

異種間シグナル物質であり植物ホルモンであるという ストリゴラクトンの二面的機能の起源と進化

経塚淳子

東北大学大学院生命科学研究所
〒980-8577 宮城県仙台市青葉区片平 2-1

Origin and evolution of dual function of strigolactone

Junko Kyojuka

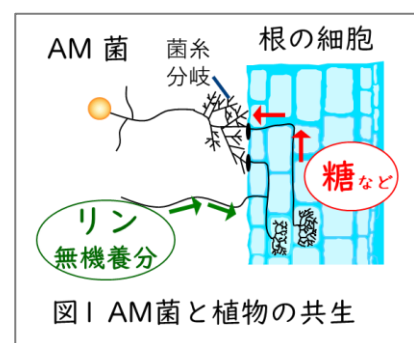
Graduate School of Life Sciences, Tohoku University,
2-1 Katahira, Aoba-ku, Sendai, 980-8577, Japan

Keywords: allelochemical, AM symbiosis, bryophyte, plant hormone, strigolactone

DOI: 10.24480/bsj-review.12b7.00208

1. はじめに

陸上植物は4億5千万年以上前に藻類の祖先から進化した (Bowman et al. 2017, Delwiche & Cooper 2015)。陸上に進出した植物は、紫外線、重力、乾燥など陸上の過酷な環境に適応するさまざまな仕組みを進化させることにより陸上で繁栄してきた (Cheng et al. 2019, Nishiyama et al. 2018)。植物が陸上進出した当時の土壌は無機養分に乏しかったため、養分吸収も克服すべき問題であった。土壌中の必須無機要素のなかでも植物の成長に大きな影響を及ぼすのがリンである。ところが、リンは土壌中での動きが小さく、根のごく近傍からしか吸収されないため植物にとって利用しにくい養分である。そこで、植物はアーバスキュラー菌根菌 (Arbuscular mycorrhizal fungi : AM 菌) との共生システムを進化させることでリンの効率的な吸収を可能にした (Field et al. 2015)。AM 菌の菌糸は植物の根が届かない遠方まで伸長し、根が入り込めない微細間隙にまで入り込むことで植物のリン吸収を助ける。その一方で植物は、AM 菌に糖や脂質を供給する (Lanfranco et al. 2018, Smith & Read 2008) (図 1)。AM 菌との共生は、植物の陸上進出を可能にした決め手の 1 つであり、両者の共生関係はその後も維持され、現生するほとんどの陸上植物は AM 菌と共生している。AM 菌との共生システムの成立、AM 菌共生と成長のバランス制御、また、そのシステムの進化は植物の旺盛な繁殖を支えるしくみを考えるうえで興味深い。



2. ストリゴラクトンを介した成長と共生の制御

近年、植物-AM菌の共生に関する研究が進展し、養分環境に適応するための共生と成長とのバランス制御が分子レベルで明らかにされ始めた。そのバランス制御においてはストリゴラクトン(SL)が重要な役割を果たす。植物がAM菌の外生菌糸の分岐を促進する物質を根から分泌し、それにより共生が促進されることは以前から知られていた。大阪府立大学の秋山らはその物質がストリゴラクトンであることを2005年に報告した(Akiyama et al. 2005)。さらに、2008年には、ストリゴラクトンが植物体内では枝分かれの伸長を抑える植物ホルモンとして作用することがイネ、シロイヌナズナ、エンドウマメを用いた研究により発見された(Gomez-Roldan et al. 2008, Umehara et al. 2008)。すなわち、少なくとも種子植物では、ストリゴラクトンは個体外に分泌されAM菌に作用して共生を促進する根圏異種間シグナル物質であり、また、個体内で植物の成長を調節する植物ホルモンでもある。ストリゴラクトン合成は低リン条件において劇的に促進される(Kapulnik & Koltai 2016, Yoneyama et al. 2012, 2013)。これは、土壤に分泌するストリゴラクトン量を増加させてAM菌との共生を促進すると同時に、植物体内では枝分かれを制御し茎葉の成長を抑制するという植物のリン欠乏対応戦略である(図2)。ストリゴラクトンがこのように二面的な機能をもつことで、土壤中の栄養条件に応じて養分吸収(AM共生)と成長のバランスを調節し、変動する環境下における成長を最適化する巧みなフィードバック機構が構築されたのである。個体内で植物ホルモンとして機能し、さらに個体外に分泌されて他種生物との異種間シグナル物質として作用するという二面的な機能をもつ植物ホルモンはストリゴラクトンだけである。

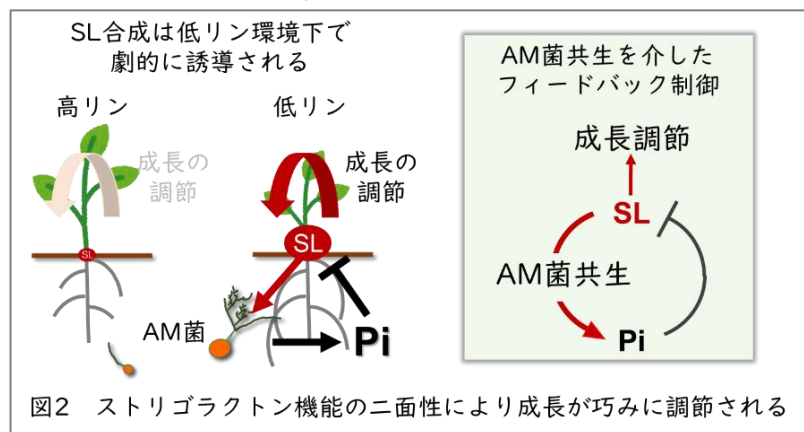


図2 ストリゴラクトン機能の二面性により成長が巧みに調節される

3. ストリゴラクトン合成経路の起源と進化

植物ホルモンとしてのストリゴラクトンが発見されて以降、約10年の間にストリゴラクトン

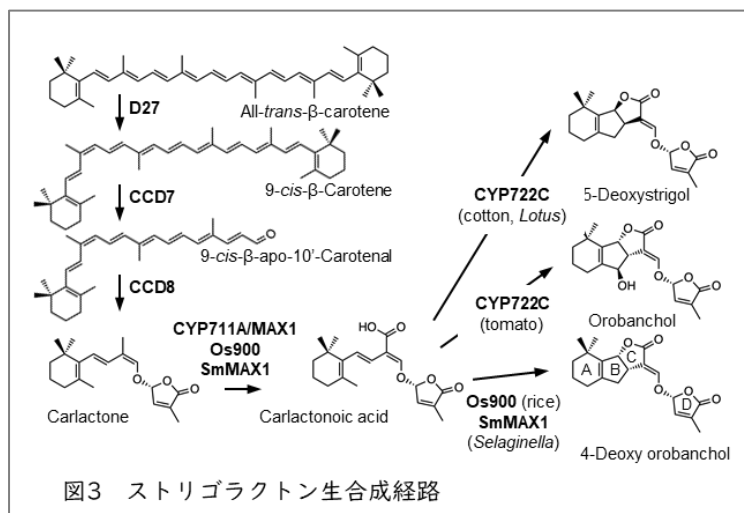


図3 ストリゴラクトン生合成経路

ン生合成経路の概要が解明された。ストリゴラクトン合成では、まず、all-trans- β -caroteneがD27により9-cis- β -caroteneに変換され、9-cis- β -caroteneは2つのカロチノイド開裂酵素 Carotenoid Cleavage Dioxygenases (CCD7およびCCD8)による連続的な酸化開裂反応を受け、カーラクトン (Carlactone) が合成される。カーラクトンは *MORE AXILLARY GROWTH 1*

(*MAXI*)がコードする cytochrome P450 である CYP711A によりカーラクトン酸 (Carlactonic acid) に転換され、カーラクトン酸から種に特異的な P450 (CYP711A および CYP722C) により 4-deoxyorobanchol (4DO) や orobanchol, 5-deoxystrigol (5DS) などのストリゴラクトンが生成される (Abe et al. 2014, Iseki et al. 2018, Seto et al. 2014, Yoneyama et al. 2018, Zhang et al. 2014, Wakabayashi et al. 2019, 2020, Mori et al. 2020) (図 3)。このように、ストリゴラクトン合成経路は明らかになったが、ストリゴラクトンとは類似の構造をもつ物質の総称であり、他の植物ホルモンとは異なり活性型ストリゴラクトンの構造が種ごとに異なる (Yoneyama et al. 2018)。また、細胞内に微量しか存在しないこともあり、活性型ストリゴラクトンに関する知見は十分とは言えない。ストリゴラクトン合成はおもに種子植物について解析され、これまでに 30 種類程度のストリゴラクトンが同定されているが、種子植物以外のストリゴラクトンに関する知見は乏しい。

AM 菌との共生は藻類では見られないがコケ植物は AM 菌と共生する (Smith & Read 2008)。コケ植物の 3 つのグループ、苔類、蘚類、ツノゴケ類のなかでは苔類とツノゴケ類で AM 菌との共生が見られる (Radhakrishnan et al. 2020)。コケ植物の 3 グループは単系統であり (Morris et al. 2018), 最も早く分岐したツノゴケ類が AM 菌共生することから、蘚類では AM 菌共生能力が失われたと考えられる。苔類ではゼニゴケ (*Marchantia polymorpha*) のゲノム配列がまず決定され分子遺伝学的解析のプラットフォームが整備されたことから、ゼニゴケは苔類だけではなく基部陸上植物のモデルとして植物の進化の研究に盛んに用いられている (Bowman et al. 2017)。しかしながら、苔類のなかでは例外的にゼニゴケは AM 菌と共生しない。一方、フタバネゼニゴケ (*Marchantia paleacea*), トサノゼニゴケ (*Marchantia emarginata*), ヒトデゼニゴケ (*Marchantia pinata*) などゼニゴケ近縁種は AM 菌と共生する (図 4)。最近報告されたフタバネゼニゴケのゲノム配列によると、フタバネゼニゴケゲノムには *CCD8*, *MAXI* を含めてストリゴラクトン



図4 フタバネゼニゴケ(*M. paleacea*) (左)とゼニゴケ(*M. polymorpha*) (右) bar: 1 cm

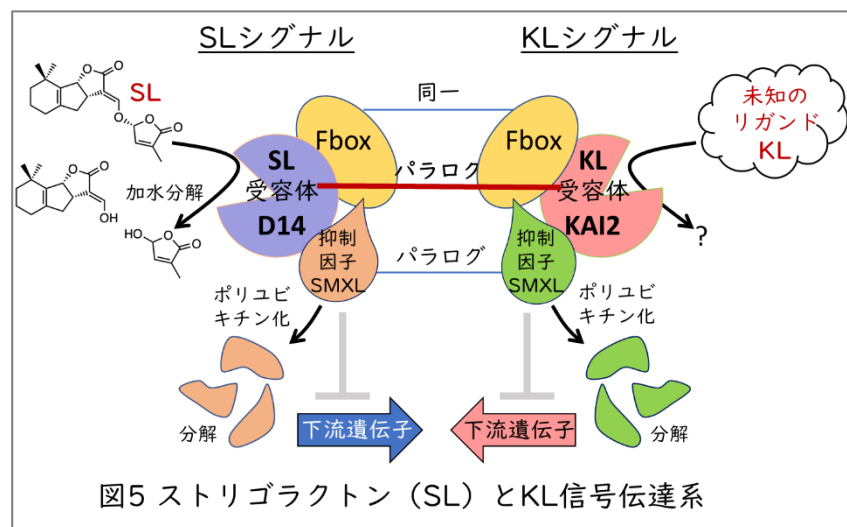
合成に必要な遺伝子がすべて存在する (Radhakrishnan et al. 2020)。一方、ゼニゴケゲノムにはストリゴラクトン合成に必須の *CCD8* 遺伝子と *MAXI* 遺伝子が欠損しており、ストリゴラクトンを合成していないと考えられる (Bowman et al. 2017)。ゼニゴケ野生型の TK1 系統からのストリゴラクトン検出が 2012 年に報告されているが、筆者らを含めて複数のグループがこの結果を再現できていない (Delaux et al. 2012)。Delaux らは車軸藻類からもストリゴラクトンが検出されたことを報告しているが、これについても再現性などの点で議論がある (Delaux et al. 2012, Yoneyama 2018)。ゼニゴケには *D27* および *CCD7* 遺伝子は存在する。筆者らはゼニゴケにイネ *D10* 遺伝子 (*CCD8* をコードする) を導入したところ、*CCD8* の産物であるカーラクトンが検出された (Arite et al. 2007)。この結果は、ゼニゴケではストリゴラクトン合成経路が *CCD7* までは機能的であるが、*CCD8* の欠損によりそれ以降の過程が進まないということを示唆しており、ゼニゴケはストリゴラクトンを合成していないという解釈を支持する。これらを総合すると、苔類では一般的なストリゴラクトン合成経路によりストリゴラクトンが合成されており、ストリゴラクトンを分泌することにより AM 菌との共生を

促進するという戦略はコケ植物と種子植物の共通祖先においてすでに構築されていたと考えられる。蘚類でもヒメツリガネゴケは *MAX1* 遺伝子をもたず、ストリゴラクトンを合成しないことが示されており、*MAX1* を失ったことが AM 菌と共生しない原因のひとつであると考えられる (Decker et al. 2017)。今後は、苔類が合成するストリゴラクトンの同定や、他の基部陸上植物やシダにおけるストリゴラクトンと共生の関連など、ストリゴラクトンの祖先的機能やその進化の解明が期待される。

4. ストリゴラクトン信号伝達系の起源と進化

植物ホルモンとしてのストリゴラクトンの発見以来、ストリゴラクトン信号伝達の理解も進んだ (Waters et al. 2017)。ストリゴラクトン受容体は $\alpha\beta$ 加水分解酵素ファミリーに属する D14 である (Arite et al. 2009, Nakamura et al. 2013, Yao et al. 2016)。D14 はストリゴラクトンと結合すると F-ボックスタンパク質である MAX2/D3, 転写抑制因子である SMXL と複合体を作る。これにより SMXL が分解され、その結果、SMXL に抑制されていた遺伝子群が発現を開始する (Jiang et al. 2013, Wang et al. 2015, Zhou et al. 2013)。ストリゴラクトンは枝分かれの伸長を抑制するホルモンとして発見されたが、その後、ストリゴラクトンはそれ以外にも成長や環境応答においてさまざまな役割を果たしていることが明らかになった。植物ホルモンとしてのストリゴラクトン

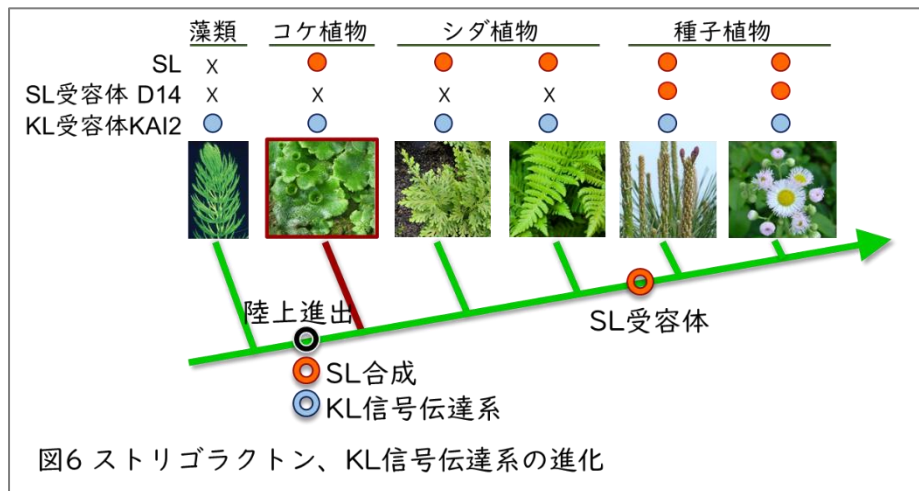
の機能の多様性がもたらされるメカニズムの一つは SMXL の遺伝子重複であると考えられるが、SMXL の下流遺伝子など分子レベルでのメカニズムはほとんど知られていなかった。最近、網羅的解析による下流遺伝子単離が報告されており、今後の研究の進展が期待される (Song et al. 2017, Wang et al. 2020)。



種子植物は *D14* とそのパラログ *KARRIKIN INSENSITIVE 2 (KAI2)* をもつ (Bythell-Douglas et al. 2017, Waters et al. 2012, Waters et al. 2017)。*KAI2* は植物が燃えた際に発生する物質であるカリキンの受容体としてシロイヌナズナのスクリーニングから単離されたが (Guo et al., 2013, Waters et al., 2012), *kai2* 機能欠損変異体ではカリキンとは独立に種子発芽が抑制されることから *KAI2* は内在性の物質を受容していると考えられているが、内在性のリガンドは同定されておらず、便宜的に *KAI2 ligand (KL)* と呼ばれている (Conn & Nelson 2016, Scaffidi et al. 2013, Stanga et al. 2016, Waters et al. 2012)。ストリゴラクトン信号伝達系と KL 信号伝達系は F-ボックスタンパク質である MAX2/D3 を共有しており、リガンドが受容されると MAX2/D3 により転写抑制因子である SMXL タンパク質が分解に導かれ、その結果、下流遺伝子の転写

が調節される (Jiang et al., 2013, Wang et al. 2015, Zhou et al. 2013) (図 5)。SMXL は遺伝子ファミリーを構成しており、ストリゴラクトン信号伝達経路と KL 信号伝達経路で異なる SMXL が分解されることにより作用の特異性が生まれる (Jiang et al. 2013, Zhou et al. 2013, Liang et al. 2016, Stanga et al. 2013, Wang et al. 2015)。

D14 と *KAI2* は遺伝子重複によってできたパラログであるが、*KAI2* が藻類から種子植物までに存在するのに対して *D14* は種子植物にしか存在しない。すなわち、*KAI2* が祖先型であり、種子植物の共通祖先で起こった *KAI2* の遺伝子重複により *D14* 遺伝子が生じ、ストリゴラクトン信号伝達系が分化したと考えられる (図 6)。先述したように、少なくともフタバネゼニゴケなど AM 菌共生する苔類はストリゴラクトンを合成・分泌している可能性が高い。しかしながら、コケ植物



ラクトン信号伝達系が分化したと考えられる (図 6)。先述したように、少なくともフタバネゼニゴケなど AM 菌共生する苔類はストリゴラクトンを合成・分泌している可能性が高い。しかしながら、コケ植物

はストリゴラクトン受容体である *D14* をもたない。シロイヌナズナでは、*D14* と *KAI2* はそれぞれ特異的にストリゴラクトンとカリキンを受容する (Soundappan et al. 2015)。また、筆者らはフタバネゼニゴケの *ccd8* 変異体が KL 信号伝達系変異体が示す表現型を示さないことを確認しており (Mizuno et al. unpublished, Shimazaki et al. unpublished), フタバネゼニゴケで *KAI2* がストリゴラクトン受容体として機能する可能性は低い。今のところフタバネゼニゴケが合成するストリゴラクトンの受容機構は不明であるが、筆者らは、フタバネゼニゴケなど苔類ではストリゴラクトンは細胞内で受容されていないと考え、根圏シグナル物質としての機能がストリゴラクトンの祖先型の機能であるという仮説を提唱する。すなわち、ストリゴラクトンはそもそも土壤中に分泌されて AM 菌との共生を促進することにより植物の成長調節に貢献していたが、*KAI2* の遺伝子重複により *D14* が分化した結果、細胞内でストリゴラクトンが受容されるようになり、ストリゴラクトンは植物の成長制御にも直接関わるようになったと考える。ストリゴラクトンが個体内と外の両方で働くことで、ストリゴラクトンを介した養分吸収と植物の成長のバランス統御機構もより巧妙に進化したと考えられる。また、この仮説が正しければ、植物ホルモンとしてのストリゴラクトンとその受容体は独立に出現したということになり、植物ホルモンの進化の道筋としてユニークであり興味深い。

5. KL 信号伝達系の祖先型機能

コケ植物には、*KAI2* だけではなく F ボックス遺伝子 *MAX2/D3* および *SMXL* など KL 信号伝達系に必要な遺伝子セットが揃っている (Bowman et al. 2017, Radhakrishnan et al. 2020)。しかし、水中生活する車軸藻類は *SMXL* をもたないことから、KL 信号伝達系はコケ植物が分

岐する頃に機能し始めたと考えられる (Moturu et al. 2018, Walker 2019)。この KL 信号伝達系の祖先型機能の解析コケ植物は生育期間のほとんどを単数体で過ごし無性的に旺盛に繁殖する。ゼニゴケの無性繁殖では無性芽が多数形成され、無性芽は環境に応じて地上で発芽・成長し、再び大量の無性芽を産出する。この無性芽を介した繁殖システムがゼニゴケの驚異的な増殖力の源である。筆者らはゼニゴケを用いて KL 信号伝達系の機能解析を進めており、KL 信号伝達系は成長様式の制御に関わることを見出している。シロイヌナズナやイネの KL 信号伝達系の機能欠損変異体では、種子発芽率の低下、葉柄の伸長抑制、暗所でのメソコチルの伸長抑制などの表現型が認められるが、成長が劇的に影響されるわけではない (Kameoka & Kyojuka 2015, Waters et al., 2012, 2017, Zheng 2020)。また、イネでは *KAI2* が AM 菌共生の成立に必要であることが報告されているが (Gutjahr et al. 2015)、これが他の種でも保存されている機能なのかは明らかではない。KL 信号伝達系の祖先型機能やその進化の理解は、ストリゴラクトンおよび KL 信号伝達による植物の成長の制御の進化全貌を明らかにするために不可欠である。また、ストリゴラクトン信号伝達の祖先型である KL 信号伝達系の基部陸上植物での機能とその進化も重要な問題である。ストリゴラクトンが植物ホルモンとしての機能を獲得した際、KL 信号伝達系の祖先型機能と植物ホルモンとしてのストリゴラクトン機能には関連があったのかどうかなどたくさんの興味深い問題が残されている。

6. 今後の展望

細胞外に分泌されるアレロケミカルとして誕生したストリゴラクトンが細胞内で植物ホルモンとして働くようになった進化過程を明らかにすることは、このユニークな植物ホルモンを理解し、さらに物質を介した個体内外、細胞内外のコミュニケーションの成立や進化について新規の概念につながるものと期待される。

引用文献

- Abe, S., Sado, A., Tanaka, K., Kisugi, T., Asami, K., Ota, S., Kim, H.I., Yoneyama, K., Xie, X., Ohnishi et al. 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 U S A*. 111: 18084-18089.
- Akiyama, K., Matsuzaki, K. & Hayashi, H. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435: 824–827.
- Arite, T., Iwata, H., Ohshima, K., Maekawa, M., Nakajima, M., Kojima, M., Sakakibara, H., & Kyojuka, J. 2007. *DWARF10*, an *RMS1/MAX4/DAD1* ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice. *Plant J*. 51: 1019-1029.
- Arite, T., Umehara, M., Ishikawa, S., Hanada, A., Maekawa, M., Yamaguchi, S., & Kyojuka, J. 2009. *d14*, a strigolactone-insensitive mutant of rice, shows an accelerated outgrowth of tillers. *Plant Cell Physiol*. 50: 1416-1424.
- Bythell-Douglas, R., Rothfels, C.J., Stevenson, D.W.D., Graham, S.W., Wong, G.K., Nelson, D.C., & Bennett, T. 2017. Evolution of strigolactone receptors by gradual neo-functionalization of *KAI2* paralogues. *BMC Biol*. 15: 52
- Bowman, J.L., Kohchi, T., Yamato, K.T., Jenkins, J., Shu, S., Ishizaki, K., Yamaoka, S., Nishihama, R.,

- Nakamura, Y., Berger, F. et al. 2017. Insights into land plant evolution garnered from the *Marchantia polymorpha* genome. *Cell* 171: 287–304.
- Cheng, S., Xian, W., Fu, Y., Marin, B., Keller, J., Wu, T., Sun, W., Li, X., Xu, Y., Zhang, Y. et al. 2019. Genomes of subaerial *Zygnematophyceae* provide insights into land plant evolution. *Cell* 179: 1057–1067.
- Conn, C.E., & Nelson, D.C. 2016. Evidence that KARRIKIN-INSENSITIVE2 (KAI2) receptors may perceive an unknown signal that is not Karrikin or Strigolactone. *Front Plant Sci.* 6: 1219.
- Decker, E.L., Alder, A., Hunn, S., Ferguson, J., Lehtonen, M.T., Scheler, B., Kerres, K.L., Wiedemann, G., Safavi-Rizi, V., Nordzicke, S. et al. 2017. Strigolactone biosynthesis is evolutionarily conserved, regulated by phosphate starvation and contributes to resistance against phytopathogenic fungi in a moss, *Physcomitrella patens*. *New Phytol.* 216: 455-468.
- Delaux, P.-M. Xie, X., Timme, R.E., Puech-Pages, V.E., Dunand, C., Lecompte, E., Delwiche, C.F., Yoneyama, K., Bécard, G. et al. 2012. Origin of strigolactones in the green lineage. *New Phytol.* 195: 857–871.
- Delwiche, C. F., & Cooper, E. D. 2015. The evolutionary origin of a terrestrial flora. *Curr. Biol.* 25: R899–R910.
- Field, K. J., Pressel, S., Duckett, J. G., Rimington, W. R., & Bidartondo, M. I. 2015. Symbiotic options for the conquest of land. *Trends Ecol. Evol.* 30: 477–486.
- Gomez-Roldan, V., Fermas, S., Brewer, P.B., Puech-Pagès, V., Dun, E.A., Pillot, J.P., Letisse, F., Matusova, R., Danoun, S., Portais, J.C. et al. 2008. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature* 455: 189–194.
- Guo, Y., Zheng, Z., La Clair, J.J., Chory, J., & Noel, J.P. 2013. Smoke-derived karrikin perception by the α/β -hydrolase KAI2 from *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* 110: 8284-8289.
- Gutjahr, C., Gobbato, E., Choi, J., Riemann, M., Johnston, M.G., Summers, W., Carbonnel, S., Mansfield, C., Yang, S.Y., Nadal, M. et al. 2015. Rice perception of symbiotic arbuscular mycorrhizal fungi requires the karrikin receptor complex. *Science* 350: 1521-1524.
- Iseki, M., Shida, K., Kuwabara, K., Wakabayashi, T., Mizutani, M., Takikawa, H., & Sugimoto, Y. 2018. Evidence for species-dependent biosynthetic pathways for converting carlactone to strigolactones in plants. *J Exp Bot.* 69: 2305-2318.
- Jiang, L., Liu, X., Xiong, G., Liu, H., Chen, F., Wang, L., Meng, X., Liu, G., Yu, H., Yuan, Y. et al. 2013. DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signaling in rice. *Nature* 504: 401-405.
- Kameoka, H., & Kyozyuka, J. 2015. Downregulation of rice DWARF 14 LIKE suppress mesocotyl elongation via a strigolactone independent pathway in the dark. *J. Genet. Genomics.* 20: 119-124.
- Kapulnik, Y., & Koltai, H. 2016. Fine-tuning by strigolactones of root response to low phosphate. *J Integr Plant Biol.* 58: 203-212.
- Lanfranco, L., Fiorilli, V., & Gutjahr, C. 2018. Partner communication and role of nutrients in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 220: 1031-1046.
- 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: 1581-601.

- Mori, N., Nomura, T. & Akiyama, K. 2020. Identification of two oxygenase genes involved in the respective biosynthetic pathways of canonical and non-canonical strigolactones in *Lotus japonicus*. *Planta* 251: 40.
- Morris, J.L., Puttick, M.N., Clark, J.W., Edwards, D., Kenrick, P., Pressel, S., Wellman, C.H., Yang, Z., Schneider, H., & Donoghue, P.C.J. 2018. The timescale of early land plant evolution. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 115: E2274-E2283.
- Moturu, T.R., Thula, S., Singh, R.K., Nodzynski, T., Vareková, R.S., Friml, J., & Simon, S. 2018. Molecular evolution and diversification of the SMXL gene family. *J Exp Bot*. 69: 367-2378.
- Nakamura, H., Xue, Y.L., Miyakawa, T., Hou, F., Qin, H.M., Fukui, K., Shim X., Ito, E., Ito, S. et al. 2013. Molecular mechanism of strigolactone perception by DWARF14. *Nat Commun*. 4: 2613.
- Nishiyama, T., Sakayama, H., de Vries, J., Buschmann, H., Saint-Marcoux, D., Ullrich, K.K., Haas, F.B., Vanderstraeten, L., Becker, D., Lang, D. et al. 2018. The Chara Genome: Secondary Complexity and Implications for Plant Terrestrialization. *Cell* 174: 448-464.
- Radhakrishnan, G.V., Kellers J., Rich, M.K., Vernié, T., Mbadinga, D.L., Vigneron, N., Cottret, L., Clemente, H.S., Libourel, C., Cheema, J. et al. 2020. An ancestral signalling pathway is conserved in plant lineages forming intracellular symbioses. *Nat. Plants* 6: 280–289.
- 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: 3143-3159.
- Scaffidi, A., Waters, M.T., Ghisalberti, E.L., Dixon, K.W., Flematti, G.R., & Smith, S.M. 2013. Carlactone-independent seedling morphogenesis in *Arabidopsis*. *Plant J*. 76:1-9.
- Seto, Y., Sado, A., Asami, K., Hanada, A., Umehara, M., Akiyama, K., & Yamaguchi, S. 2014. Carlactone is an endogenous biosynthetic precursor for strigolactones. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A*. 111: 1640–1645.
- Smith, S. E. & Read, D. J. 2008. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, Cambridge, Massachusetts.
- Song, X., Lu, Z., Yu, H., Shao, G., Xiong, J., Meng, X., Jing, Y., Liu, G., Xiong, G., Duan, J. et al. 2017. IPA1 functions as a downstream transcription factor repressed by D53 in strigolactone signaling in rice. *Cell Res*. 27: 1128-1141.
- Stanga, J.P., Morffy, N., & Nelson, D.C. 2016. Functional redundancy in the control of seedling growth by the karrikin signaling pathway. *Planta* 243: 1397-1406.
- Stanga, J.P., Smith, S.M., Briggs, W.R., & Nelson, D.C. 2013. *SUPPRESSOR OF MORE AXILLARY GROWTH2 1* controls seed germination and seedling development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*. 163: 318-30.
- Umehara, M., Hanada, A., Yoshida, S., Akiyama, K., Arite, T., Takeda-Kamiya, N., Magome, H., Kamiya, Y., Shirasu, K., Yoneyama, K. et al. 2008. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature* 455: 195–200.
- Wakabayashi, T., Hamana, M., Mori, A., Akiyama, R., Ueno, K., Osakabe, K., Osakabe, Y., Suzuki, H., Takikawa, H., Mizutani, M. et al. 2019. Direct conversion of carlactonoic acid to orobanchol by

- cytochrome P450 CYP722C in strigolactone biosynthesis. *Sci. Adv.* 5: eaax9067.
- Wakabayashi, T., Shida, K., Kitano, Y., Takikawa, H., Mizutani, M., & Sugimoto, Y. 2020. CYP722C from *Gossypium arboreum* catalyzes the conversion of carlactonoic acid to 5-deoxystrihol. *Planta* 18: 97.
- Walker, C.H., Siu-Ting, K., Taylor, A., O'Connell, M.J., & Bennett, T. 2019. Strigolactone synthesis is ancestral in land plants, but canonical strigolactone signaling is a flowering plant innovation. *BMC Biol.* 17: 70.
- Wang, L., Wang, B., Jiang, L., Liu, X., Li, X., Lu, Z., Meng, X., Wang, Y., Smith, S.M., & Li, J. 2015. Strigolactone signaling in *Arabidopsis* regulates shoot development by targeting D53-Like SMXL repressor proteins for ubiquitination and degradation. *Plant Cell* 27: 3128-3142.
- Wang, L., Wang, B., Yu, H., Guo, H., Lin, T., Kou, L., Wang, A., Shao, N., Ma, H., Xiong, G. et al. 2020. Transcriptional regulation of strigolactone signalling in *Arabidopsis*. *Nature* 583: 277-281
- Waters, M.T., Nelson, D.C., Scaffidi, A., Flematti, G.R., Sun, Y.K., Dixon, K.W., & Smith, S.M. 2012. Specialisation within the DWARF14 protein family confers distinct responses to karrikins and strigolactones in *Arabidopsis*. *Development* 39: 1285-1295.
- Waters, M. T., Gutjahr, C., Bennett, T. & Nelson, D.C. 2017. Strigolactone signaling and evolution. *Annu. Rev. Plant Biol.* 68: 291–322.
- Yao, R., Ming, Z., Yan, L., Li, S., Wang, F., Ma, S., Yu, C., Yang, M., Chen, L., Chen, L. et al. 2016. DWARF14 is a non-canonical hormone receptor for strigolactone. *Nature* 536: 469-473.
- Yoneyama, K., Mori, N., Sato, T., Yoda, A., Xie, X., Okamoto, M., Iwanaga, M., Ohnishi, T., Nishiwaki, H., Asami, T. et al. 2018. Yoneyama, K. et al. Conversion of carlactone to carlactonoic acid is a conserved function of MAX1 homologs in strigolactone biosynthesis. *New Phytol.* 218: 1522–1533.
- Yoneyama, K., Xie, X., Kim, H.I., Kisugi, T., Nomura, T., Sekimoto, H., Yokota, T., & Yoneyama, K. 2012. How do nitrogen and phosphorus deficiencies affect strigolactone production and exudation? *Planta* 235: 1197-207.
- Yoneyama, K., Xie, X., Kisugi, T., Nomura, T., & Yoneyama, K. 2013. Nitrogen and phosphorus fertilization negatively affects strigolactone production and exudation in sorghum. *Planta.* 2013 238: 885-894.
- 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. Exp. Bot.* 69: 2231–2239.
- Zhang, Y., van Dijk, A.D., Scaffidi, A., Flematti, G.R., Hofmann, M., Charnikhova, T., Verstappen, F., Hepworth, J., van der Krol, S., Leyser, O. et al. 2014. Rice cytochrome P450 MAX1 homologs catalyze distinct steps in strigolactone biosynthesis. *Nat Chem Biol.* 10: 1028-33.
- Zheng, J., Hong, K., Zeng, L., Wang, L., Kang, S., Qu, M., Dai, J., Zou, L., Zhu, L., Tang, Z. et al. 2020. Karrikin Signaling Acts Parallel to and Additively with Strigolactone Signaling to Regulate Rice Mesocotyl Elongation in Darkness. *Plant Cell* 32: 2780-2805.
- Zhou, F., Lin, Q., Zhu, L., Ren, Y., Zhou, K., Shabek, N., Wu, F., Mao, H., Dong, W., Gan, L. et al. 2013. D14-SCF(D3)-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signalling. *Nature* 504: 406-

410.