

雷竹和拟南芥 *SOC1* 多聚体差异性分析

施 泉, 陈晓沛, 林新春, 徐永汉, 徐英武

(浙江农林大学 亚热带森林培育国家重点实验室培育基地, 浙江 临安 311300)

摘要: MADS-box 是一个超家族基因, 可通过形成多聚体复合物实现对花发育的调控。其中 SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CO1(*SOC1*)作为 MADS-box 家族的重要成员, 对花形成时间起决定作用。作为转录因子蛋白, *SOC1* 包含 MADS, I, K 和 C 4 个独特功能的结构域, 发挥功能的过程中, 其中 K 结构域能够调控同源或是异源蛋白多聚体的形成, I 结构域能够稳定转录因子结合 DNA 的作用。在单子叶植物雷竹 *Phyllostachys violascens* 和拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 中, 开花时间模式上存在明显差异, 前者开花时间不确定, 后者是确定的。尽管不能直接推断这种现象与 *SOC1* 形成植物不同复合物相关联, 但雷竹和拟南芥 *SOC1* 是否具有形成相同模式的复合物对于竹类植物开花时间的研究具有重要意义。以雷竹和拟南芥 *SOC1* 作为研究对象, 通过酵母双杂交实验, 重点分析 *SOC1* 在形成多聚体模式方面的差异性。结果表明: 拟南芥 *SOC1* 能形成同源二聚体, 并且可通过结构域是 I 和 K 区形成同源多聚体; 而雷竹 *SOC1* 不能形成多聚体, 但可以通过 K 结构域形成同源二聚体。因此, I 结构域可能是引起拟南芥和雷竹 *SOC1* 多聚体状态不同的一个原因, 这个结构域是否对开花定时起决定作用还有待进一步转基因功能验证。图 5 表 2 参 29

关键词: 植物学; MADS-box; *SOC1*; 雷竹; 拟南芥; 酵母双杂交; 多聚体状态; I 和 K 结构域

中图分类号: S718.3

文献标志码: A

文章编号: 2095-0756(2016)02-0183-08

Oligomeric status of the *SOC1* gene from *Phyllostachys violascens* and *Arabidopsis thaliana*

SHI Quan, CHEN Xiaopei, LIN Xinchun, XU Yonghan, XU Yingwu

(The Nurturing Station for the State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

Abstract: MADS-box genes are a super family, which can form different polymers to mediate the development of floral primordia and floral organs. The important one of MADS-box genes, *SOC1* [suppressor of overexpression of cytochrome oxidase 1], determine the flowering time. The MADS-box transcription factor, *SOC1* contains four different functions domains: MADS, I, K, and C. The K domain controls the homologous or heterologous protein polymer formation. The I domain could stabilize the MADS-box proteins binding the DNA. In order to control the floral development, MADS-box proteins can form different complex. Visible difference in floral timing is demonstrated in *Phyllostachys violascens* and *Arabidopsis thaliana*. *A. thaliana* is certain in floral timing while *Phyllostachys violascens* is not. Though we cannot compare the difference in floral timing with the difference in *SOC1* complex formation, it is still interesting. MADS-box genes such as *SOC1* containing four different functions: MADS, I, K and C, control floral timing. To determine whether *SOC1*'s from different species demonstrated similar patterns in forming a complex, this study analyzed the differences of polymer for-

收稿日期: 2015-04-03; 修回日期: 2015-05-12

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31270715, 31000295); 浙江省林学一级重中之重学科开放基金资助项目(KF201304); 国家重点基础研究发展计划(“973”计划)项目(2012CB723008); 浙江农林大学研究生创新基金资助项目(3122013240226)

作者简介: 施泉, 从事植物蛋白互作研究。E-mail: 702431524@qq.com。通信作者: 徐英武, 教授, 博士, 博士生导师, 从事蛋白和药物结构生物学等研究。E-mail: yxu@zafu.edu.cn

mation for SOC1 that originated from *Phyllostachys violascens* and *Arabidopsis thaliana* using a yeast two-hybrid assay. Results of the assay showed that the full-length AtSOC1 gene from *A. thaliana* formed strong homopolymers with the I and K domains being the main regions for formation of the interaction. However, the full-length SOC1 from *Phyllostachys violascens* (PvSOC1) did not form a homodimer. Thus, even though the K protein domain could form a homodimer, the presence of the I protein domain disrupted the dimer meaning the I domain could be a key factor in SOC1 polymer formation; the role of the I domain in floral timing should be verified with a plant transgene study. [Ch, 5 fig. 2 tab. 29 ref.]

Key words: botany; MADS-box; SOC1; *Phyllostachys violascens*; *Arabidopsis thaliana*; yeast two-hybrid; polymer; I and K protein domain

植物从营养生长向生殖生长的过程中,花的发育是一个重要的环节,由一系列外部环境和内部因子决定^[1-2]。大多数 MADS-box 基因参与花发育的不同阶段,相互之间可形成复杂的复合物并构成复杂的网络,控制花发育的整个过程^[2-4]。SOC1 基因作为 MADS-box 家族中的一员,能够整合自主途径、春化途径、光周期途径和赤霉素途径中的信号分子,作用于下游特异性基因,进而调控花期^[2,5]。在光周期途径中, SOC1 不仅受 CO 的调控,同时 SOC1 还反馈作用于 CO。实验表明 CO 的过量表达能够促进下游基因 SOC1 的表达,此外功能缺失的 SOC1 可以通过 CO 转基因植株而提前开花^[6-9]。SOC1 基因的活化同时受到开花素蛋白 FT 的调控,另外在调控开花时, FT 和 FD 的共同作用可以提高 SOC1 基因的表达^[10-11]。SOC1 编码的蛋白属于 MIKC 型转录因子,其结构域中 MADS 盒子能够与特异性的 DNA 结合形成复合物^[12-13],并且与其他蛋白相互作用调控靶基因的表达^[14]。SOC1 的 C 末端属于保守的 motif 结构域^[14-15],且能够调整 MADS 结构域的相互作用,稳定或增强 K 结构域介导的相互作用^[16]。植物开花过程中, SOC1 不仅能够与 AGL24 形成异源二聚体,整合开花信号来促进开花^[16-17],还能够作为赤霉素(GA)的靶基因调控开花^[1,18-19]。植物开花具有多样性特征,如木本植物雷竹 *Phyllostachys violascens*,开花时间不确定,通常零星开花,且开花类型复杂多样,花序为假花序,结实率低^[20]。草本植物拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 开花时间和形态具有确定性。雷竹和拟南芥开花时间特征明显不同,开花整合因子 SOC1 在这 2 种植物中均已被发现^[21],并且 PvSOC1 在雷竹开花过程中的作用做了初步研究。作为研究 SOC1 对开花时间多样性作用的开始,这里我们分析雷竹和拟南芥 SOC1 在多聚体形成方面是否存在差异。研究采用同源克隆的方法,分别获得成花开关基因 *PvSOC1*^[21]和 *AtSOC1*,同时构建 2 个基因全长的酵母双杂交载体,利用酵母双杂交方法,分析形成同源聚集状态的差异。通过构建不同结构域酵母双杂交载体,确定引起多聚体差异性对应的结构域。这一研究结果,对于理解 SOC1 基因在雷竹和拟南芥定时开花过程中的特异性作用,提供了一定的实验基础。

1 材料与方法

1.1 实验材料

研究所用材料来自于实验室大棚内的已开花雷竹和温室内栽植的哥伦比亚野生型拟南芥。*AtSOC1* 在开花的野生型拟南芥花、茎、叶中均有表达^[4],故分别采取开花雷竹和拟南芥的茎、叶、花等不同组织,用液氮速冻保存,实验材料放置-80℃备用。

1.2 RNA 的提取和 cDNA 的反转录

将不同组织部位的样品等比例混合,用液氮磨碎,根据总核糖核酸(RNA)提取法(Trizol 法)提取植物组织混合样品 RNA,以 10.0 g·L⁻¹ 的琼脂糖凝胶电泳对 RNA 进行质量检测;采用 PrimeScript™ 进行 RNA 的反转录,反转录的 cDNA 用于基因的克隆。

1.3 *PvSOC1* 和 *AtSOC1* 的基因克隆

根据美国生物技术信息中心(NCBI)中已知的拟南芥 *AtSOC1* 序列和实验室得到的雷竹 *PvSOC1* 序列,设计引物(表 1),聚合酶链式反应(PCR)反应扩增目的片段,反应体系: cDNA 2.0 μL, 10× PCR 缓冲液 3.0 μL, 三磷酸碱基脱氧核苷酸(dNTPs)3.0 μL, 上下游引物各 1.5 μL, 去离子水补足 30.0 μL。琼脂糖凝胶电泳检测目的片段的扩增,胶回收目的片段,纯化后的产物连接到 pMD-19(simple)载体上,转

入感受态细胞 DH5 α 蓝白斑筛选，PCR 验证，提取质粒送往生物公司测序。

1.4 PvSOC1 和 AtSOC1 氨基酸序列分析

采用 BioEdit 软件对 *PvSOC1*-like 基因序列进行翻译，NCBI 中进行氨基酸序列对比，结合 DANman 软件，进行 *PvSOC1*-IKC(缺少 MADS 结构域部分)氨基酸序列同源性分析。

1.5 PvSOC1 和 AtSOC1 自激活活性检测

采用特异性引物(表 1)，构建 SOC1 酵母双杂交载体，双酶切产物分别连入 pGADT7(AD-Active domain)和 pGBKT7(BD-Binding domain)载体中去，转入感受态细胞 DH5 α ，阳性单克隆提取质粒测序验证序列正确性，LiAc 转化法将 AD 和 BD 重组载体分别转入 Y187 和 AH109 感受态细胞中，分别涂布在缺少亮氨酸和色氨酸(SD/-Leu 和 SD/-Trp)的培养基上，30 $^{\circ}$ C 培养 3~5 d，挑取单克隆活化培养进行菌液 PCR 验证，阳性单克隆采用点滴法在含有 X-a-Gal 的缺陷培养皿上进行自激活活性检测，其中 AD 和 BD 载体为阴性对照，PeL 为阳性对照。30 $^{\circ}$ C 培养，观察菌斑显色情况。

1.6 PvSOC1 和 AtSOC1 多聚体分析检测

经过验证的阳性单克隆菌液 AD-PvSOC1/AtSOC1 (或 BD-PvSOC1/AtSOC1) 分别与 BD-PvSOC1/AtSOC1 (AD-PvSOC1/AtSOC1)，BD(AD)空载杂交，分别吸取 10.0 μ L 的菌液，600.0 μ L 的完全培养剂(YPDA)液体过夜培养，100.0 μ L 培养液涂布在同时缺少亮氨酸和色氨酸(SD/-Leu-Trp)的培养皿上，30 $^{\circ}$ C 培养 3~5 d，挑取单克隆在液体培养基 SD/-Leu-Trp 中培养，吸取 10.0 μ L 培养液，点滴在含有 X-a-Gal 的 4 缺(SD/-Leu-Trp-Ade-His)固体培养皿上培养，观察是否显色，如果单克隆变蓝证明发生相互作用形成二聚体结构。

1.7 PvSOC1 和 AtSOC1 不同结构域载体的构建并转入酵母细胞

将 PvSOC1 和 AtSOC1 分成 M，I，K 和 C 4 个不同的结构域，构建包括 M，MIK，KC 和 C 不同结构域的酵母双杂交载体，设计引物(表 1)，纯化的 PCR 产物经双酶切后分别连入 AD 和 BD 载体中去，转入 DH5 α ，菌液检测阳性克隆，提取质粒。采用 LiAc 转化法，PEG3350/DMSO 制备感受态细胞。转入酵母宿主中去，在相应的缺陷培养皿上培养，挑取单克隆验证插入片段的大小。

1.8 结构域重组体自激活活性检测和多聚体分析

将不同结构域酵母双杂交载体杂交培养，在 SD/-Leu-Trp 培养皿上筛选杂合体，并在含有 X-a-Gal 的 SD/-Leu-Trp 缺培养皿上进行显色反应。为进一步确定实验的结果，将 SD/-Leu-Trp 缺培养皿上挑选出来的单克隆并在 SD/-Leu-Trp+X-a-Gal 培养皿上进行生长状态的培养，观察酵母的生长状态。

2 结果与分析

2.1 PvSOC1 和 AtSOC1 目的片段的结构域分析

部分结构域同源性分析结果表明：雷竹和其他 *SOC1* 基因序列存在差异性的部位主要集中在 I 和 C 结构域。不同的植物中 I 结构域差异性极大，大约有 10~20 个氨基酸组成。另外，C 结构域氨基酸保守性较差，多疏水氨基酸结构。I 和 C 结构域之间具有相对保守性的 K 结构域(图 1)。

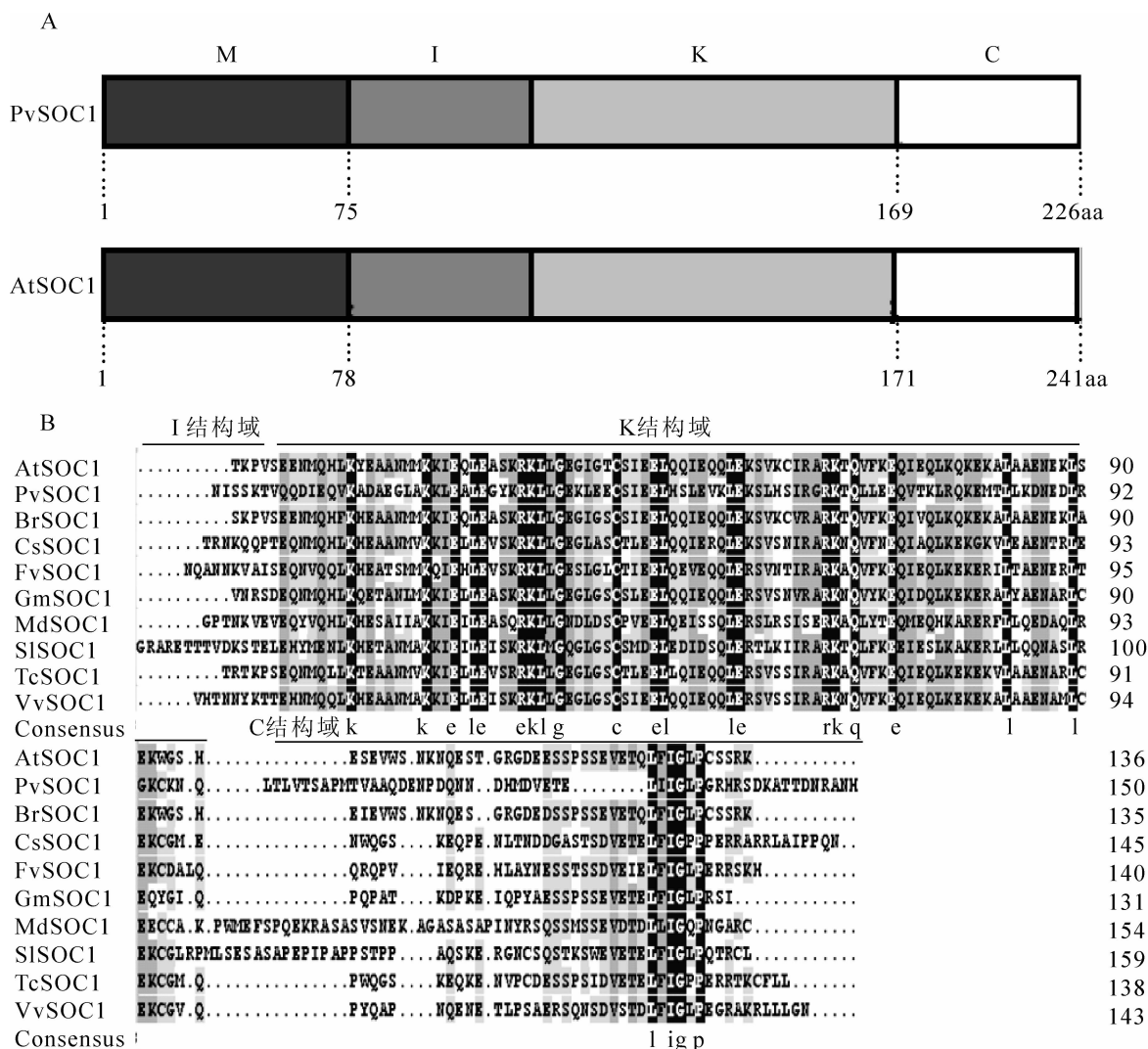
2.2 全长 PvSOC1 和 AtSOC1 自激活和多聚体分析

实验结果分析可表明：雷竹 PvSOC1 和拟南芥 AtSOC1 都不存在自激活活性(图 2A)。酵母双杂交多聚体分析结果表明：雷竹 PvSOC1 蛋白自身不存在相互作用，而 AtSOC1 易形成二聚体现象，自身相互作用(图 2B 和图 2C)。

表 1 实验过程中所用的引物

Table 1 Primer sequences used in experiment

引物名称	引物序列(5'→3')
<i>AtSOC1</i> -100	GGAATTCCATATGGTGAGGGGCAAACTCA
<i>AtSOC1</i> -200	GGAATTCCATATGGATCGAGTCAGCACCAA
<i>AtSOC1</i> -300	GGAATTCCATATGGGATCTCATGAAAGCGA
<i>AtSOC1</i> -001	CGGGATCCTCAGCTGACTCGATCCTTAG
<i>AtSOC1</i> -002	CGGGATCCTCACCACCTTTTCAGAGAGC
<i>AtSOC1</i> -003	CGGGATCCTCACTTTCTTGAAGAACAAG
<i>PvSocM-F</i>	CGCGGATCCTAAGTCCTTCGCGTATGT
<i>PvSocM-R</i>	CGCGGATCCTAAGTCCTTCGCGTATG
<i>PvSocMIK-R</i>	CGCGGATCCTAACTTTCCCGTAAATC
<i>PvSocKC-F</i>	CCGGAATTCTGCAAGAAACTTGAAGCT
<i>PvSocKC-R</i>	CGCGGATCCTAAAGCATGGTTAGCCC
<i>PvSocC-F</i>	CCGGAATTCTGCAAGAACTCAGCTTACG
<i>PvSocC-R</i>	CGCGGATCCTAAAGCATGGTTAGCCCC



A: PvSOC1和AtSOC1氨基酸结构域示意图, 结构域包括MADS(M), I, K和C结构域。B: 局部结构与氨基酸序列对比。At: 拟南芥*Arabidopsis thaliana*; Pv: 雷竹*Phyllostachys violascens*; Br: 芜菁*Brassica rapa*; Cs: 橙子*Citrus sinensis*; Fv: 野草莓*Fragaria vesca*; Gm: 大豆*Glycine max*; Md: 苹果*Malus domestica*; Sl: 番茄*Solanum lycopersicum*; Tc: 可可树*Theobroma cacao*; Vv: 葡萄*Vitis vinifera*。

图1 结构域示意图和不同植物SOC1局部氨基酸序列对比

Figure 1 Structural diagrams and amino acid sequence alignment

2.3 雷竹 PvSOC1 不同结构域双杂交分析

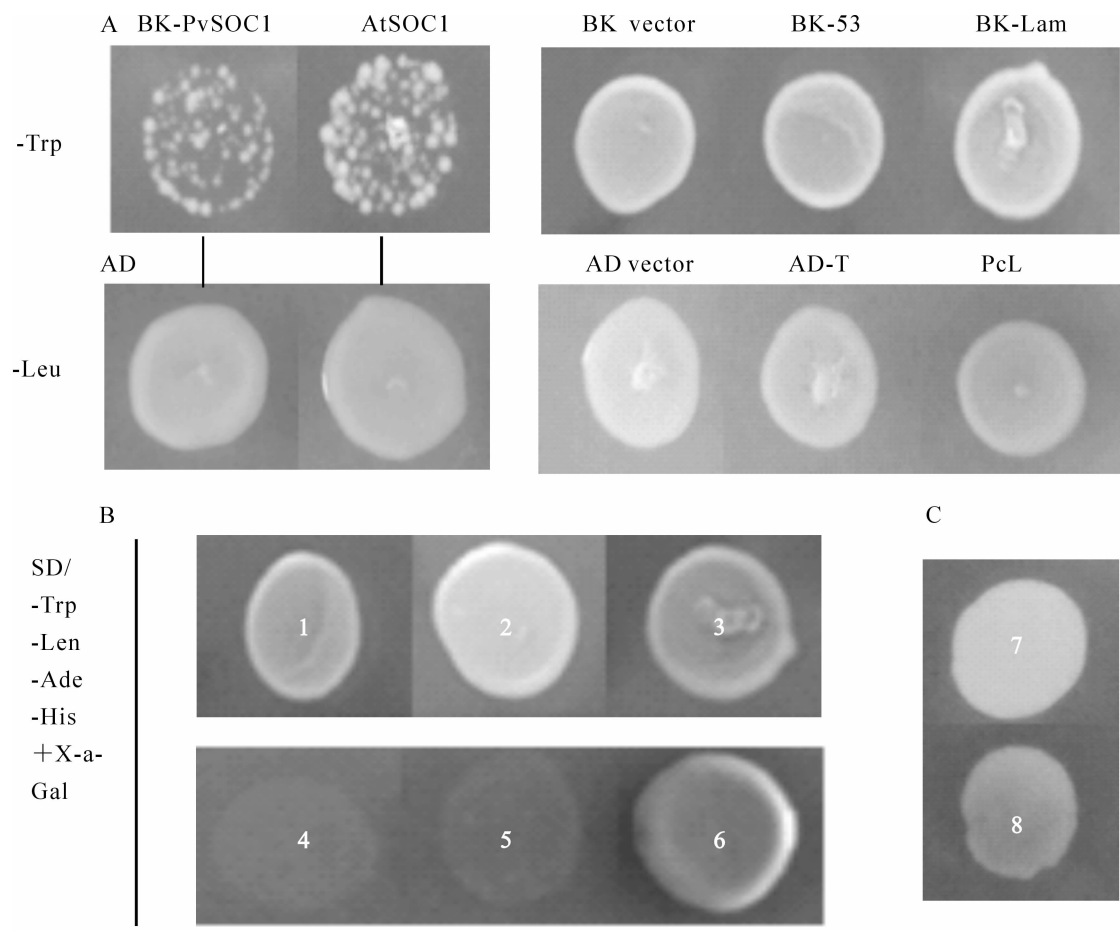
PvSOC1 基因不同结构域酵母双杂交实验可知: AD/BD-M/MIK/KC/C 不存在自激活活性现象(图 3B), 不同结构域双杂实验可知 PvSOC1 中的 KC 结构域存在二聚体现象, 自身相互作用; M, MIK 和 C 结构域蛋白没有相互作用, 图 3C 为阳性与阴性对照组(图 3)。

2.4 拟南芥 AtSOC1 不同结构域双杂交分析

AtSOC1 酵母双杂交不同结构域实验显示: 结构域之间不存在自身活性现象(图 3A); 尽管实验中 AtSOC1 全长存在相互作用, 能形成同源多聚体, 但是单独的 M 和 C 结构域没有同样的多聚体现象发生; KC 结构域并没有发生相互作用, 在有 I 存在的 MIK 结构域蛋白可以形成多聚体状态, 发生相互作用(图 5)。

3 讨论

本研究以单子叶木本植物雷竹和双子叶草本植物拟南芥作为研究对象, 针对 PvSOC1 和 AtSOC1 进行研究。拟南芥在开花的过程中, AtSOC1 起到主要的枢纽作用。AtSOC1 通过和自己形成不同的多聚体



A: 单缺培养皿酵母自激活检测，其中阴性对照 BK/AD vector, BK-53, BK-Lam 和 AD-T; 阳性对照 PcL。B: 酵母双杂交实验 SD/-Trp-Leu-Ade-His+X-a-Gal 显色反应。1. AD-PvSOC1 与 BK vector 双杂交; 2. BK-PvSOC1 与 AD vector 双杂交; 3. AD-PvSOC1 与 BK-PvSOC1 杂交; 4. AD-AtSOC1 与 BK vector 杂交; 5. BK-AtSOC1 与 AD vector 杂交; 6. AD-AtSOC1 与 BK-AtSOC1 杂交。C: 阴性对照组 7. 阴性对照组 AD-T 与 BK-53 杂交; 8. 阴性对照组 AD-T 与 BK-Lam 杂交。

图 2 PvSOC1 和 AtSOC1 自激活检测和酵母双杂交实验

Figure 2 Analysis of transcriptional activation and polymerization for PvSOC1 and AtSOC1

或者与其他 MADS-box 转录因子形成蛋白复合物来调节上下游基因的蛋白表达，进而调控花期^[17, 22-23]。通过相关实验的证明，揭示了 PvSOC1 和 AtSOC1 的多聚体存在差异性。拟南芥中，酵母双杂交实验表明：AtSOC1 自身可发生相互作用，形成同源二聚体，这一结果与文献[24]报道的一致；通过不同结构域双杂交实验进一步可知：C 末端缺失的 MIK 结构域也能形成同源二聚体，KC 结构域不能发生相互作用。由此判定，AtSOC1 主要功能部位的是 I 和 K 结构域。另外，有研究发现 K 结构域在 MADS 转录因子蛋白中相对保守。K 结构域包括 3 个疏水性的 K1, K2 和 K3 结构域，这些疏水性的氨基酸不仅仅能够协调自身同源二聚体的形成，还能够促进一些开花基因异源二聚体的形成。比如 K 结构域中的某些疏水氨基酸可以促进 AP3 和 PI 异源二聚体的形成从而调节花器官的发育^[25]。同时 K 结构域在植物进化过程中也扮演着重要的角色。例如所有的 MADS 家族蛋白都能与特定的 DNA 相互结合形成同源或者异源二聚体^[26]，或者与其他非 MADS 家族中的蛋白形成三聚体。但是，K 结构域的疏水特异性，更能够促进 MADS 家族内部成员形成各种各样复杂的高聚体，调节植物内部生殖生长的需要^[27-28]。

对雷竹 PvSOC1 进行酵母双杂交实验，实验发现：尽管 PvSOC1 不易形成同源二聚体，但是在 MADS 和 C 结构域同时缺失的情况下，KC 结构域可以形成同源二聚体，结构域 K 是主要的作用部位。雷竹 PvSOC1 和拟南芥 AtSOC1 酵母双杂交实验进行对比(表 2)，结果发现：引起 PvSOC1 和 AtSOC1 多聚体差异性的原因主要在于 I 结构域。I 结构域大约有 20~30 个氨基酸组成，这些氨基酸相对的不保守，但是有实验发现 I 结构域不仅能够帮助转录因子结合 DNA，还能够起到促进自身二聚体形成的作

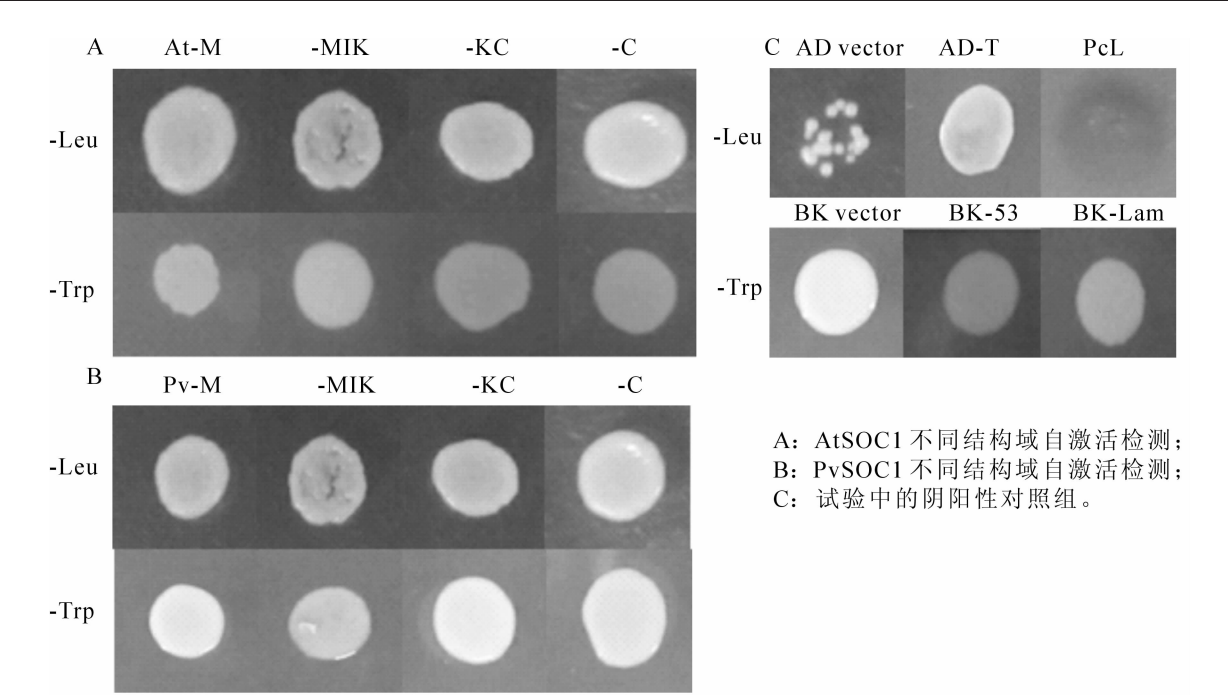


图 3 PvSOC1 和 AtSOC1 不同结构域蛋白酵母转录激活检测

Figure 3 Yeast two hybrid system to detect the transcriptional activation among different domains in PvSOC1 and AtSOC1, respectively

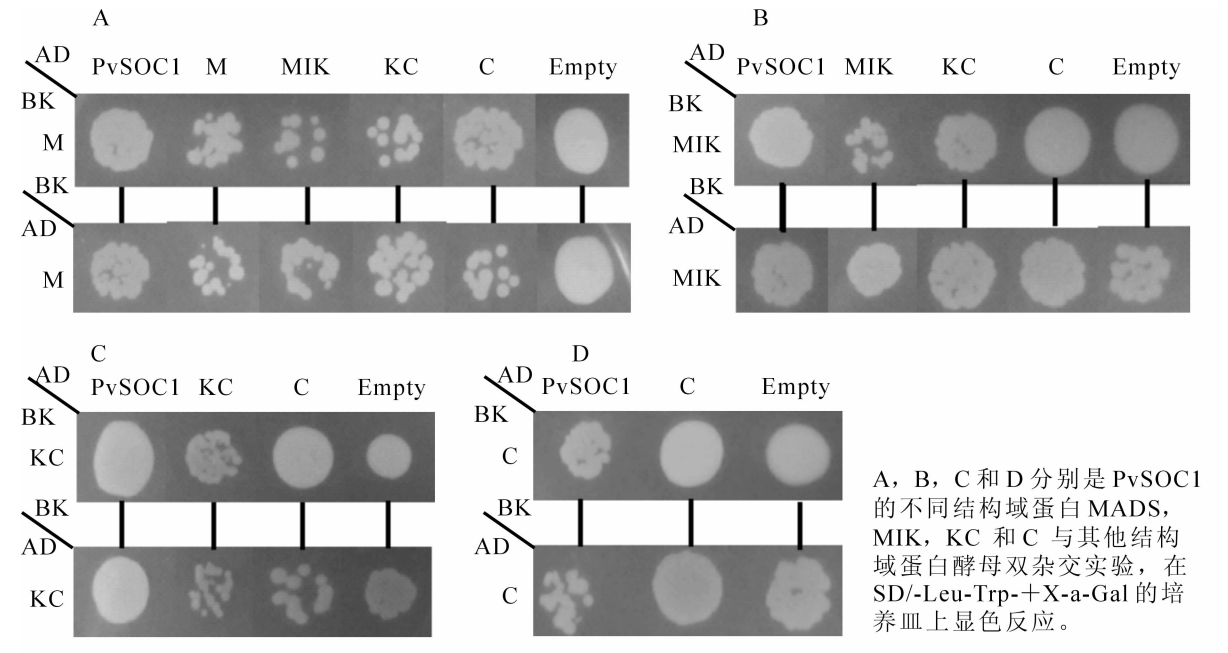


图 4 PvSOC1 不同结构域蛋白酵母双杂交实验多聚体分析

Figure 4 Yeast-two hybrid assays to analyze the domain polymerization in PvSOC1

表 2 PvSOC1 和 AtSOC1 不同结构域双杂结果总结

Table 2 Summary of the yeast two hybrid

PvSOC1	M	MIK	KC	C	AtSOC1	M	MIK	KC	C
M	N	N	N	N	M	N	N	N	N
MIK	N	N	N	N	MIK	N	Y	N	N
KC	N	N	Y	N	KC	N	N	N	N
C	N	N	N	N	C	N	N	N	N

说明: PvSOC1 自身互作和 AtSOC1 自身互作结果没有列入表中。前者没有观察到二聚体形成; 后者观察到形成同源二聚体。

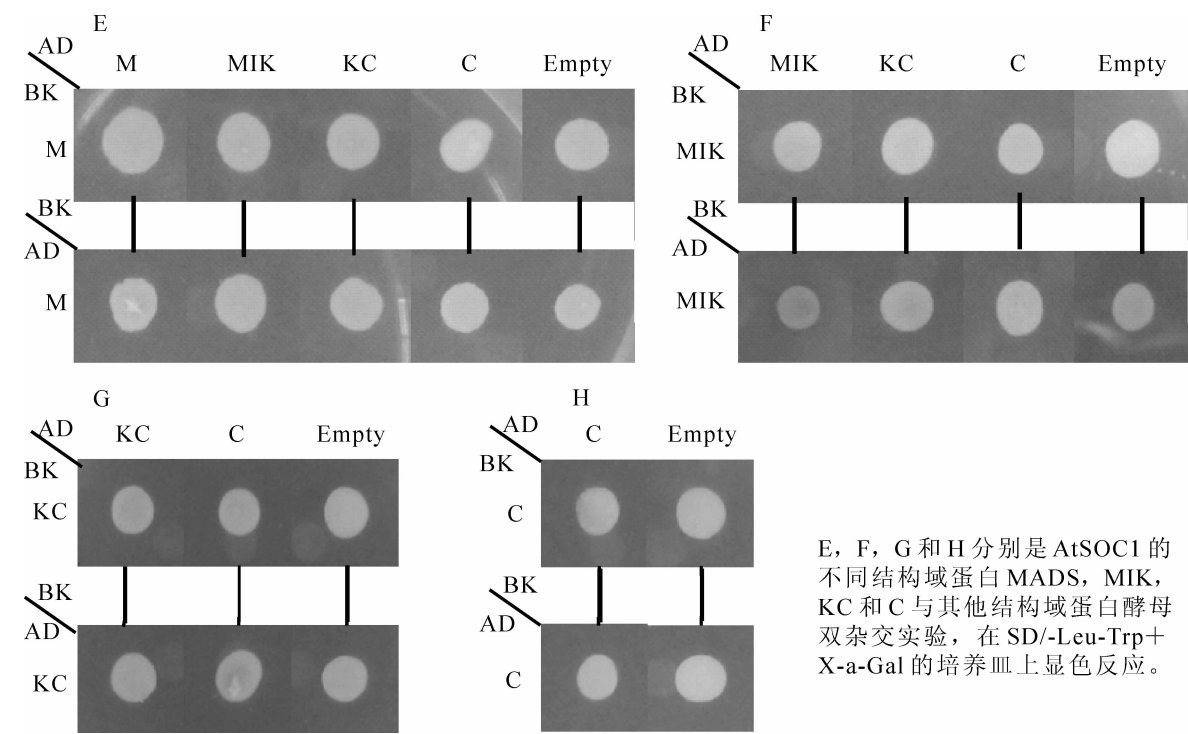


图 5 AtSOC1 不同结构域蛋白酵母双杂交实验多聚体分析
Figure 5 Yeast-two hybrid assays to analyze the domain polymerization in AtSOC1

用^[7, 22, 29]。氨基酸序列对比进一步表明，PvSOC1 和 AtSOC1 中的 I 序列差异性极大，这种差异性有可能是 PvSOC1 和 AtSOC1 形成不同聚体状态的一个主要原因。尽管如此，雷竹与拟南芥 SOC1 蛋白在形成多聚体模式上的差异性，是否与 PvSOC1 在调控雷竹花期过程中的特异功能相关联，尚需通过转基因功能实验进行验证。

4 参考文献

[1] MOON J, SUH S S, LEE H, *et al.* The *SOC1* MADS-box gene integrates vernalization and gibberellin signals for flowering in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2003, **35**(5): 613 – 623.

[2] KIMURA Y, AOKI S, ANDO E, *et al.* A flowering integrator, *SOC1*, affects stomatal opening in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2015, **56**(4): 640 – 649.

[3] MELZER R, THEIßEN G. MADS and more: transcription factors that shape the plant [J]. *Methods Mol Biol*, 2009, **754**: 3 – 18.

[4] LEE H, SUH S S, PARK E, *et al.* The AGAMOUS-LIKE 20 MADS domain protein integrates floral inductive pathways in *Arabidopsis* [J]. *Genes & Dev*, 2000, **14**(18): 2366 – 2376.

[5] 周佳平, 林新春, 徐英武. 拟南芥 *SEPALLATA3* 蛋白质原核表达与纯化[J]. 浙江农林大学学报, 2014, **31**(1): 14 – 18.

ZHOU Jiaping, LIN Xinchun, XU Yingwu. *Arabidopsis thaliana SEPALLATA3* protein in a prokaryotic system [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 2014, **31**(1): 14 – 18.

[6] SAMACH A, ONOUCHI H, GOLD S E, *et al.* Distinct roles of *CONSTANS* target genes in reproductive development of *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2000, **288**(5471): 1613 – 1616.

[7] SONG Guoqing, WALWORTH A, HILDEBRANDT B, *et al.* Constitutive expression of the K-domain of a *Vaccinium corymbosum SOC1*-like (*VcSOC1-K*) MADS-box gene is sufficient to promote flowering in tobacco [J]. *Plant Cell Rep*, **32**(11): 1819 – 1826.

[8] KHAN M R, KHAN I U, ALI G M. MPF2-like MADS-box genes affecting expression of *SOC1* and *MAF1* are recruited to control flowering time [J]. *Mol Biotechnol*, 2013, **54**(1): 25 – 36.

[9] WIGGE P A, KIM M C, JAEGER K E, *et al.* Integration of spatial and temporal information during floral induction in

- Arabidopsis* [J]. *Science*, 2005, **309**(5737): 1056 – 1059.
- [10] SOLOMON G L. A 6 1/2-pound device saves me tons of time [J]. *Med Econ*, 1992, **69**(21): 179 – 182.
- [11] SEARLE I, HE Yuehui, TURCK F, *et al.* The transcription factor FLC confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in *Arabidopsis* [J]. *Gene & Dev*, 2006, **20**(7): 898 – 912.
- [12] 朱龙飞, 徐英武, 林新春. 绿竹花发育相关基因 *BoAP3* 的克隆与分析[J]. 浙江农林大学学报, 2013, **30**(6): 839 – 842.
- ZHU Longfei, XU Yingwu, LIN Xinchun. Cloning and analysis of the flowering-related gene, *BoAP3*, in *Bambusa oldhamii* [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 2013, **30**(6): 839 – 842.
- [13] POLLOCK R, TREISMAN R. Human SRF-related proteins: DNA-binding properties and potential regulatory targets [J]. *Genes Dev*, 1991, **5**(12a): 2327 – 2341.
- [14] DING Lihua, WANG Yanwen, YU Hao. Overexpression of *DOSOC1*, an ortholog of *Arabidopsis SOC1*, promotes flowering in the orchid *Dendrobium Chao Parya Smile* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2013, **54**(4): 595 – 608.
- [15] NAKAMURA T, SONG I J, FUKUDA T, *et al.* Characterization of *TrcMADS1* gene of *Trillium camtschaticense* (Trilliaceae) reveals functional evolution of the *SOC1/TM3-like* gene family [J]. *J Plant Res*, 2005, **118**(3): 229 – 234.
- [16] FAN Huaying, HU Yi, TUDOR M, *et al.* Specific interactions between the K domains of AG and AGLs, members of the MADS domain family of DNA binding proteins [J]. *Plant J*, 1997, **12**(5): 999 – 1010.
- [17] LEE J, OH M, PARK H, *et al.* SOC1 translocated to the nucleus by interaction with AGL24 directly regulates *LEAFY* [J]. *Plant J*, 2008, **55**(5): 832 – 843.
- [18] LIU Chang, CHEN Hongyan, ER H L, *et al.* Direct interaction of *AGL24* and *SOC1* integrates flowering signals in *Arabidopsis* [J]. *Development*, 2008, **135**(8): 1481 – 1491.
- [19] JUNG J H, JU Y, SEO P J, *et al.* The SOC1-SPL module integrates photoperiod and gibberellic acid signals to control flowering time in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2012, **69**(4): 577 – 588.
- [20] 林新春, 袁晓亮, 林绕, 等. 雷竹开花生物学特性研究[J]. 福建林学院学报, 2010, **30**(4): 333 – 337.
- LIN Xinchun, YUAN Xiaoliang, LIN Rao, *et al.* Studies on floral biology of *Phyllostachys violascens* [J]. *J Fujian Coll For*, 2010, **30**(4): 333 – 337.
- [21] 马腾飞, 林新春. 植物 *SOC1/AGL20* 基因研究进展[J]. 浙江农林大学学报, 2013, **30**(6): 930 – 937.
- MA Tengfei, LIN Xinchun. Advanced research on *SOC1/AGL20* genes in plants: a review [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 2013, **30**(6): 930 – 937.
- [22] SONG Guoqing, WALWORTH A, ZHAO Dongyan, *et al.* Constitutive expression of the K-domain of a *Vaccinium corymbosum SOC1-like* (*VcSOC1-K*) MADS-box gene is sufficient to promote flowering in tobacco [J]. *Plant Cell Rep*, 2013, **32**(11): 1819 – 1826.
- [23] MELZER S, LENS F, GENNEN J, *et al.* Flowering-time genes modulate meristem determinacy and growth form in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Nat Genet*, 2008, **40**(12): 1489 – 1492.
- [24] LESEBERG C H, EISSLER C L, WANG X, *et al.* Interaction study of MADS-domain proteins in tomato [J]. *J Exp Bot*, 2008, **59**(8): 2253 – 2265.
- [25] YANG Yingzhen, FANNING L, JACK T. The K domain mediates heterodimerization of the *Arabidopsis* floral organ identity proteins, *APETALA3* and *PISTILLATA* [J]. *Plant J*, 2003, **33**(1): 47 – 59.
- [26] BALLERINI E S, MOCKAITIS K, ARNOLD M L. Transcriptome sequencing and phylogenetic analysis of floral and leaf MIKC(C) MADS-box and R2R3 MYB transcription factors from the monocot *Iris fulva* [J]. *Gene*, 2013, **531**(2): 337 – 346.
- [27] KAUFMANN K, MELZER R, THEIßEN G. MIKC-type MADS-domain proteins: structural modularity, protein interactions and network evolution in land plants [J]. *Gene*, 2005, **347**(2): 183 – 198.
- [28] SEO E, LEE H, JEON J, *et al.* Crosstalk between cold response and flowering in *Arabidopsis* is mediated through the flowering-time gene *SOC1* and its upstream negative regulator *FLC* [J]. *Plant Cell Online*, 2009, **21**(10): 3185 – 3197.
- [29] MA H, YANOFSKY M F, MEYEROWITZ E M. *AGL1-AGL6*, an *Arabidopsis* gene family with similarity to floral homeotic and transcription factor gene [J]. *Genes & Dev*, 1991, **5**(3): 484 – 495.