

doi: 10.3969/j.issn.0490-6756.2017.05.040

# 甘蓝型油菜独脚金内酯相关基因的克隆与表达分析

张璐, 宋验红, 解艳芳, 谢甜, 王茂林

(四川大学生命科学学院, 成都 610064)

**摘要:** 独脚金内酯(strigolactones, SLs)是一类新鉴定的植物激素,参与抑制茎分枝.采用同源克隆技术自甘蓝型油菜中得到了三个SLs相关基因,分别命名为*BnMAX4*, *BnMAX1*和*BnD14*,其CDS各长1707, 1593, 804bp,推测编码的蛋白质功能分别为 $\beta$ -类胡萝卜素加氧酶,细胞色素P450, $\alpha/\beta$ 水解酶. RT-qPCR表达分析显示在野生型甘蓝型油菜二叶及四叶一心期的各组织器官中,*BnMAX4*主要在二叶一心期的根中表达;*BnMAX1*无明显表达优势组织;*BnD14*在二叶一心期的叶中高表达.早胁迫及盐胁迫处理时*BnMAX4*的表达趋势为骤降;*BnMAX1*早胁迫处理时表达量降低,盐胁迫处理时先下降后上升,9 h后又下降;*BnD14*早胁迫处理时在3 h与12 h各有两个表达高点,盐胁迫处理时在3 h表达量最高.

**关键词:** 甘蓝型油菜; 独脚金内酯; 基因克隆; 表达分析; 早、盐胁迫

**中图分类号:** Q78      **文献标识码:** A      **文章编号:** 0490-6756(2017)05-1125-06

## Molecular cloning and expression analysis of strigolactones-related genes in *Brassica napus* L.

ZHANG Lu, SONG Yan-Hong, XIE Yan-Fang, XIE Tian, WANG Mao-Lin

(College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610064, China)

**Abstract:** Strigolactones(SLs) constitute the recently discovered group of plant hormones, they participate in inhibiting shoot branching. Three SLs-related genes were obtained from *Brassica napus* by homologous cloning, named *BnMAX4*, *BnMAX1*, *BnD14*; the length of CDS was 1707, 1593, 804 bp; the putative protein function was  $\beta$ -carotenoid oxygenase, cytochrome P450,  $\alpha/\beta$  hydrolase, respectively. Using roots, stems and leaves of wild type *B. napus* at two-euphylla one-bud and four-euphylla one-bud stage, expression of the three genes was analyzed by RT-qPCR, the results showed that *BnMAX4* mainly expressed in the roots at two-euphylla stage; *BnMAX1* didn't show expression advantage; *BnD14* significantly expressed in leaves at two-euphylla stage. Then expression of the three genes was analyzed under the drought and salt stress, the expression of *BnMAX4* suddenly decreased under both stress conditions. The expression of *BnMAX1* decreased under drought stress; under salt stress the expression decreased first and increased afterwards, after 9 h decreased again. The expression of *BnD14* showed two high peaks at 3 h and 12 h under drought stress; under salt stress the expression showed one high peak at 3 h.

**Keywords:** *Brassica napus*; Strigolactones; Gene cloning; Expression analysis; Drought/salt stress

收稿日期: 2016-03-30

基金项目: 国家科技支撑计划(2013BAD01B03); 四川省十二五油菜育种攻关项目(SN2011yzgg05); 国家"863"计划(2011AA10A10401)

作者简介: 张璐(1992-), 女, 山东荣成人, 硕士, 研究方向为分子进化. E-mail: scu-zl@foxmail.com

通讯作者: 王茂林. E-mail: mlwang@scu.edu.cn

## 1 引言

独脚金内酯(Strigolactones, SLs)最早被发现于植物根际分泌物中,能刺激寄生植物如 *Striga* 属的种子萌发<sup>[1]</sup>; 2005 年发现 SLs 能促进丛枝菌根(Arbuscular Mycorrhiza, AM)真菌的菌丝分枝以介导植物与 AM 的有益共生<sup>[2]</sup>; 2008 年 SLs 被证实能抑制茎分枝<sup>[3,4]</sup>, 从而被正式定为植物激素。

独脚金内酯属于萜类内酯,通用结构是三环内酯核心(ABC 环)通过烯醇醚桥连丁烯酸内酯环(D 环),其合成主要发生在根中,始于全反式- $\beta$ -胡萝卜素,经 D27 可逆异构化为 9-顺式- $\beta$ -胡萝卜素,再由类胡萝卜素裂解双加氧酶 CCD7 产生 9-顺式- $\beta$ -脱辅基-10'-胡萝卜素醛,由 CCD8 产生关键中产物 carlactone(CL)<sup>[5]</sup>,之后 CL 进一步氧化、闭环最终产生 SLs。SLs 的合成受生长素、脱落酸、土壤有效磷等影响<sup>[6]</sup>。

目前已知的独脚金内酯代谢途径主要来自于对四类植物的高分枝/分蘖突变体系统——拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) max (more axillary growth)、水稻(*Oryza sativa*) d (dwarf)、矮牵牛(*Petunia  $\times$  hybrida*) dad (decreased apical dominance)、豌豆(*Pisum sativum*) rms (ramosus) 的研究。以拟南芥和水稻为例,相关蛋白有合成途径的异构酶 D27、CCD7 MAX3/D17、CCD8 MAX4<sup>[7]</sup>/D10、细胞色素 P450 单加氧酶/CYP711A MAX1<sup>[8]</sup>,信号转导途径的受体/水解酶 D14<sup>[9]</sup>、F-box 蛋白 MAX2/D3、阻遏蛋白 D53<sup>[10,11]</sup>/SMXLs 等<sup>[6]</sup>。

分枝是植物株型决定的重要因素,生理上主要由生长素、独脚金内酯和细胞分裂素三类激素调节<sup>[12]</sup>。独脚金内酯的分枝抑制作用主要通过两种方式实现:一种是在水稻、豌豆中通过 TCP 转录因子 OsTB1/PsBRC1 在 SLs 下游作用抑制腋芽外生;另一种是在拟南芥中 SLs 触发茎木质部薄壁细胞质膜上的生长素外运载体 PIN1 快速移动来减少 PAT(生长素极性运输)<sup>[12]</sup>。适度减少分枝有利于作物农机收割。

独脚金内酯在油菜中的研究还不多,本文以甘蓝型油菜为研究对象,对 SLs 相关基因进行了初步克隆及表达分析,并对干旱与盐胁迫响应进行分析,为将来 SLs 在油菜控制分枝与抗非生物胁迫方面的作用与利用的研究提供一定基础理论参考。

## 2 材料与方法

### 2.1 材料

甘蓝型油菜野生型 3529 种子由四川大学生命科学学院油菜课题组提供,种植后取所需生长期的相应组织器官,液氮速冻后-80℃保存备用。

### 2.2 方法

2.2.1 RNA 提取和 cDNA 合成 RNA 提取使用 OMEGA 公司的 E. Z. N. A. Plant RNA Kit,材料为二叶一心期的整株野生型甘蓝型油菜,反转录使用 TransGen 公司的 *TranScript One-Step gDNA Removal and cDNA Synthesis SuperMix*。

2.2.2 引物设计与全长 CDS 的克隆 *B. napus* (AACC, n=19)及近缘种 *B. rapa* (AA, n=10), *B. oleracea* (CC, n=9) 已完成全基因组测序,公布数据库各为 Brassica napus Genome Resources, BRAD, Bolbase, 与拟南芥基因库 TAIR 进行 BLAST 比对后找到相似同源基因后,根据 DNA 序列用 Oligo7.37 设计引物(表 1),PCR 反应使用 TransGen 公司的 *TansStart FastPfu DNA Polymerase*,体系 50 $\mu$ L,反应程序各为 95℃ 预变性 2min;95℃ 变性 20s,55℃ (*BnMAX4*) /51℃ (*BnMAX1*, *BnD14*) 退火 20s,72℃ 延伸 30s (*BnMAX4*, *BnMAX1*) / 1min(*BnD14*),40 个循环;72℃ 再延伸 5min。PCR 产物进行 1.0% 琼脂糖凝胶电泳,用 Bio-Rad Image Lab 凝胶成像系统观察结果。PCR 反应液经 TIANGEN 公司的通用型 DNA 纯化回收试剂盒纯化后与 TransGen 公司的 *pEASY-Blunt Simple* 克隆载体连接,转化 *Trans-T1* 感受态细胞,涂于加入了 IPTG 和 X-gal、含卡那霉素的 LB 平板上培养过夜。挑选白色克隆进行菌液 PCR,阳性克隆送至华大基因公司测序。

2.2.3 序列分析与进化树构建 将测得序列用 DNAMAN8 初步分析,与前期 BLAST 得到的同源序列进行核苷酸与氨基酸比对。通过 ExPASy 里的 ProtParam 对蛋白质进行分子量、氨基酸组成和等电点等基本性质分析;用 InterPro Scan 5 搜索结构域;用 SignalP 4.1 进行信号肽预测分析;用 TargetP 预测亚细胞定位。将蛋白质序列在 NCBI 用 tblastn 2.3.0+(E 值<0.001, nr/nt 库)搜索同系核苷酸序列,用 MEGA6.06 以 ClustalW 算法绘制 NJ 系统进化树。

2.2.4 二苗期各组织的基因表达分析 相同种植条件下,各取生长至二叶一心期、四叶一心期的数

株野生型甘蓝型油菜的根、茎、叶, 提取 RNA 进行 RT-qPCR. 用 Oligo7. 37 设计特异定量引物 (表 1), 内参基因为  $\beta$ actin (GenBank 登录号 AF111812). 试剂采用 TransGen 公司的 *Trans-Start Tip Green qPCR SuperMix*, 20 $\mu$ L 反应体系为 2 $\times$ qPCR SuperMix 10 $\mu$ L, 模板 1 $\mu$ L, 10 $\mu$ M 引物各 0. 4 $\mu$ L, 加 ddH<sub>2</sub>O 补足. 仪器为 Bio-Rad CFX96, PCR 程序为 94 $^{\circ}$ C 30s; 94 $^{\circ}$ C 5s, 56 $^{\circ}$ C (*BnMAX4*, *BnD14*) / 55 $^{\circ}$ C (*BnMAX1*) 30s 采集信号, 40 个循环. 实验重复三次, 用  $\Delta\Delta$ Ct 法计算相对表达量, 用 OriginPro 8. 5 绘图.

表 1 *BnMAX4*, *BnMAX1*, *BnD14* 基因克隆及 qPCR 引物

Tab. 1 Primers for cloning and qPCR of *BnMAX4*, *BnMAX1*, and *BnD14* genes

引物名称 Primer name	引物序列 Primer sequence(5'→3')
<i>BnMAX4</i> -F	ATGGCTTCGTTGATCACAGCCAA
<i>BnMAX4</i> -R	TCAGTGCTTGGGGATCCAGCAA
<i>BnMAX1</i> -F	ATGAAGACGCAACATTTATGCTGG
<i>BnMAX1</i> -R	TTAGAATCTTTTGATGGCTCTGAG
<i>BnD14</i> -F	ATGAGTCAACACAACATCCTCG
<i>BnD14</i> -R	TCACCGAGGAAGTGCACG
<i>BnMAX4</i> -qF	CCGTCTCCACACATTACGTTTC
<i>BnMAX4</i> -qR	TCCAGTTTCCCGTACTTGC
<i>BnMAX1</i> -qF	AACCGCTATGCCTCTTGTTG
<i>BnMAX1</i> -qR	AACTACTACTCAATGGTTGCCTC
<i>BnD14</i> -qF	TTTCTGTTCCTGCTTCGGTG
<i>BnD14</i> -qR	CACTAAGATGCGGCAAATGACC
<i>Bn<math>\beta</math>actin</i> -qF	TCTTCCTCACGCTATCCTCCG
<i>Bn<math>\beta</math>actin</i> -qR	AGCCGTCTCCAGCTCTTGC

2. 2. 5 早胁迫和盐胁迫下的基因表达分析 早胁迫用含 20% (m/v) PEG 的 1/2 Hoagland 溶液模拟, 盐胁迫用含 200 $\mu$ M NaCl 的 1/2 Hoagland 溶液处理. 取数株生长至四叶一心期的植株, 放入光照培养箱中 (培养条件为 24 $^{\circ}$ C, 16 h 光 8 h 暗) 缓苗处理两天后移入胁迫溶液, 于胁迫 0、3、6、9、12、24、48 h 时各取若干整株样品, 提取 RNA 进行 RT-qPCR.

### 3 结果与分析

#### 3. 1 全长 CDS 的克隆与序列分析

以野生型甘蓝型油菜 cDNA 为模板扩增, 得到若干片段 (图 1), 测序后命名, 结果各为 *BnMAX4* 长 1707bp, 与 *BnaA01g04140D* 相似度 98. 77%, 与 *AT4G32810* 相似度 88. 54%; *Bn-*

*MAX1* 长 1593bp, 与 *BnaC03g26960D* 相似度 99. 75%, 与 *AT2G26170* 相似度 88. 65%; *BnD14* 长 804bp, 与 *Bra036416* 相似度 99. 00%, 与 *AT4G32810* 相似度 83. 96%.

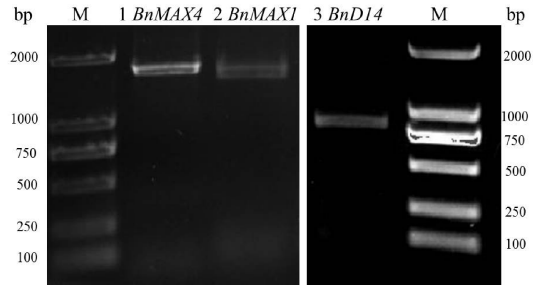


图 1 *BnMAX4*, *BnMAX1*, *BnD14* 基因全长 CDS 的扩增

M. DL2000; 1-3. 以野生型植株 cDNA 为模板的扩增产物  
Fig. 1 Amplification of the full-length CDS of *BnMAX4*, *BnMAX1*, and *BnD14* genes

M. DL2000; 1-3. PCR products with cDNA of wild-type plants as template

#### 3. 2 蛋白质及系统进化分析

*BnMAX4* 所编码蛋白含 568 个氨基酸, 分子量 63886. 9Da, pI 理论值 7. 36, 为亲水性蛋白; 属  $\beta$ -类胡萝卜素加氧酶家族; 无信号肽; 定位于叶绿体 (可信度 2 级). *BnMAX1* 所编码蛋白含 530 个氨基酸, 分子量 60351. 4Da, pI 理论值 9. 24, 为亲水性蛋白; 属细胞色素 P450, E class, group I 家族; 无信号肽; 定位于分泌途径 (可信度 2 级). *BnD14* 所编码蛋白含 267 个氨基酸, 分子量 29462. 7Da, pI 理论值 5. 33, 为疏水性蛋白; 含  $\alpha/\beta$  水解酶 fold 1 结构域; 无信号肽; 不属于叶绿体、线粒体及分泌途径 (可信度 3 级). 对自 GenBank 搜索到的来自不同物种的基因翻译为氨基酸序列后进行同源性聚类分析, 绘制的进化树见图 2. 很明显甘蓝型油菜的三个基因与同属十字花科的拟南芥的亲缘关系近, 聚在同一分支上; 而与单子叶植物水稻、玉米等亲缘关系较远, 分支相隔也较远. 比较三种基因的碱基替换率可看出 *D14* 相对更保守.

#### 3. 3 在二苗期各组织中的表达分析

由图 3A, *BnMAX4* 主要在二叶一心期的根中表达, 其次是四叶一心期的根及两时期的茎, 叶中表达量极低; 由图 3B, *BnMAX1* 无明显表达优势组织, 在二叶一心期的叶中表达水平稍高, 二叶期整体高于四叶期; 由图 3C, *BnD14* 明显在二叶一心期的叶中高表达, 其次是四叶一心期的叶, 其他组织、时期低表达.

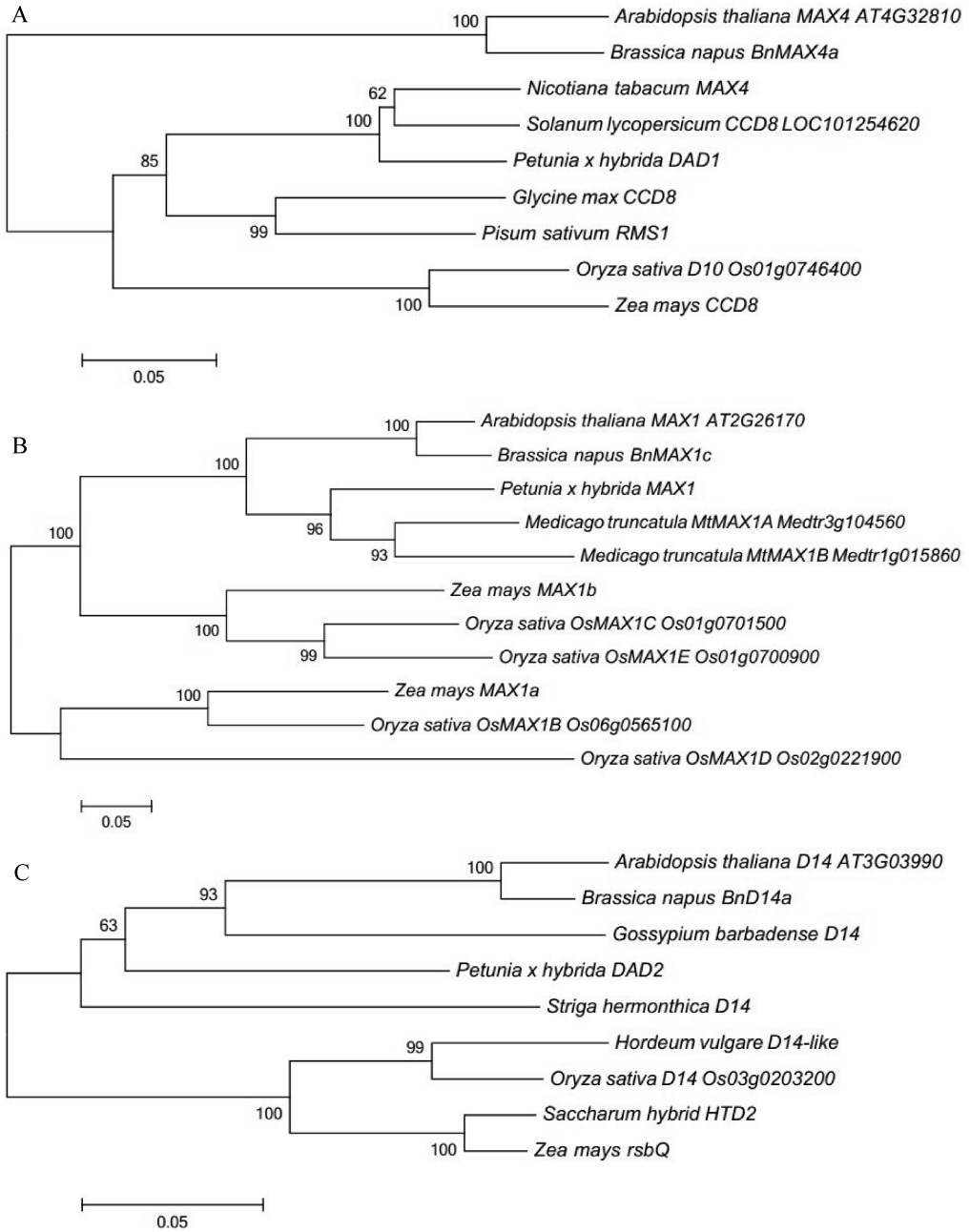


图 2 *BnMAX4*(A), *BnMAX1*(B), *BnD14*(C)的系统进化树分析

标尺上数字代表碱基的替换率;分支上的数字代表 Bootstrap 验证中基于 1000 次的重复该节点可信度

Fig. 2 Phylogenetic tree analysis of *BnMAX4*(A), *BnMAX1*(B), *BnD14*(C)

The numbers in the ruler indicated the substitution rate of base; The numbers on the branches mean the reliability percent of bootstraps value based on 1000 replications

### 3.4 在旱、盐胁迫下的表达分析

由图 4A, *BnMAX4* 在两胁迫处理下 3 h 时骤降,之后维持低表达量. 由图 4B, *BnMAX1* 在旱胁迫处理下 3 h 表达量下降,之后维持;在盐胁迫处理下表达量在 3 h 降到最低点,之后至 9 h 回升,随后又呈现出下降趋势. 由图 4C, *BnD14* 在旱胁迫处理下呈两轮先升再降趋势,两个高值点依次为 12 h 和 3 h;在盐胁迫处理下在 3 h 达最高值后下

降,9~24 h 略有回升至 6 h 的水平之后下降.

## 4 讨论

独脚金内酯(SLs)作为一类重要的植物激素参与植物发育上的多重调节,包括建立根际寄生、共生关系,及以抑制分枝为典例的对株型的调整. 目前在拟南芥中已研究的相关基因有 *MAX3*, *MAX4*, *MAX1*, *AtD14* 和 *MAX2* 等. 本文选取同

属十字花科的重要油料作物甘蓝型油菜, 对 *BnMAX4*, *BnMAX1*, *BnD14* 进行了克隆及简单的表达分析. 三个基因与拟南芥中相关基因的同源性高, 分别编码 CCD8, CYP711A,  $\alpha/\beta$  水解酶. *Bn-*

*MAX4* 主要在根中(尤其在二叶一心期)表达, *BnMAX1* 无明显时期、器官表达优势, *BnD14* 明显在二叶一心期的叶中高表达. 三者有二叶一心期的表达量均高于四叶一心期.

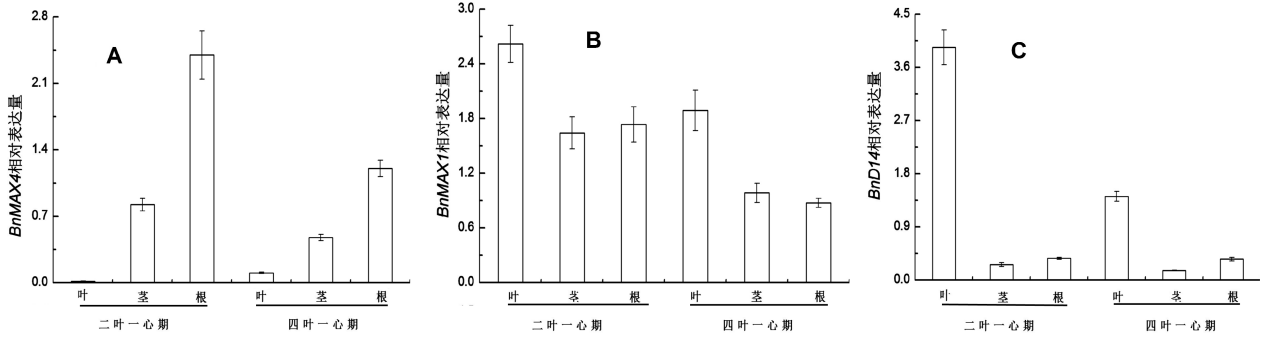


图 3 *BnMAX4*(A), *BnMAX1*(B), *BnD14*(C) 在二叶一心期、四叶一心期野生型甘蓝型油菜根、茎、叶中的基因表达  
Fig. 3 Gene expression of *BnMAX4*(A), *BnMAX1*(B), *BnD14*(C) in roots, stems and leaves of wild type *Brassica napus* at two-euphylla one-bud and four-euphylla one-bud stage

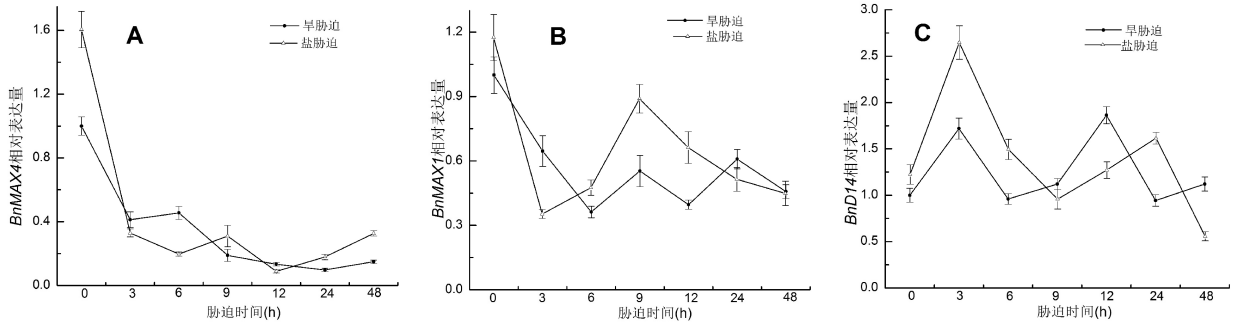


图 4 *BnMAX4*(A), *BnMAX1*(B), *BnD14*(C) 在胁迫下的基因表达  
Fig. 4 Gene expression of *BnMAX4*(A), *BnMAX1*(B), *BnD14*(C) under stress

*MAX4* 定位于质体, 拟南芥中 *MAX4* 在根尖、成熟花的花柱和柱头、角果中表达水平高, 在芽周围结组织中表达水平低, 芽中无表达<sup>[7]</sup>. *MAX4* 作为 CCD8 催化产生 CL 的确切机制仍不明, 推测其催化一系列反应组合, 包括顺反异构化、反复氧化及分子内重排(类 Baeyer-Villiger 式)<sup>[5]</sup>. *MAX1* 含内质网膜锚, 拟南芥中 *MAX1* 在维管相关组织及叶、花的腋区广泛表达, 根中仅在分化区之上的中柱检出<sup>[8]</sup>. *MAX1* 能将 CL 变为 carlactonic acid (CLA), CLA 进一步被未知酶甲基化形成 SL-like 化合物 MeCLA<sup>[13]</sup>. 水稻中 *D14* 在叶、茎、腋芽木质部周围的薄壁细胞中表达<sup>[9]</sup>. *D14* 蛋白能将人造 SLs 类似物 GR24 水解, 拟南芥 *D14* 晶体结构解析证实了它存在能容纳并水解 SLs 的催化空腔, 水解酶活性由保守的催化三联体 S-H-D (Ser-His-Asp) 介导<sup>[14]</sup>. 推测 SLs 结合 *D14* 的活性位点或 SLs 的水解导致构型发生变化, 使 *D14*-SLs 复合物能与 *MAX2* 互作, 在水稻中建立的一个模型是 *D3*

依赖 SLs 与 *D14* 互作, 阻遏蛋白 *D53* 经由 SCF<sup>D3</sup> 复合物被泛素化降解<sup>[16,17]</sup>.

在独脚金内酯与非生物胁迫的相关性上, Bu 等人的研究显示拟南芥 *max2* 突变体对早胁迫高度敏感, 比野生型蒸发更多水, 角质层更薄、气孔闭度不足, 对 ABA 响应基因的诱导减少; 但合成突变体 *max1*, *max3*, *max4* 对旱不敏感(无表型), 暗示 SLs 不参与旱响应途径<sup>[15]</sup>. 而 Ha 等人的研究表明拟南芥 *max3*, *max4* 突变体对旱、盐胁迫敏感, 有更高的气孔密度、气孔关闭延缓; 外施 GR24 能恢复突变体的旱敏感性, 也能提高野生型的耐旱性, 推测 SLs 在响应旱、盐胁迫时起正调控作用<sup>[16]</sup>. 两者相反的数据有待进一步研究, 另外在豆科模式植物百脉根 (*Lotus japonicus*) 中发现 SLs 缺陷株在正常及渗透胁迫条件下气孔导度增加, 抗旱性受损, 响应脱落酸的气孔关闭更慢; 渗透胁迫使野生型百脉根根组织及渗出物中的 SLs 浓度迅速大幅下降, 这是通过作用于合成及载体编码基因

的转录实现的<sup>[27]</sup>. 而本文的结果是早、盐胁迫处理 3 h 时, 合成基因 *BnMAX4*, *BnMAX1* 表达下降 (与 Ha 等的 qPCR 结果相反, 但与 Liu 等的的数据相似), 受体基因 *BnD14* 表达上升, 表明 SLs 相关基因与早、盐胁迫响应相关, 且反应较快, 但 SLs 合成能力可能降低了. 需要注意的是, 甘蓝型油菜作为异源四倍体, 一个基因可能还有其它同功等位基因; 本研究用的是四叶一心期整株进行胁迫, 此生长期的三个 SLs 相关基因表达量已经较低 (见图 3), 可能原因之一是 SLs 已不是起主要作用的植物激素, 但更有可能在四叶一心期还有其它的冗余基因高水平表达。

总之, 独脚金内酯可能与非生物胁迫有关. 目前关于 SLs 途径的了解仍处于基础探索阶段, SLs 的大量相关基因有待鉴定并进行功能研究, 挖掘潜在的实用可能。

#### 参考文献:

- [1] Cook C E, Whichard L P, Turner B, *et al.* Germination of Witchweed (*Striga lutea* Lour.): Isolation and Properties of a Potent Stimulant [J]. *Science*, 1966, 154: 1189.
- [2] Akiyama K, Matsuzaki K, Hayashi H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Nature*, 2005, 435: 824.
- [3] Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewer P B, *et al.* Strigolactone inhibition of shoot branching [J]. *Nature*, 2008, 455: 189.
- [4] Umehara M, Hanada A, Yoshida S, *et al.* Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones [J]. *Nature*, 2008, 455: 195.
- [5] Alder A, Jamil M, Marzorati M, *et al.* The path from  $\beta$ -carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone [J]. *Science*, 2012, 335: 1348.
- [6] Al-Babili S, Bouwmeester H J. Strigolactones, a novel carotenoid-derived plant hormone [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2015, 66: 161.
- [7] Sorefan K, Booker J, Haurogne K, *et al.* *MAX4* and *RMS1* are orthologous dioxygenase-like genes that regulate shoot branching in *Arabidopsis* and pea [J]. *Genes Dev*, 2003, 17: 1469.
- [8] Booker J, Sieberer T, Wright W, *et al.* *MAX1* encodes a cytochrome P450 family member that acts downstream of *MAX3/4* to produce a carotenoid-derived branch-inhibiting hormone [J]. *Dev Cell*, 2005, 8: 443.
- [9] Arite T, Umehara M, Ishikawa S, *et al.* *d14*, a strigolactone-insensitive mutant of rice, shows an accelerated outgrowth of tillers [J]. *Plant Cell Physiol*, 2009, 50: 1416.
- [10] Jiang L, Liu X, Xiong G, *et al.* *DWARF 53* acts as a repressor of strigolactone signalling in rice [J]. *Nature*, 2013, 504: 401.
- [11] Zhou F, Lin Q, Zhu L, *et al.* *D14-SCF<sup>D53</sup>*-dependent degradation of *D53* regulates strigolactone signalling [J]. *Nature*, 2013, 504: 406.
- [12] Janssen B J, Drummond R S, Snowden K C. Regulation of axillary shoot development [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2014, 17: 28.
- [13] Abe S, Sado A, Tanaka K, *et al.* Carlactone is converted to carlactonoic acid by *MAX1* in *Arabidopsis* and its methyl ester can directly interact with *AtD14* in vitro [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 18084.
- [14] Kagiya M, Hirano Y, Mori T, *et al.* Structures of *D14* and *D14L* in the strigolactone and karrikin signaling pathways [J]. *Genes Cells*, 2013, 18: 147.
- [15] Bu Q, Lv T, Shen H, *et al.* Regulation of drought tolerance by the F-box protein *MAX2* in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2014, 164: 424.
- [16] Ha C V, Leyva-Gonzalez M A, Osakabe Y, *et al.* Positive regulatory role of strigolactone in plant responses to drought and salt stress [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 851.
- [17] Liu J, He H, Vitali M, *et al.* Osmotic stress represses strigolactone biosynthesis in *Lotus japonicus* roots: exploring the interaction between strigolactones and ABA under abiotic stress [J]. *Planta*, 2015, 241: 1435.