنی انتحاری»، می‌توان جمعیت بذره‌های انگل را در خاک کاهش داد. این رویکرد در صورت تلفیق با تناوب زراعی، ارقام مقاوم و مدیریت زیستی، می‌تواند مصرف علف‌کش‌ها را محدود کند. باوجوداین، استفاده کشاورزی از استریگولاکتون‌ها هنوز با چالش‌هایی مانند ناپایداری شیمیایی، هزینه تولید، تفاوت پاسخ گونه‌ها و احتمال تحریک گیاهان انگلی همراه است. بنابراین، کاربرد آن‌ها باید بر اساس دوز دقیق، روش مصرف مناسب و ارزیابی مزرعه‌ای انجام شود. در مجموع، استریگولاکتون‌ها زمانی بیشترین ارزش را برای کشاورزی پایدار دارند که در قالب یک سامانه تلفیقی شامل اصلاح ژنتیکی، مدیریت تغذیه، قارچ‌های میکوریز و کنترل زیستی به کار گرفته شوند.

روش‌های کاربرد استریگولاکتون‌ها در کشاورزی

کاربرد استریگولاکتون‌ها در کشاورزی عمدتاً با هدف افزایش تحمل گیاه به تنش، بهبود رشد و کاهش خسارت ناشی از کمبود منابع انجام می‌شود. این ترکیبات معمولاً به صورت مستقیم، در قالب آنالوگ‌های مصنوعی مانند GR24، یا به صورت غیرمستقیم از طریق اصلاح مسیر زیست‌ساخت و انتقال آن‌ها به کار می‌روند. انتخاب روش مصرف به نوع محصول، مرحله رشد، هدف آزمایش و شرایط محیطی بستگی دارد. یکی از روش‌های رایج، تیمار بذر و پرایمینگ است. در این روش، بذرها پیش از کاشت برای مدت مشخصی در محلول رقیق استریگولاکتون یا GR24 قرار می‌گیرند. این کار می‌تواند فرایندهای اولیه جوانه‌زنی، فعال‌شدن آنزیم‌های ذخیره‌ای، رشد ریشه‌چه و استقرار سریع گیاهچه را تقویت کند. پرایمینگ استریگولاکتون به‌ویژه برای افزایش تحمل بذرها به شوری و خشکی مورد توجه قرار گرفته است؛ زیرا بذر تیمار شده پیش از مواجهه با تنش، بخشی از سامانه‌های دفاعی و آنتی‌اکسیدانی خود را فعال می‌کند. باین‌حال، مدت خیساندن و غلظت محلول باید دقیق تنظیم شود، زیرا دوز بالا ممکن است موجب اختلال در تعادل رشد شود. محلول‌پاشی برگ‌ی روش دیگری است که در آن استریگولاکتون مستقیماً روی اندام هوایی گیاه پاشیده می‌شود. این روش برای زمانی مناسب است که هدف، افزایش فتوسنتز، کاهش تعرق، حفظ کلروفیل یا فعال‌سازی سریع سامانه‌های دفاعی باشد. در ذرت، محلول‌پاشی استریگولاکتون در شرایط خشکی موجب بهبود روابط آبی، تبادل گازها، رنگیزه‌های

فتوستنتزی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی شد. (Sattar et al., 2021) در گندم نیز کاربرد برگی GR24 توانست تجمع یون‌های سدیم را کاهش و فعالیت آنزیم‌های دفاعی را افزایش دهد. (Jariani et al., 2025)

در کاربرد خاکی یا آبیاری ریشه‌ای، محلول استریگولاکتون مستقیماً در ناحیه ریشه یا همراه آب آبیاری وارد خاک می‌شود. این روش امکان اثرگذاری بر معماری ریشه، تشکیل ریشه‌های جانبی و تعامل با قارچ‌های میکوریز را فراهم می‌کند. کاربرد خاکی، به‌ویژه در خاک‌های فقیر از فسفر، می‌تواند ترشح پیام‌های ریشه‌ای و جذب قارچ‌های همزیست را تقویت کند. با این حال، جذب و پایداری استریگولاکتون در خاک به pH، ماده آلی، بافت خاک و فعالیت میکروبی وابسته است؛ بنابراین مقدار مصرف در مزرعه باید بر اساس شرایط خاک تعیین شود.

روش دیگر، استفاده از استریگولاکتون‌ها در کشت‌های کنترل‌شده و سامانه‌های هیدروپونیک است. در این سامانه‌ها، غلظت و زمان مصرف به‌طور دقیق کنترل می‌شود و پژوهشگر می‌تواند اثر هورمون را بر ریشه، ساقه، فتوستنتز یا پاسخ به تنش جداگانه بررسی کند. این روش برای تعیین دوز مؤثر و مطالعه برهم‌کنش استریگولاکتون با عناصر غذایی و سایر هورمون‌ها اهمیت دارد. در سطح ژنتیکی، می‌توان با اصلاح ژن‌های زیست‌ساخت، گیرنده یا انتقال‌دهنده استریگولاکتون، ویژگی‌های مطلوب ایجاد کرد. برای نمونه، ویرایش ژن انتقال‌دهنده SIABCG45 در گوجه‌فرنگی، ترشح استریگولاکتون از ریشه را کاهش داد و مقاومت گیاه را در برابر گیاهان انگلی افزایش داد، بدون آنکه در شرایط عادی کاهش محسوسی در عملکرد ایجاد کند. (Ban et al., 2025) این روش نسبت به مصرف مکرر ترکیبات شیمیایی، اختصاصی‌تر و از نظر زیست‌محیطی پایدارتر است. همچنین، آنالوگ‌های استریگولاکتون می‌توانند برای کنترل گیاهان انگلی به کار روند. تحریک جوانه‌زنی بذر انگل در زمانی که گیاه میزبان حضور ندارد، موجب مرگ گیاهچه و کاهش ذخیره بذر انگل در خاک می‌شود. این راهبرد در صورت ترکیب با تناوب زراعی و مدیریت زیستی، می‌تواند مصرف علف‌کش‌ها را کاهش دهد.

تصویر ۴. روش‌های کاربرد استریگولاکتون‌ها در کشاورزی پایدار؛ شامل تیمار بذر، محلول‌پاشی برگی و کاربرد مستقیم در ناحیه ریشه



نتیجه‌گیری

استریگولاکتون‌ها در ابتدا به‌عنوان ترکیباتی شناخته شدند که جوانه‌زنی گیاهان انگلی را تحریک می‌کنند؛ اما پیشرفت پژوهش‌های زیست‌شیمیایی، ژنتیکی و مولکولی نشان داده است که این ترکیبات یکی از سامانه‌های پیام‌رسانی چندکارکردی در گیاهان هستند. استریگولاکتون‌ها از مسیر تجزیه کاروتنوئیدها تولید می‌شوند و پس از شکل‌گیری، هم به‌عنوان هورمون‌های درون‌گیاهی و هم

به‌عنوان پیام‌رسان‌های ریزوسفری عمل می‌کنند. این ویژگی دوگانه، آن‌ها را از بسیاری از هورمون‌های گیاهی متمایز می‌سازد و جایگاه مهمی در پیوند میان فیزیولوژی گیاهی، بوم‌شناسی ریشه و کشاورزی کاربردی به وجود می‌آورد.

بررسی ماهیت شیمیایی استریگولاکتون‌ها نشان می‌دهد که وجود حلقه بوتنولید و پیوند انول‌اتر، ویژگی مشترک بسیاری از اعضای این گروه است. اگرچه تفاوت در حلقه‌های A، B و C و آرایش فضایی مولکول‌ها موجب ایجاد تنوع گسترده‌ای در استریگولاکتون‌های طبیعی می‌شود، بخش D و ناحیه اتصال C-D برای فعالیت زیستی اهمیت ویژه‌ای دارند. این تنوع ساختاری سبب می‌شود که استریگولاکتون‌ها در گونه‌های مختلف گیاهی، اثرهای متفاوتی بر رشد، همزیستی میکروبی و جوانه‌زنی گیاهان انگلی داشته باشند. بنابراین، مطالعه رابطه میان ساختار و فعالیت، برای طراحی آنالوگ‌های پایدار و اختصاصی اهمیت فراوان دارد.

مسیر زیست‌ساخت استریگولاکتون‌ها از بتاکاروتن آغاز می‌شود و با مشارکت آنزیم‌های D27، CCD7 و CCD8 به تشکیل کارلاکتون می‌انجامد. سپس آنزیم‌های MAX1، سیتوکروم‌های P450 و سایر آنزیم‌های اختصاصی، کارلاکتون را به استریگولاکتون‌های متعارف و غیرمتعارف تبدیل می‌کنند. اگرچه بخش زیادی از این مسیر شناخته شده است، هنوز درباره شاخه‌های فرعی، محل دقیق تولید برخی فرم‌ها، انتقال بین اندامک‌ها و ماهیت همه ترکیبات فعال ابهام وجود دارد. این خلأ دانشی در گونه‌های زراعی اهمیت بیشتری دارد، زیرا ممکن است یک ژن یا آنزیم در دو گیاه مختلف، استریگولاکتون‌هایی با ساختار و عملکرد متفاوت تولید کند. در سطح پیام‌رسانی، گیرنده D14 و کمپلکس SCF^{MAX2} نقش مرکزی دارند. اتصال استریگولاکتون به D14 موجب تغییر ساختاری گیرنده و جذب پروتئین‌های مهارکننده خانواده SMXL می‌شود. تجزیه این مهارکننده‌ها از طریق پروتئازوم 26S، بیان ژن‌های مرتبط با رشد و سازگاری را تغییر می‌دهد. با این حال، مطالعات جدید نشان داده‌اند که رابطه میان اتصال، هیدرولیز و فعال شدن گیرنده پیچیده‌تر از برداشت‌های اولیه است. احتمال دارد نوع استریگولاکتون، ساختار گیرنده، غلظت لیگاند و بافت گیاهی، نتیجه نهایی پیام‌رسانی را تعیین کنند. از نظر رشدی، استریگولاکتون‌ها رشد جوانه‌های جانبی و پنجه‌زنی را تنظیم می‌کنند و در حفظ غالبیت رأسی نقش دارند. این ترکیبات با اکسین، سیتوکینین و قندها برهم‌کنش دارند و از طریق این شبکه، تصمیم‌گیری گیاه درباره فعال‌سازی یا مهار جوانه‌ها را کنترل می‌کنند. افزون بر اندام هوایی، استریگولاکتون‌ها در رشد ریشه اصلی، تشکیل ریشه‌های جانبی و توسعه تارهای کشنده نیز مؤثرند. پاسخ ریشه به آن‌ها به میزان فسفر و نیتروژن خاک وابسته است و در شرایط کمبود غذایی، می‌تواند به افزایش جست‌وجوی ریشه در خاک و بهبود جذب منابع منجر شود. یکی از مهم‌ترین جنبه‌های زیست‌محیطی استریگولاکتون‌ها، نقش آن‌ها در ارتباط با قارچ‌های میکوریز آربوسکولار است. ترشح این ترکیبات از ریشه، جوانه‌زنی اسپور و انشعاب هیف قارچ را تحریک می‌کند و زمینه تشکیل همزیستی را فراهم می‌سازد. این همزیستی، ظرفیت جذب آب و فسفر را افزایش می‌دهد و می‌تواند وابستگی گیاه به کودهای شیمیایی را کاهش دهد. در مقابل، گیاهان انگلی از همین پیام برای شناسایی میزبان، تحریک جوانه‌زنی و هدایت ریشه‌چه به سمت ریشه محصول استفاده می‌کنند. این دوگانگی نشان می‌دهد که استریگولاکتون‌ها نمی‌توانند صرفاً «هورمون‌های مفید» یا «ترکیبات زیان‌بار» تلقی شوند؛ اثر آن‌ها به زمینه زیستی و اکولوژیک وابسته است.

شواهد موجود همچنین نشان می‌دهد که استریگولاکتون‌ها در پاسخ به خشکی، شوری، کمبود عناصر، دمای شدید و تنش اکسیداتیو نقش دارند. آن‌ها با تنظیم روزه‌ها، رشد ریشه، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، تعادل یونی و ارتباط با آبسازیک‌اسید، به حفظ عملکرد فیزیولوژیک گیاه کمک می‌کنند. با این حال، کاربرد خارجی استریگولاکتون‌ها باید با احتیاط انجام شود؛ زیرا غلظت زیاد، زمان نامناسب یا تفاوت ژنتیکی ممکن است نتیجه‌ای معکوس ایجاد کند. از دیدگاه کشاورزی پایدار، استریگولاکتون‌ها ظرفیت آن را دارند که به‌عنوان زیست‌محرك، ابزار اصلاح معماری گیاه، تقویت همزیستی میکوریزی و راهکار کنترل گیاهان انگلی به کار روند. تیمار بذر، پرایمینگ، محلول‌پاشی برگ، کاربرد خاکی و استفاده از آنالوگ‌هایی مانند GR24، مهم‌ترین روش‌های آزمایشی هستند. همچنین، اصلاح ژن‌های زیست‌ساخت و انتقال، از جمله ژن‌های مرتبط با ترشح استریگولاکتون، می‌تواند ارقام مقاوم‌تر و کم‌نیازتر به نهاده‌های شیمیایی ایجاد کند. در واقع تحقق ظرفیت واقعی استریگولاکتون‌ها نیازمند عبور از مطالعات گلخانه‌ای و آزمایشگاهی و حرکت به سوی پژوهش‌های مزرعه‌ای، چندمکانی و چندساله است. در این مطالعات باید اثر هم‌زمان نوع خاک، میکروبیوم، رقم، الگوی تغذیه، اقلیم و روش مصرف ارزیابی شود. آینده این حوزه نه در مصرف عمومی و بدون کنترل

استریگولاکتون‌ها، بلکه در کاربرد دقیق، هدفمند و متناسب با شرایط هر محصول و مزرعه قرار دارد. اگر این ملاحظات رعایت شود، استریگولاکتون‌ها می‌توانند به یکی از ابزارهای مهم برای افزایش بهره‌وری منابع، تقویت تاب‌آوری محصولات و توسعه کشاورزی پایدار تبدیل شوند.

منابع

- Alvi, A. F., et al. (2022). Strigolactone: An emerging growth regulator for developing climate-resilient plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(19), 11512. <https://doi.org/10.3390/ijms231911512>
- Ban, X., et al. (2025). Manipulation of a strigolactone transporter in tomato confers resistance to the parasitic weed broomrape. *The Innovation*, 6(3), 100815. <https://doi.org/10.1016/j.xinn.2025.100815>
- Bürger, M., & Chory, J. (2020). The many models of strigolactone signaling. *Trends in Plant Science*, 25(9), 878–889. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.03.006>
- Chesterfield, R. J., et al. (2020). Translation of strigolactones from plant hormone to agriculture: A story of chemistry and biology. *Trends in Plant Science*, 25(11), 1087–1100. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.08.008>
- Chesterfield, R. J., Mancilla-Leyton, B., Tripathi, P., & Simons, J. L. (2020). Translation of strigolactones from plant hormone to agriculture: A story of chemistry and biology. *Trends in Plant Science*, 25(11), 1087–1100. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.08.008>
- Clark, J. E., et al. (2023). Cracking the enigma: Understanding strigolactone signalling in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany*, 74(24), 7445–7460.
- Danish, S., et al. (2024). The role of strigolactone in alleviating salinity stress in chili plants. *BMC Plant Biology*, 24, 741. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-04900-4>
- Dell'Oste, V., Cimini, S., & Fattorusso, E. (2021). Strigolactones, from plants to human health. *Molecules*, 26(15), 4579. <https://doi.org/10.3390/molecules26154579>
- Dun, E. A., de Saint Germain, A., Rameau, C., & Beveridge, C. A. (2023). Strigolactones and shoot branching: What is the real hormone and how does it work? *Plant and Cell Physiology*, 64(9), 1013–1025. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcad088>
- Faizan, M., et al. (2020). Role of strigolactones: Signalling and crosstalk with other phytohormones. *Biologia*, 75, 1223–1235. <https://doi.org/10.1515/biolog-2020-0022>
- Guercio, A. M., et al. (2023). Strigolactones: Diversity, perception, and hydrolysis. *Phytochemistry Reviews*, 22, 1285–1308. <https://doi.org/10.1007/s11101-023-09853-4>
- Huizinga, S., et al. (2023). Role of strigolactones in the host specificity of broomrapes. *Plant and Cell Physiology*, 64(9), 936–948. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcad054>
- Jariani, P., Sabokdast, M., Rajabi, F., Naghavi, M. R., et al. (2025). Enhancing salinity tolerance in wheat: The role of synthetic strigolactone (GR24) in modulating antioxidant enzyme activities, ion channels, and related gene expression in stress responses. *Scientific Reports*, 15, 24216. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-08670-3>
- Kaniganti, S., et al. (2022). Strigolactone, a neglected plant hormone, with a great potential for crop improvement. *Plant Physiology and Biochemistry*, 182, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.03.019>
- Kelly, J. H., et al. (2023). The strigolactone pathway is a target for modifying crop shoot architecture. *Biology*, 12(1), 95. <https://doi.org/10.3390/biology12010095>
- Khalid, M. F., et al. (2024). Strigolactones as master regulators of plant responses to abiotic stresses. *Plant Stress*, 14, 100617.
- Khan, M. K., Pandey, A., Hamurcu, M., Vyhnánek, T., Zargar, S. M., Kahraman, A., et al. (2024). Exploring strigolactones for inducing abiotic stress tolerance in plants. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 60(2), 55–69. <https://doi.org/10.17221/88/2023-CJGPB>

- Khuvung, K., et al. (2022). How strigolactone shapes shoot architecture. *Frontiers in Plant Science*, 13, 889045. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.889045>
- Kodama, K., Rich, M. K., Yoda, A., & Kyoizuka, J. (2022). An ancestral function of strigolactones as symbiotic rhizosphere signals. *Nature Communications*, 13, 3974. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-31708-3>
- Korek, M., & Marzec, M. (2023). Strigolactones and abscisic acid interactions affect plant development and response to abiotic stresses. *BMC Plant Biology*, 23, 314. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04332-6>
- Luqman, M., et al. (2023). Effect of strigolactone on growth, photosynthetic efficiency and antioxidant metabolism under drought stress in maize. *Plant Signaling & Behavior*, 18(1), 2262795. <https://doi.org/10.1080/15592324.2023.2262795>
- Mashiguchi, K., & Yamaguchi, S. (2021). Strigolactone biosynthesis, transport and perception. *The Plant Journal*, 105(2), 335–350. <https://doi.org/10.1111/tpj.15059>
- Mitra, D., et al. (2024). Strigolactone GR24-mediated mitigation of phosphorus deficiency and improvement of plant growth. *Plant Stress*, 13, 100497.
- Naseer, M. A., et al. (2024). Strigolactones: A promising tool for nutrient acquisition and sustainable crop production. *Plant Physiology and Biochemistry*, 210, 108560.
- Ogawa, S., et al. (2022). Strigolactones are chemoattractants for host tropism in parasitic plants. *Nature Communications*, 13, 4655. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32314-z>
- Ou, H., et al. (2025). Strigolactone biosynthesis, transport, perception, and signal transduction. *Molecular Plant*. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2025.10.014>
- Raza, A., Javed, R., Zahid, Z., Sharif, R., Hafeez, M. B., Ghouri, M. Z., Nawaz, M. U., & Siddiqui, M. H. (2021). Strigolactones for sustainable plant growth and production under adverse environmental conditions. In A. Husen (Ed.), *Plant performance under environmental stress* (pp. 129–166). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-78521-5_6
- Sánchez Martín-Fontecha, E., et al. (2024). Novel mechanisms of strigolactone-induced DWARF14 degradation in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, 75(22), 7145–7160.
- Sattar, A., Ul-Allah, S., Ijaz, M., Sher, A., Butt, M., Abbas, T., Irfan, M., Fatima, T., Alfarraj, S., & Alharbi, S. A. (2021). Exogenous application of strigolactone alleviates drought stress in maize seedlings by regulating physiological and antioxidant defense mechanisms. *Cereal Research Communications*, 50(4), 1161–1171. <https://doi.org/10.1007/s42976-021-00171-z>
- Selwal, N., et al. (2023). Molecular insights of strigolactone biosynthesis, signalling and regulation. *Plant Physiology and Biochemistry*, 201, 107814.
- Soliman, S., et al. (2022). Strigolactones in plants and their interaction with the environment. *Plants*, 11(24), 3499. <https://doi.org/10.3390/plants11243499>
- Soliman, S., et al. (2025). Strigolactone GR24 modulates citrus root architecture and rhizosphere microbial communities under nutrient deficiency. *BMC Plant Biology*, 25, 1168.
- Soto-Cruz, F. J., et al. (2021). Allelopathic activity of strigolactones on the germination of parasitic plants. *Plants*, 10(9), 1885. <https://doi.org/10.3390/plants10091885>
- Temmerman, A., et al. (2022). Masks start to drop: Suppressor of MAX2 1-like proteins in strigolactone and karrikin signaling. *Frontiers in Plant Science*, 13, 887232. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.887232>
- Trasoletti, M., et al. (2022). Strigolactones as a hormonal hub for the acclimation and priming to environmental stress in plants. *Plant, Cell & Environment*, 45(11), 3192–3210. <https://doi.org/10.1111/pce.14461>
- Wang, D., et al. (2022). Probing strigolactone perception mechanisms with synthetic probes. *Nature Communications*, 13, 3990. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-31710-9>
- Wang, Y., Duran, H. G. S., van Haarst, J. C., et al. (2021). The role of strigolactones in phosphorus-deficiency-induced transcriptional changes in tomato roots. *BMC Plant Biology*, 21, 349. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03124-0>
- Wu, F., et al. (2022). Biological functions of strigolactones and their crosstalk with phytohormones. *Frontiers in Plant Science*, 13, 821563. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.821563>

- Wu, F., et al. (2022). Biological functions of strigolactones and their crosstalk with phytohormones. *Frontiers in Plant Science*, 13, 821563. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.821563>
- Xu, X., Jibrán, R., Wang, Y., et al. (2021). Strigolactones regulate sepal senescence in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 72(15), 5462–5477. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab199>
- Yao, T., et al. (2025). The biosynthesis and signaling regulation of strigolactones. *Plant Physiology and Biochemistry*. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2025.109625>
- Yoda, A., Mori, N., Sato, T., et al. (2021). Strigolactone biosynthesis catalyzed by cytochrome P450 and sulfotransferase in sorghum. *New Phytologist*, 232(5), 1999–2010. <https://doi.org/10.1111/nph.17737>
- Zhou, A., Kane, A., Wu, S., et al. (2025). Evolution of interorganismal strigolactone biosynthesis in seed plants. *Science*, 387, eadp0779. <https://doi.org/10.1126/science.adp0779>

References

- Alvi, A. F., et al. (2022). Strigolactone: An emerging growth regulator for developing climate-resilient plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(19), 11512. <https://doi.org/10.3390/ijms231911512>
- Ban, X., et al. (2025). Manipulation of a strigolactone transporter in tomato confers resistance to the parasitic weed broomrape. *The Innovation*, 6(3), 100815. <https://doi.org/10.1016/j.xinn.2025.100815>
- Bürger, M., & Chory, J. (2020). The many models of strigolactone signaling. *Trends in Plant Science*, 25(9), 878–889. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.03.006>
- Chesterfield, R. J., et al. (2020). Translation of strigolactones from plant hormone to agriculture: A story of chemistry and biology. *Trends in Plant Science*, 25(11), 1087–1100. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.08.008>
- Chesterfield, R. J., Mancilla-Leyton, B., Tripathi, P., & Simons, J. L. (2020). Translation of strigolactones from plant hormone to agriculture: A story of chemistry and biology. *Trends in Plant Science*, 25(11), 1087–1100. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.08.008>
- Clark, J. E., et al. (2023). Cracking the enigma: Understanding strigolactone signalling in the rhizosphere. *Journal of Experimental Botany*, 74(24), 7445–7460.
- Danish, S., et al. (2024). The role of strigolactone in alleviating salinity stress in chili plants. *BMC Plant Biology*, 24, 741. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-04900-4>
- Dell'Oste, V., Cimini, S., & Fattorusso, E. (2021). Strigolactones, from plants to human health. *Molecules*, 26(15), 4579. <https://doi.org/10.3390/molecules26154579>
- Dun, E. A., de Saint Germain, A., Rameau, C., & Beveridge, C. A. (2023). Strigolactones and shoot branching: What is the real hormone and how does it work? *Plant and Cell Physiology*, 64(9), 1013–1025. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcad088>
- Faizan, M., et al. (2020). Role of strigolactones: Signalling and crosstalk with other phytohormones. *Biologia*, 75, 1223–1235. <https://doi.org/10.1515/biolog-2020-0022>
- Guercio, A. M., et al. (2023). Strigolactones: Diversity, perception, and hydrolysis. *Phytochemistry Reviews*, 22, 1285–1308. <https://doi.org/10.1007/s11101-023-09853-4>
- Huizinga, S., et al. (2023). Role of strigolactones in the host specificity of broomrapes. *Plant and Cell Physiology*, 64(9), 936–948. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcad054>
- Jariani, P., Sabokdast, M., Rajabi, F., Naghavi, M. R., et al. (2025). Enhancing salinity tolerance in wheat: The role of synthetic strigolactone (GR24) in modulating antioxidant enzyme activities, ion channels, and related gene expression in stress responses. *Scientific Reports*, 15, 24216. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-08670-3>
- Kaniganti, S., et al. (2022). Strigolactone, a neglected plant hormone, with a great potential for crop improvement. *Plant Physiology and Biochemistry*, 182, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.03.019>
- Kelly, J. H., et al. (2023). The strigolactone pathway is a target for modifying crop shoot architecture. *Biology*, 12(1), 95. <https://doi.org/10.3390/biology12010095>
- Khalid, M. F., et al. (2024). Strigolactones as master regulators of plant responses to abiotic stresses. *Plant Stress*, 14, 100617.

- Khan, M. K., Pandey, A., Hamurcu, M., Vyhnánek, T., Zargar, S. M., Kahraman, A., et al. (2024). Exploring strigolactones for inducing abiotic stress tolerance in plants. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 60(2), 55–69. <https://doi.org/10.17221/88/2023-CJGPB>
- Khuvung, K., et al. (2022). How strigolactone shapes shoot architecture. *Frontiers in Plant Science*, 13, 889045. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.889045>
- Kodama, K., Rich, M. K., Yoda, A., & Kyoizuka, J. (2022). An ancestral function of strigolactones as symbiotic rhizosphere signals. *Nature Communications*, 13, 3974. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-31708-3>
- Korek, M., & Marzec, M. (2023). Strigolactones and abscisic acid interactions affect plant development and response to abiotic stresses. *BMC Plant Biology*, 23, 314. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04332-6>
- Luqman, M., et al. (2023). Effect of strigolactone on growth, photosynthetic efficiency and antioxidant metabolism under drought stress in maize. *Plant Signaling & Behavior*, 18(1), 2262795. <https://doi.org/10.1080/15592324.2023.2262795>
- Mashiguchi, K., & Yamaguchi, S. (2021). Strigolactone biosynthesis, transport and perception. *The Plant Journal*, 105(2), 335–350. <https://doi.org/10.1111/tpj.15059>
- Mitra, D., et al. (2024). Strigolactone GR24-mediated mitigation of phosphorus deficiency and improvement of plant growth. *Plant Stress*, 13, 100497.
- Naseer, M. A., et al. (2024). Strigolactones: A promising tool for nutrient acquisition and sustainable crop production. *Plant Physiology and Biochemistry*, 210, 108560.
- Ogawa, S., et al. (2022). Strigolactones are chemoattractants for host tropism in parasitic plants. *Nature Communications*, 13, 4655. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32314-z>
- Ou, H., et al. (2025). Strigolactone biosynthesis, transport, perception, and signal transduction. *Molecular Plant*. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2025.10.014>
- Raza, A., Javed, R., Zahid, Z., Sharif, R., Hafeez, M. B., Ghouri, M. Z., Nawaz, M. U., & Siddiqui, M. H. (2021). Strigolactones for sustainable plant growth and production under adverse environmental conditions. In A. Husen (Ed.), *Plant performance under environmental stress* (pp. 129–166). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-78521-5_6
- Sánchez Martín-Fontecha, E., et al. (2024). Novel mechanisms of strigolactone-induced DWARF14 degradation in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, 75(22), 7145–7160.
- Sattar, A., Ul-Allah, S., Ijaz, M., Sher, A., Butt, M., Abbas, T., Irfan, M., Fatima, T., Alfarraj, S., & Alharbi, S. A. (2021). Exogenous application of strigolactone alleviates drought stress in maize seedlings by regulating physiological and antioxidant defense mechanisms. *Cereal Research Communications*, 50(4), 1161–1171. <https://doi.org/10.1007/s42976-021-00171-z>
- Selwal, N., et al. (2023). Molecular insights of strigolactone biosynthesis, signalling and regulation. *Plant Physiology and Biochemistry*, 201, 107814.
- Soliman, S., et al. (2022). Strigolactones in plants and their interaction with the environment. *Plants*, 11(24), 3499. <https://doi.org/10.3390/plants11243499>
- Soliman, S., et al. (2025). Strigolactone GR24 modulates citrus root architecture and rhizosphere microbial communities under nutrient deficiency. *BMC Plant Biology*, 25, 1168.
- Soto-Cruz, F. J., et al. (2021). Allelopathic activity of strigolactones on the germination of parasitic plants. *Plants*, 10(9), 1885. <https://doi.org/10.3390/plants10091885>
- Temmerman, A., et al. (2022). Masks start to drop: Suppressor of MAX2 1-like proteins in strigolactone and karrikin signaling. *Frontiers in Plant Science*, 13, 887232. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.887232>
- Trasoletti, M., et al. (2022). Strigolactones as a hormonal hub for the acclimation and priming to environmental stress in plants. *Plant, Cell & Environment*, 45(11), 3192–3210. <https://doi.org/10.1111/pce.14461>
- Wang, D., et al. (2022). Probing strigolactone perception mechanisms with synthetic probes. *Nature Communications*, 13, 3990. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-31710-9>
- Wang, Y., Duran, H. G. S., van Haarst, J. C., et al. (2021). The role of strigolactones in phosphorus-deficiency-induced transcriptional changes in tomato roots. *BMC Plant Biology*, 21, 349. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03124-0>
- Wu, F., et al. (2022). Biological functions of strigolactones and their crosstalk with phytohormones. *Frontiers in Plant Science*, 13, 821563. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.821563>

- Wu, F., et al. (2022). Biological functions of strigolactones and their crosstalk with phytohormones. *Frontiers in Plant Science*, 13, 821563. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.821563>
- Xu, X., Jibrán, R., Wang, Y., et al. (2021). Strigolactones regulate sepal senescence in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 72(15), 5462–5477. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab199>
- Yao, T., et al. (2025). The biosynthesis and signaling regulation of strigolactones. *Plant Physiology and Biochemistry*. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2025.109625>
- Yoda, A., Mori, N., Sato, T., et al. (2021). Strigolactone biosynthesis catalyzed by cytochrome P450 and sulfotransferase in sorghum. *New Phytologist*, 232(5), 1999–2010. <https://doi.org/10.1111/nph.17737>
- Zhou, A., Kane, A., Wu, S., et al. (2025). Evolution of interorganismal strigolactone biosynthesis in seed plants. *Science*, 387, eadp0779. <https://doi.org/10.1126/science.adp0779>