

## 荔枝分枝调控基因 *LcSMXL7* 的鉴定及功能分析

王 弋<sup>1</sup>, 付灯恩<sup>2</sup>, 董 晨<sup>1</sup>, 郑雪文<sup>1</sup>, 李伟才<sup>1\*</sup>

1. 中国热带农业科学院南亚热带作物研究所/农业农村部热带果树生物学重点实验室, 广东湛江 524091; 2. 云南农业大学热带作物学院, 云南普洱 665099

**摘 要:** 荔枝是华南地区最具特色的水果之一, 目前我国荔枝栽培面积约 53 万  $\text{hm}^2$ , 产量 230 万 t。荔枝花序呈聚伞花序圆锥状排列, 分枝数量过多会消耗树体大量营养, 影响荔枝坐果。SUPPRESSOR OF MAX2 1-LIKE 7 (SMXL7) 是独脚金内酯信号途径的重要组分, 是具有抑制子和转录因子双重功能的新型抑制子, 参与调控植物的分枝发育。为了鉴定荔枝花穗分枝发育的调控基因, 本研究以‘妃子笑/怀枝’砧穗组合荔枝结果树花穗为试材, 利用 RNA-seq 数据克隆荔枝 SMXL7 基因家族成员 *LcSMXL7*, 并对其基因序列、理化性质、保守结构域、进化关系、组织表达特异性, 基因功能及亚细胞定位进行分析。分析结果显示, 该基因 ORF 全长 3408 bp, 编码 1135 个氨基酸; 编码蛋白含有 2 个 Clp 结构域和 1 个 AAA\_2 结构域; 在茎、种子和叶片中表达较高, 在花穗、雄花和果皮中表达次之, 而在雌花、果肉和根中的表达最低; *LcSMXL7* 的分子式为  $\text{C}_{5429}\text{H}_{8632}\text{N}_{1530}\text{O}_{1715}\text{S}_{38}$ , 理论相对分子质量 (Mw) 为 123.99 kDa, 理论等电点 (pI) 约为 5.96, 蛋白脂溶指数为 83.74, 蛋白不稳定指数为 46.38, 亲水性平均系数为 -0.305, 与来自木本果树甜橙和杧果的 SMXL7 蛋白的关系较近, 亚细胞定位在细胞核; 在拟南芥中过表达 *LcSMXL7* 可显著提高拟南芥的分枝数量。推测 *LcSMXL7* 可作为转录因子参与基因表达调控, 该研究为进一步探索 *LcSMXL7* 调控荔枝花穗发育的分子机制奠定了基础。

**关键词:** 荔枝; *LcSMXL7*; 分枝; 独脚金内酯; 生物信息学

中图分类号: S667.1 文献标识码: A

## Identification and Functional Analysis of Litchi Branching Regulator *LcSMXL7*

WANG Yi<sup>1</sup>, FU Dengen<sup>2</sup>, DONG Chen<sup>1</sup>, ZHENG Xuewen<sup>1</sup>, LI Weicai<sup>1\*</sup>

1. South Subtropical Crop Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences / Key Laboratory of Tropical Fruit Biology, Ministry of Agriculture & Rural Affairs, Zhanjiang, Guangdong 524091, China; 2. College of Tropical Crops, Yunnan Agricultural University, Pu'er, Yunnan 665099, China

**Abstract:** Litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) is one of the most distinctive fruits in South China and is one of the pillar industries of rural economy in South China. At present, the cultivated area of litchi in China is more than 533 000  $\text{hm}^2$  and the output is more than 2.3 million tons, accounting for more than 80% of the total cultivated area and more than 65% of the total output in the world. The panicle of litchi is paniculate, terminal, generally composed of cymes, with a length of 10–40 cm and 200–1500 florets. Excessive number of florets will consume tree nutrition and affect litchi fruit setting. Therefore, reducing the number of florets by regulating branches is an effective measure to improve fruit setting. SUPPRESSOR OF MAX2 1-LIKE 7 (SMXL7) is an important component of strigolactone signaling pathway and a new inhibitor with dual functions. SMXL7 is involved in leaf morphology regulating and branch development in *Arabidopsis* and rice. In order to identify the regulatory factors involved in the panicle branch development in litchi, *LcSMXL7* the homologous of arabidopsis SMXL7 was cloned, the sequence of *LcSMXL7* was obtained from RNA-seq data and the

收稿日期 2022-06-07; 修回日期 2022-07-08

基金项目 海南省自然科学基金青年基金项目 (No. 320QN321); 广东省自然科学基金-青年提升项目 (No. 2023A1515030266); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (No. 1630042022004)。

作者简介 王 弋 (1985—), 男, 助理研究员, 研究方向: 荔枝花穗发育调控。\*通信作者 (Corresponding author): 李伟才 (LI Weicai), E-mail: lwc-619@163.com。

gene sequence, physicochemical properties, evolutionary relationships, conserved domain, tissue expression pattern, subcellular localization and gene function were analyzed. The open reading frame of *LcSMXL7* was 3408 bp length, encoding 1135 amino acids. *LcSMXL7* protein contained two CLP domains and one AAA\_2 domain. The molecular formula, molecular weight and theoretical isoelectric point of *LcSMXL7* was  $C_{5429}H_{8632}N_{1530}O_{1715}S_{38}$ , 123.99 kDa and 5.96. The Instability index, aliphatic index and grand average of hydropathicity of *LcSMXL7* was 46.38, 83.74 and -0.305, respectively. *LcSMXL7* was highly expressed in stems, seeds and leaves, followed by panicle, male flowers and pericarps, while the expression was low in female flowers, pulp and roots. Phylogenetic tree analysis showed that *LcSMXL7* was closely related to SMXL7 protein from woody fruit trees sweet orange and mango. Subcellular localization analysis showed that *LcSMXL7* was located in the nucleus, suggesting that it may participate in the regulation of gene expression as a transcription factor. Transgenic results showed that overexpression of *LcSMXL7* in *Arabidopsis* could significantly increase the number of branches, indicating that *LcSMXL7* could positively regulate the development of branches in *Arabidopsis*. We clarified the *LcSMXL7* protein characteristics, tissue expression pattern, evolutionary relationships, conserved domain, subcellular localization and gene function, which would build a foundation for elucidating the molecular mechanism of *LcSMXL7* in branch development.

**Keywords:** litchi; *LcSMXL7*; branch; strigolactone; bioinformatics

**DOI:** 10.3969/j.issn.1000-2561.2023.03.001

独脚金内酯 (strigolactones, SLs) 属于倍半萜烯型化合物, 是一类新型植物激素<sup>[1-2]</sup>。1966 年, COOK 等<sup>[3]</sup>最先在棉花根系分泌物中发现一种可在激素水平可诱导独脚金种子萌发的物质, 此后 BUTLER<sup>[1]</sup>根据该物质的功能特点将其命名为独脚金内酯。除了诱导独脚金种子萌发, 独脚金内酯还可促进与植物根系共生的丛枝菌根真菌的菌丝分枝形成<sup>[4]</sup>。近年来的研究表明独脚金内酯可作为信号物质在植物体内移动并抑制植物侧枝的形成<sup>[5-6]</sup>。

随着不同物种中一系列独脚金内酯不敏感突变体的鉴定, 独脚金内酯信号转导途经的重要组分也相继被克隆<sup>[7-10]</sup>。进一步通过遗传、生化及酶学分析, 科学家发现独脚金内酯具有独特的信号转导过程<sup>[11-14]</sup>。目前的研究结果表明独脚金内酯信号具有“底物-酶-配体-受体”这一植物激素识别新机制, 独脚金内酯受体 AtD14 既可作为酶催化 SL 的水解反应, 又可作为受体感知 SL 信号<sup>[13]</sup>。独脚金内酯被受体 AtD14 识别并被 AtD14 催化中心水解为活性分子 CLIM, 之后 AtD14 与 CLIM 发生共价结合诱导 AtD14 蛋白构象发生转变并与 F-box 蛋白 MAX2 结合, 形成 SCF 复合体<sup>[11-12]</sup>, 诱导 D53/SMXL 发生泛素化修饰介导的蛋白降解, 从而抑制植物分枝<sup>[12]</sup>。D53/SMXL 作为独脚金内酯的重要组分, 被认为是具有抑制子和转录因子双重功能的新型抑制子, 可通过直接结合 DNA 调控基因的表达。拟南芥中, 过表达 SMXL6/7/8 可显著增加分枝数<sup>[14-15]</sup>。

研究表明, 荔枝花穗分枝数量与花量密切相

关, 分枝数量多对应的花量也大, 但目前对荔枝花穗分枝发育机制的研究较少。为了明确荔枝花穗发育的分子机制, 鉴定参与荔枝花穗分枝调控的基因, 本研究以分枝调控因子 *LcSMXL7* 为研究对象, 通过生物信息学分析、组织特异性表达及异源转基因等研究明确其功能, 并为开发荔枝花穗分枝调控技术提供基因资源。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

本研究于 2020 年开展, 荔枝 (*Litchi chinensis* Sonn.) 材料来自南亚热带作物研究所荔枝试验基地。选取 12 a 树龄、树势健壮的‘妃子笑/黑叶’砧穗组合荔枝结果树。拟南芥 Col-0 用于分析 *LcSMXL7* 功能 (拟南芥研究中标准的野生型)<sup>[16]</sup>, 本氏烟草用于分析亚细胞定位。

### 1.2 方法

1.2.1 *LcSMXL7* 生物信息学分析 利用 NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/orffinder/>) 的 Open Reading Frame Finder 在线软件分析 *LcSMXL7* 的开放阅读框及编码蛋白。蛋白生理生化性质利用在线网站 ExPASy 站点工具 ProtParam 分析。利用 MEGA 6 软件中的 Neighbor-joining 工具构建 *LcSMXL7* 蛋白序列的系统发育树, Bootstrap 检验的重复值设置为 1000。

1.2.2 *LcSMXL7* 的克隆及过表达载体构建 利用 SDS/酚法提取荔枝总 RNA, 利用全式金公司的 TransScript One-Step RT-PCR SuperMix 试剂盒合成 cDNA 第一链。基于 RNA-seq 获得的 *LcSMXL7*

序列设计引物,上游引物为 *LcSMXL7F*: TcatttgagaggacaggtaccATGGAAGTGGGTCAGGCTC, 下游引物为 *LcSMXL7R*: AGGTCGACTCTAGAGGATCCCCTTAAAGTGACCAGTTCATC。将 PCR 产物进行电泳,切下目的条带后利用全式金 Easy-Pure<sup>®</sup> Quick Gel Extraction Kit 试剂盒进行胶回收。随后利用全式金公司 pEASY-Uni Seamless Cloning and Assembly Kit 试剂盒,将片段克隆至 pCAMBIA2300 载体,获得过表达载体。

**1.2.3 荧光定量 PCR 分析** 利用 SDS/酚法提取荔枝根、茎、叶、花、果皮等部位总 RNA,利用全式金公司的 TransScript One-Step RT-PCR SuperMix 试剂盒合成 cDNA 第一链。荧光定量 PCR 引物为 *LcSMXL7RTF*: GGAACGGGCTCATCA-TCAAC, *LcSMXL7RTR*: TGAAGGCCAGCAAC-AATGAC。内参所用引物为 *LcActinF*: AGTTTGG-TTGATGTGGGAGAC, *LcActinR*: TGGCTGAAC-CCGAGATGAT。

**1.2.4 亚细胞定位** 亚细胞定位载体构建所用引物为 *LcSMXL7GFPF*: tcatttgagaggacaggtacc-ATGCCTACGCCGGTAGCCG, *LcSMXL7GFPR*: CTCACCATTCTAGAGGATCCCCAACTCAGGACGATTTTGG, 去除终止子密码子。采用化学转化法将已构建好的 pCAMBIA2300-*LcSMXL7-GFP* 载体转入农杆菌,随后将农杆菌侵染本氏烟草叶片。3 d 后剪下叶片侵染区域并置于激光共聚焦下观察荧光信号。

## 2 结果与分析

### 2.1 *LcSMXL7* 的基因序列及理化特性分析

利用 RNA-seq 的注释结果 (NCBI 序列号为 SRX2336010), 分析 SUPPRESSOR OF MAX2 1-LIKE 7 (SMXL7) 基因家族成员, 鉴定到一个 *LcSMXL7* 成员。该基因 CDS 长度为 3408 bp, 编码 1135 个氨基酸; SMXL7 具有 2 个 Clp 结构域和 1 个 AAA\_2 结构域 (图 1)。Clp 结构域具有分子伴侣功能, AAA\_2 结构域是 ATP 的结合和水解位点, 具有 ATPase 活性。



图 1 *LcSMXL7* 蛋白保守结构域分析  
Fig. 1 Conserved domains of *LcSMXL7*

理化性质分析表明, *LcSMXL7* 的分子式为  $C_{5429}H_{8632}N_{1530}O_{1715}S_{38}$ , 理论相对分子质量 (Mw)

为 123.99 kDa。理论等电点 (pI) 约为 5.96, 其中带负电荷的氨基酸残基 (Asp + Glu) 137 个, 占总数的 12.1%, 带正电荷的氨基酸残基 (Arg + Lys) 122 个, 占总数的 10.8%。*LcSMXL7* 蛋白脂溶指数为 83.74, 亲水性平均系数为 -0.305, 说明其为亲水性脂溶蛋白。该蛋白的蛋白不稳定指数为 46.38, 说明其稳定性较低。

### 2.2 *LcSMXL7* 组织表达特异性分析

qRT-PCR 分析结果表明, 在各个组织和器官中均可检测到 *LcSMXL7* 表达, 但表达水平存在一定差异, 其中在茎和种子中表达水平较高, 其次为叶片、花穗、雄花和果皮, 而在雌花、果肉和根中的表达水平较低 (图 2)。分析结果说明该基因可能在茎和种子中起到重要作用, 这与独脚金内酯参与调控拟南芥分枝和种子萌发的研究结论相一致。

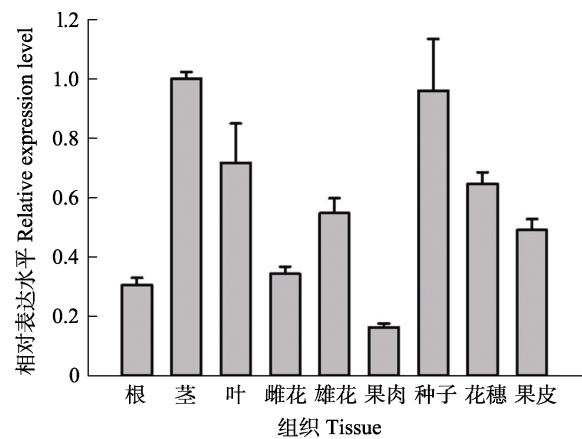


图 2 *LcSMXL7* 在不同器官中的表达

Fig. 2 Expression profiles of *LcSMXL7* in different organs

### 2.3 *LcSMXL7* 系统发育树分析

在 NCBI 数据库中下载甜橙 [*Citrus sinensis* (L.) Osbeck]、芒果 (*Mangifera indica* L.)、锦葵 (*Herrania umbratica*)、可可 (*Theobroma cacao*)、榴莲 (*Durio zibethinus* Murr.)、木本棉 (*Gossypium arboreum* Linn.)、木槿 (*Hibiscus syriacus* Linn.)、普通核桃 (*Juglans regia* L.)、白栎 (*Quercus lobata* Hance.)、毛果杨 (*Populus trichocarpa* Phr.)、麻风树 (*Jatropha curcas* L.)、蓖麻 (*Ricinus communis*)、橡胶树 (*Hevea brasiliensis*) 及木薯 (*Manihot esculenta* Crantz.) 等物种的 SMXL7 蛋白序列。对不同物种的 SMXL7 蛋白序列作系统发育树的分析的结果显示, *LcSMXL7* 与来自木本果树甜橙和芒果的 SMXL7 蛋白序列聚类在同一

个分支,而来自其他 14 个物种的 LcSMXL7 蛋白序列聚类在其他分支(图 3)。表明 LcSMXL7 与来自甜橙和杧果的 SMXL7 蛋白具有较近的进化

关系,而与其他物种 SMXL7 蛋白进化关系较远。推测 LcSMXL7 与甜橙和杧果的 SMXL7 具有相似功能。

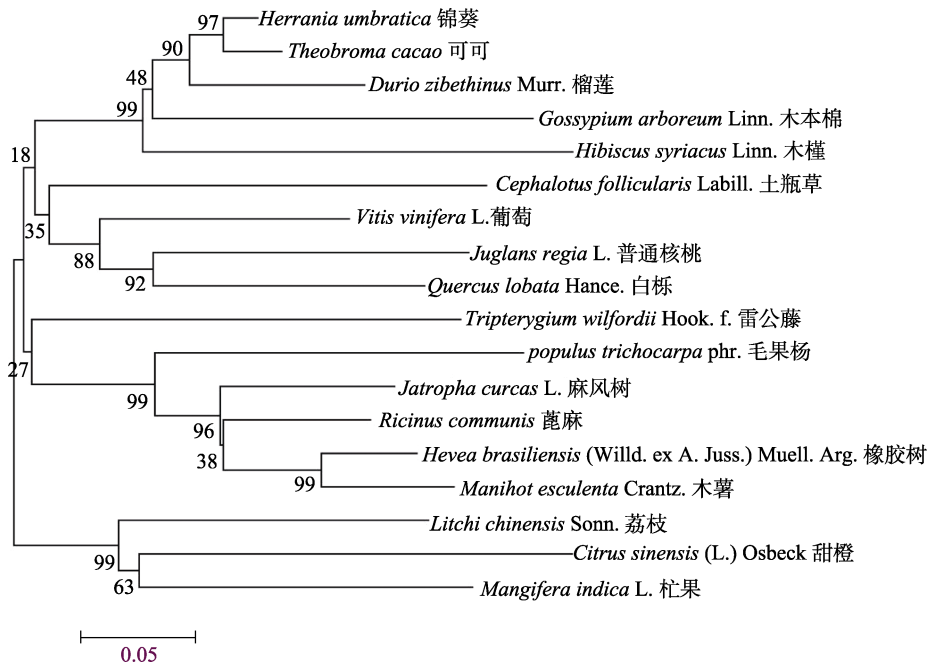


图 3 LcSMXL7 及其在其他 17 个物种中同源蛋白的进化树构建

Fig. 3 Phylogenetic tree of LcSMXL7 and its homologous proteins from other seventeen species

## 2.4 LcSMXL7 促进植物分枝分析

为了明确荔枝 LcSMXL7 的基因功能,将该基因通过农杆菌介导的遗传转化法转化拟南芥并获得 T1 代转基因种子。利用 T1 代种子进行卡纳霉素抗性实验,卡方检验分析表明所选的转基因株系后代的抗性/无抗性植株均符合 3:1 的分离比,表明所选株系均为单拷贝株系。在获得 T3 代单拷贝稳定基因植株后对其功能进行分析。结果如图 4 所示,相比野生型,转基因拟南芥分枝数量显著增多,分枝平均数量由野生型植株的 1.5 个提高到转基因植株的 5.07 个,而株高并无显著变化。该结果表明过表达 LcSMXL7 可显著提高拟南芥的分枝数量,即 LcSMXL7 可促进南芥分枝发育。

## 2.5 LcSMXL7 蛋白的亚细胞定位分析

LcSMXL7 作为一个 SQUAMOSA-pROMOTER BINDING PROTEIN 类型蛋白,被预测作为转录因子行使功能。为明确 LcSMXL7 蛋白的亚细胞定位,将 LcSMXL7 构建入 pCAMBIA2300-GFP 载体,并转化本氏烟草。结果如图 5 所示,在细胞核位置能够看到强烈的荧光信号,表明 LcSMXL7-

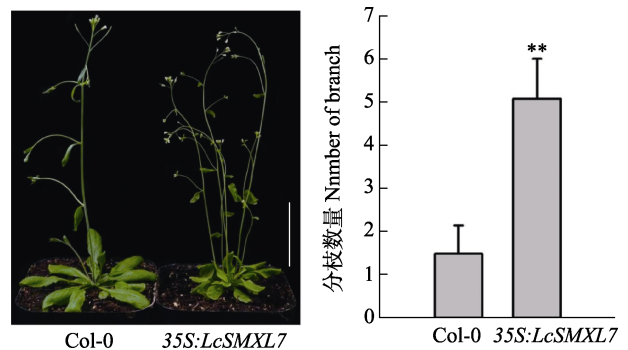


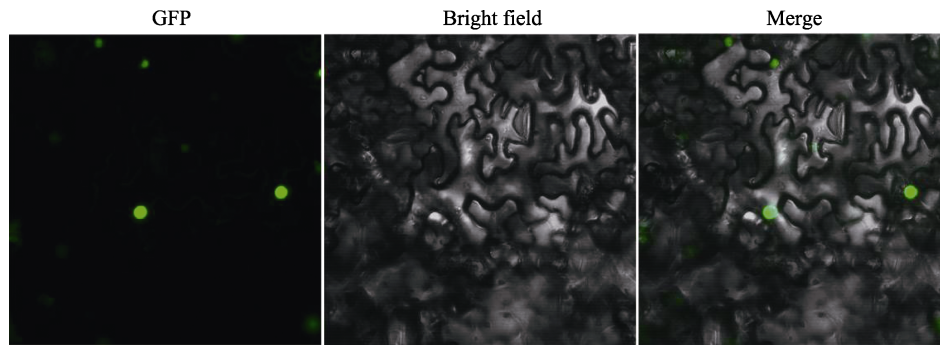
图 4 拟南芥转基因分析

Fig. 4 Phenotype of transgenic Arabidopsis

GFP 融合蛋白定位于细胞核。

## 3 讨论

荔枝作为岭南地区极具特色的水果,深受市场欢迎。但生产中荔枝存在“爱花不惜子”的现象,即荔枝花量大,但坐果少。荔枝花序呈聚伞花序圆锥状排列,花序长度为 10~40 cm,小花数量一般在 200~1500 朵,大花穗的小花数量可达 4000 朵以上<sup>[17]</sup>。小花数量过多会消耗树体大量营养,影响荔枝坐果。荔枝的小花附着于分枝之上,

图 5 *LcSMXL7* 蛋白的亚细胞定位Fig. 5 Subcellular localization of *LcSMXL7*

而荔枝有 1~4 级分枝,这暗示可通过调控花穗分枝数量改善荔枝坐果。植物分枝重要调控基因 *SMXL7* 可有效的调控分枝,最近的研究发现 *SMXL7* 通过招募共抑制子 TPL/TPR,直接结合下游转录因子 *BES1*、*SPL9* 及 *SPL15* 启动子并抑制这些转录因子对 *BRC1* 基因的转录,进而促进植物分枝<sup>[13]</sup>。

本研究首次报道了 1 个荔枝独脚金内酯的早期响应基因 *LcSMXL7*,该基因编码区全长 3408 bp,编码 1135 个氨基酸,比拟南芥的 *SMXL7* 基因略大。保守结构域分析发现 *LcSMXL7* 蛋白含有 2 个 Clp 结构域和 1 个 AAA\_2 结构域,结构域的种类和数量与拟南芥 *SMXL7* 蛋白一致,这表明 *LcSMXL7* 是一个蛋白结构保守的 *SMXL7* 成员,暗示其具有 *SMXL7* 相似的蛋白功能。拟南芥中 *SMXL7* 主要在腋芽和侧枝中表达,调控腋芽萌发和侧枝发育<sup>[18]</sup>。在荔枝中 *LcSMXL7* 组成型表达,在茎、种子、花穗、叶片、雄花和果皮中均有一定的表达量,暗示 *LcSMXL7* 在多个器官和组织中调控荔枝的生长发育。亚细胞定位分析结果显示该基因编码蛋白定位于细胞核,暗示该蛋白与 *SMXL7* 一样,可作为转录调控因子行使功能<sup>[13]</sup>。转基因结果显示过表达 *LcSMXL7* 的拟南芥转基因株系分枝数量显著提高,说明该基因可促进植物的分枝发育,是分枝发育的正调控因子,也证明该基因功能保守,与拟南芥 *SMXL7* 功能类似。鉴于 *LcSMXL7* 在花穗中有一定的表达量,且能够促进拟南芥分枝生长发育,推测该基因在荔枝花穗分枝发育过程中起到重要作用。

综上所述,本研究从荔枝中克隆到 1 个荔枝独脚金内酯的早期响应基因 *LcSMXL7*,对其蛋白的基本理化性质、表达模式、进化关系和基因功能进行分析。结果表明, *LcSMXL7* 在茎和种子中

高表达,其编码蛋白拥 Clp 和 AAA\_2 结构域,是一个典型的 D53/SMXLs 家族成员。该蛋白定位于细胞核,是一个分枝形成的正调控因子。本研究结果为进一步揭示荔枝花穗分枝发育提供了重要线索,关于其在荔枝花穗发育中的功能还有待进一步研究。

#### 参考文献

- [1] BUTLER L G. Chemical communication between the parasitic weed *Striga* and its crop host: a new dimension in allelochemistry[J]. ACS Symposium Series, 1995, 582: 158-168.
- [2] MATUSOVA R, RANI K, VERSTAPPEN F W, FRANSS-EN M C, BEALE M H, BOUWMEESTER H J. The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobanch* spp. are derived from the carotenoid pathway[J]. Plant Physiology, 2005, 139(2): 920-934.
- [3] COOK C E, WHICHARD L P, TURNER B, WALL M E, EGLEY G H. Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.): isolation and properties of a potent stimulant[J]. Science, 1966, 154(3753): 1189-1190.
- [4] AKIYAMA K, MATSUZAKI K, HAYASHI H. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Nature, 2005, 435(7043): 824-827.
- [5] GOMEZ-ROLDAN V, FERMAS S, BREWER P B, PUECH-PAGES V, DUN E A, PILLOT J P, LETISSE F, MATUSOVA R, DANOUN S, PORTAIS J C, BOUWMEESTER H, BECARD G, BEVERIDGE C A, RAMEAU C, ROCHANGE S F. Strigolactone inhibition of shoot branching[J]. Nature, 2008, 455(7210): 189-194.
- [6] UMEHARA M, HANADA A, YOSHIDA S, AKIYAMA K, ARITE T, TAKEDA-KAMIYA N, MAGOME H, KAMIYA Y, SHIRASU K, YONEYAMA K, KYOZUKA J, YAMAGUCHI S. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones[J]. Nature, 2008, 455(7210): 195-200.

- [7] STIRNBERG P, VAN DE SANDE K, LEYSER H M. MAX1 and MAX2 control shoot lateral branching in *Arabidopsis*[J]. *Development*, 2002, 129(5): 1131-1141.
- [8] JOHNSON X, BRCICH T, DUN E A, GOUSSOT M, HAUROGNE K, BEVERIDGE C A, RAMEAU C. Branching genes are conserved across species. Genes controlling a novel signal in pea are coregulated by other long-distance signals[J]. *Plant Physiology*, 2006, 142(3): 1014-1026.
- [9] ARITE T, UMEHARA M, ISHIKAWA S, HANADA A, MAEKAWA M, YAMAGUCHI S, KYOZUKA J. d14, a strigolactone-insensitive mutant of rice, shows an accelerated outgrowth of tillers[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50(8): 1416-1424.
- [10] DE SAINT GERMAIN A, CLAVÉ G, BADET-DENISOT M A, PILLOT J P, CORNU D, LE CAER J P, BURGER M, PELISSIER F, RETAILLEAU P, TURNBULL C, BONHOMME S, CHORY J, RAMEAU C, BOYER F D. An histidine covalent receptor and butenolide complex mediates strigolactone perception[J]. *Nature Chemical Biology*, 2016, 12(10): 787-794.
- [11] 常金科, 黎家. 独脚金内酯信号感知揭示配体-受体作用新机制[J]. *植物学报*, 2017, 52(2): 123-127.  
CHANG J K, LI J. Plants use an atypical strategy to perceive strigolactones[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2017, 52(2): 123-127. (in Chinese)
- [12] YAO R, MING Z, YAN L, LI S, WANG F, MA S, YU C, YANG M, CHEN L, CHEN L, LI Y, YAN C, MIAO D, SUN Z, YAN J, SUN Y, WANG L, CHU J, FAN S, HE W, DENG H, NAN F, LI J, RAO Z, LOU Z, XIE D. DWARF14 is a non-canonical hormone receptor for strigolactone[J]. *Nature*, 2016, 536(7617): 469-473.
- [13] 姚瑞枫, 谢道昕. 独脚金内酯信号途径的新发现——抑制子也是转录因子[J]. *植物学报*, 2020, 55(4): 397-402.  
YAO R F, XIE D X. New Insight into strigolactone signaling[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2020, 55(4): 397-402. (in Chinese)
- [14] WANG L, WANG B, YU H, GUO H, LIN T, KOU L, WANG A, SHAO N, MA H, XIONG G, LI X, YANG J, CHU J, LI J. Transcriptional regulation of strigolactone signalling in *Arabidopsis*[J]. *Nature*, 2020, 583(7815): 277-281.
- [15] SHAN X, YAN J, XIE D. Comparison of phytohormone signaling mechanisms[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2012, 15(1): 84-91.
- [16] NORDBORG M, HU T T, ISHINO Y, JHAVERI J, TOOMAJIAN C, ZHENG H, BAKKER E, CALABRESE P, GLADSTONE J, GOYAL R, JAKOBSSON M, KIM S, MOROZOV Y, PADHUKASAHASRAM B, PLAGNOL V, ROSENBERG N A, SHAH C, WALL J D, WANG J, ZHAO K, KALBFLEISCH T, SCHULZ V, KREITMAN M, BERGELSON J. The pattern of polymorphism in *Arabidopsis thaliana*[J]. *PLoS Biology*, 2005, 3(7): e196.
- [17] 李建国. 荔枝学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2008: 206-207.  
LI J G. The litchi[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2008: 206-207. (in Chinese)
- [18] SOUNDAPPAN I, BENNETT T, MORFFY N, LIANG Y Y, STANGA J P, ABBAS A, LEYSER O, NELSON D C. SMAX1-LIKE/D53 family members enable distinct MAX2-dependent responses to strigolactones and karrikins in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2015, 27(11): 3143-3159.