

# *Dof* 基因家族调节植物生长发育功能的研究进展

李 娅<sup>1,2</sup>, 丁文杰<sup>1,2</sup>, 江海燕<sup>1,2</sup>, 李玉立<sup>1,2</sup>, 王良桂<sup>1,2</sup>, 岳远征<sup>1,2\*</sup>

(1 南京林业大学 风景园林学院, 南京 210037; 2 南京林业大学, 风景园林江苏省重点实验室, 南京 210037)

**摘 要:** *Dof* (DNA binding with one finger) 蛋白是一类植物特异性转录因子, 通常含有 200~400 个氨基酸和 2 个主要结构域。该家族成员的 N-末端为高度保守的单锌指 *Dof* 结构域, 具有与 DNA 和蛋白质相互作用的双重功能, 其 C 末端的氨基酸序列则较为多变, 是 *Dof* 蛋白重要的特异转录调控结构域。研究表明, *Dof* 蛋白作为转录激活物或阻遏物参与了多方面的植物生长发育过程。随着基因组测序技术的发展, 已有大量的 *Dof* 基因从植物基因组数据库中鉴定出来。该文对近年来国内外有关 *Dof* 基因家族的结构特点、全基因组鉴定、蛋白互作以及生物学功能等方面的研究进展进行综述, 以期为 *Dof* 转录因子的深入研究提供参考。

**关键词:** *Dof* 基因家族; 结构特点; 蛋白互作; 生物学功能

**中图分类号:** Q785; Q786

**文献标志码:** A

## Advances in Research of the *Dof* Gene Family in Plant

LI Ya<sup>1,2</sup>, DING Wenjie<sup>1,2</sup>, JIANG Haiyan<sup>1,2</sup>, LI Yuli<sup>1,2</sup>,  
WANG Liangui<sup>1,2</sup>, YUE Yuanzheng<sup>1,2\*</sup>

(1 School of Landscape Architecture, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2 Key Laboratory of Landscape Architecture of Jiangsu Province, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

**Abstract:** The DNA binding with one finger (*Dof*) protein is a kind of plant specific transcription factors, which usually has 200—400 amino acids and two main domains. The N-terminal of the *Dof* protein was highly conserved and could interact with DNA and protein. The C-terminal which has variable amino acid sequence is the specific transcriptional regulatory domain of *Dof* gene. Recently, it has been reported that *Dof* proteins are involved in the growth and development of different plants as transcriptional activators or repressors. Until now, with the rapid development of genome sequencing technology, a large number of *Dof* genes have been identified from different species. Here, the structural features, member identification in whole genome, interaction proteins, as well as the progress of biological function of *Dof* family members from different plants in recent years were summarized, and we hope this work would be helpful in the further study of *Dof* transcription factors.

**Key words:** *Dof* gene family; structural characteristic; protein interaction; biological function.

基因调控是一个涉及多种调控元件的复杂过程, 转录因子是基因调控过程的重要因子, 可通过与不同基因启动子区段的顺式调控序列相结合来调节相应基因的转录水平<sup>[1]</sup>。转录因子也称为反式作用因子, 一般由 DNA 结合区、转录调控区(包括激活

和抑制域)、寡聚化位点及核定位信号区 4 个功能区组成<sup>[2]</sup>。植物生长发育过程中的许多生命活动都受转录因子的严格调控, 根据转录因子与 DNA 结合的结构域序列特点, 可以将转录因子分成不同的家族, *Dof* 基因家族便是其中之一。

收稿日期: 2018-04-28; 修改稿收到日期: 2018-07-09

基金项目: 国家自然科学基金(31601785); 江苏高校(南京林业大学)品牌专业建设工程项目(PPZY2015A063)

作者简介: 李 娅(1992—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事园林植物遗传育种的研究。E-Mail: 1058257209@qq.com

\* 通信作者: 岳远征, 副教授, 硕士生导师, 主要从事园林植物遗传育种与生物技术的研究。E-Mail: yueyuanzheng@njfu.edu.cn

*Dof* 基因家族是植物特有的一类转录因子,目前在果蝇、酵母和线虫等不同类型的生物体中均没有发现该家族基因的存在<sup>[1]</sup>。*Dof* 转录因子能够与其他转录因子相互作用,也能够通过激活或者抑制靶基因来调控转录过程,从而发挥功能。研究表明,*Dof* 基因家族成员参与到植物体的多种生命活动中,对植物生长发育、光调控、防御机制以及激素调控等过程中的相关基因有重要的调控作用<sup>[3]</sup>。基于*Dof* 基因在植物中的重要作用,本文主要针对*Dof* 家族成员的结构特点及其生物学功能进行了总结,为*Dof* 家族基因的进一步研究提供信息和参考。

1 *Dof* 基因家族的结构特点

*Dof* 基因家族属于单锌指蛋白超家族,一般由 200~400 个氨基酸构成<sup>[4]</sup>。*Dof* 蛋白具有明显的结构特征,由 N-末端高度保守的 *Dof* 结合结构域、寡聚化位点、引导 *Dof* 蛋白进入细胞核的核定位区段以及负责 C-末端转录调控的激活结构域 4 个部分组成<sup>[5]</sup>(图 1)。其中,*Dof* 结合结构域是由 52 个保守的氨基酸残基构成的 C<sub>2</sub>-C<sub>2</sub> 型单锌指结构域,在该结构域中有 4 个绝对保守的 Cys 残基<sup>[6]</sup>。*Dof* 蛋白由于其 C-末端转录调控域的氨基酸序列较为多变,不具有保守性,因此在植物中的功能具有多样性<sup>[1]</sup>。

研究表明,*Dof* 基因家族成员可通过识别含有 AAAG 或者 CTTT 序列来与下游基因启动子序列结合,从而调控表达。如拟南芥的 OBP1 转录因子能特异性识别 GST6 基因启动子的 AAAG 或者 CTTT 序列;玉米中 PBF 基因可识别 Zein 基因的 TAAAG 序列<sup>[5,7]</sup>;然而南瓜 *Dof* 蛋白 AOBP 却能特异性识别下游基因启动子中的 AGTA 序列<sup>[8-9]</sup>。

2 *Dof* 基因家族成员的鉴定与分析

近年来,基因家族分析已成为了解不同物种中基因结构进化和功能的重要手段。自从玉米中克隆

出第一个 *Dof* 基因(*ZmDof1*)以来<sup>[10]</sup>,目前已有大量的 *Dof* 家族成员从不同植物的基因组数据库中得到了鉴定。前人已经对莱茵衣藻(1 个 *Dof* 基因家族成员,下同)、小立碗藓(9)、岩柏草(8)、江南卷柏(8)、短柄草(27)、火炬松(8)、拟南芥(36)、大麦(24)、大豆(78)、番茄(34)、水稻(30)、小麦(31)、高粱(28)、玉米(54)、甘蔗(25)等植物基因组中的 *Dof* 成员情况进行了综述分析<sup>[1]</sup>,然而关于 *Dof* 基因家族成员在不同物种中的鉴定工作一直均未停止。近年来在马铃薯、大白菜、胡椒、桃、苹果、香蕉等植物中又有大量的 *Dof* 成员通过全基因组分析或者转录组分析的策略被鉴定出来(表 1)。

3 *Dof* 蛋白与其他蛋白的相互作用

*Dof* 蛋白除了可与本家族的 *Dof* 蛋白成员互作外,还可与 bZIP、MYB、QM、ZFP2、WRKY、TCP 以及 HMG 蛋白等其他家族的成员相互作用<sup>[1]</sup>。目前,已有研究表明 *Dof* 蛋白主要以两种方式与其他蛋白发生相互作用。一种是由 *Dof* 结构域介导的互作,如拟南芥 *Dof* 转录因子 OBP1 及玉米 *Dof* 转录因子 PBF 均可以通过其 *Dof* 结构域与 bZIP 家族蛋白相互作用,从而调控目的基因的表达<sup>[30-31]</sup>(图 2);另一种是由 *Dof* 蛋白 C 末端的转录调控结构域介导的相互作用,如在大麦中,*Dof* 家族基因 BPBF 和 SAD 可通过 C 端的调控结构域与 HvGAMYB 蛋白发生互作,从而影响种子的发育<sup>[32-33]</sup>(图 3)。

4 *Dof* 基因家族的生物学功能

研究表明,与 *Dof* 蛋白结合的元素存在于多种植物特异性基因的启动子序列中<sup>[5]</sup>,如近期从矮牵牛的 2 个花特异性表达基因 *PhLRR* 和 *PhGRP* 的启动子序列中就发现大量可与 *Dof* 蛋白结合的顺式调控元件<sup>[46]</sup>。由于 *Dof* 蛋白具有蛋白-启动子和蛋白-蛋白互作的功能,因此 *Dof* 蛋白可广泛地参与植物的组织分化、种子发育、代谢调节以及逆境胁迫等多种生物学过程<sup>[47]</sup>。本研究就不同植物中与 *Dof* 基因相互作用的蛋白及其功能进行了总结(表 2)。

4.1 *Dof* 基因与植物的组织分化

4.1.1 *Dof* 基因参与植物花药发育 启动子可诱导其下游基因在花药中特异性表达,为更好地了解花药发育过程,众多花药特异性基因的启动子在拟南芥、烟草、矮牵牛、马铃薯、油菜和水稻等植物中被鉴定出来,在这些启动子中都含有大量的可与 *Dof* 转录因子结合的顺式元件。*ZmDof1* 作为第一个发

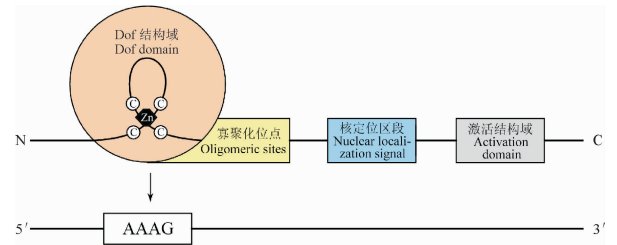
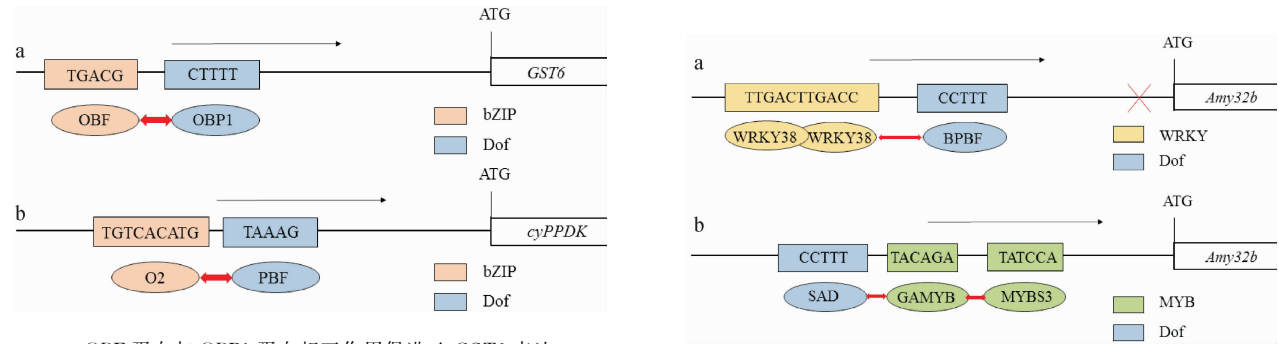


图 1 *Dof* 蛋白结构及 AAAG 序列识别位点示意图  
Fig. 1 Schematic diagram of *Dof* protein structure and AAAG sequence identification site

表 1 不同植物中 *Dof* 基因数目 (2015~2018)

Table 1 The number of *Dof* genes in different plants (2015—2018)

| 编号<br>Number | 物种<br>Species                      | 分类<br>Group         | <i>Dof</i> 基因数目<br>Number of <i>Dof</i> | 参考文献<br>Reference |
|--------------|------------------------------------|---------------------|-----------------------------------------|-------------------|
| 1            | 香蕉 <i>Musa acuminata</i>           | 单子叶植物 Monocotyledon | 74                                      | [11]              |
| 2            | 穆子 <i>Eleusine coracana</i>        | 单子叶植物 Monocotyledon | 48                                      | [12]              |
| 3            | 粟 <i>Setaria italica</i>           | 单子叶植物 Monocotyledon | 35                                      | [13]              |
| 4            | 毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i>     | 单子叶植物 Monocotyledon | 26                                      | [15]              |
| 5            | 粗山羊草 <i>Aegilops tauschii</i>      | 单子叶植物 Monocotyledon | 10                                      | [16]              |
| 6            | 茄子 <i>Solanum melongena</i>        | 双子叶植物 Dicotyledon   | 29                                      | [14]              |
| 7            | 大白菜 <i>Brassica pekinensis</i>     | 双子叶植物 Dicotyledon   | 76                                      | [17]              |
| 8            | 苹果 <i>Malus domestica</i>          | 双子叶植物 Dicotyledon   | 60                                      | [18]              |
| 9            | 胡萝卜 <i>Daucus carota</i>           | 双子叶植物 Dicotyledon   | 46                                      | [19]              |
| 10           | 蒺藜苜蓿 <i>Medicago truncatula</i>    | 双子叶植物 Dicotyledon   | 42                                      | [20]              |
| 11           | 毛果杨 <i>Populus trichocarpa</i>     | 双子叶植物 Dicotyledon   | 41                                      | [21]              |
| 12           | 木豆 <i>Cajanus cajan</i>            | 双子叶植物 Dicotyledon   | 38                                      | [22]              |
| 13           | 鹰嘴豆 <i>Cicer arietinum</i>         | 双子叶植物 Dicotyledon   | 37                                      | [23]              |
| 14           | 黄瓜 <i>Cucumis sativus</i>          | 双子叶植物 Dicotyledon   | 36                                      | [24]              |
| 15           | 马铃薯 <i>Solanum tuberosum</i>       | 双子叶植物 Dicotyledon   | 35                                      | [3]               |
| 16           | 辣椒 <i>Capsicum annuum</i>          | 双子叶植物 Dicotyledon   | 33                                      | [25]              |
| 17           | 茶树 <i>Camellia sinensis</i>        | 双子叶植物 Dicotyledon   | 29                                      | [26]              |
| 18           | 桃 <i>Prunus persica</i>            | 双子叶植物 Dicotyledon   | 25                                      | [27]              |
| 19           | 小桐子 <i>Jatropha curcas</i>         | 双子叶植物 Dicotyledon   | 24                                      | [28]              |
| 20           | 菊花 <i>Chrysanthemum morifolium</i> | 双子叶植物 Dicotyledon   | 20                                      | [29]              |



a. OBF 蛋白与 OBP1 蛋白相互作用促进 *AtGST6* 表达；  
b. O2 蛋白与 PBF 蛋白相互作用促进玉米 *cyPPDK* 基因表达

a. BPBF 与 WRKY38 相互作用并在 GA 不存在的情况下抑制 *Amy32b* 表达；b. SAD 与 GAMYB 相互作用并在 GA 存在下激活 *Amy32b* 表达

图 2 *Dof* 与 bZIP 相互作用调控目的基因的表达

a. BPBF could inhibit the expression of *Amy32b* by interacting with WRKY38 when absence GA; b. SAD could activate the expression of *Amy32b* by interacting with GAMYB under the GA treatment

Fig. 3 *Dof* proteins could regulate the target genes expression by interacting with other transcription factors 药的发育<sup>[49]</sup>。

现的 *Dof* 基因,可调控玉米花粉特异性基因 *Zm401* 的表达,并且该基因在植物花粉粒中也有较高的表达水平<sup>[48]</sup>;此外,玉米 *ZmDof30* 作为 *Zm908* 的转录阻遏蛋白基因,可负调控花粉萌发和花粉管生长的关键基因 *Zm908* 的启动子活性,从而影响植物花

4.1.2 *Dof* 基因参与植物的开花过程 光周期是控制植物开花的重要因素,*Dof* 转录因子可通过调控

表 2 *Dof* 相互作用蛋白及其在植物生长和发育中的功能

Table 2 List of *Dof* interacting proteins and their function in plant growth and development

| <i>Dof</i> 基因<br><i>Dof</i> gene | 互作蛋白(基因家族)<br>Interacting protein(Gene family) | 功能<br>Function                                                                                                                                                                                      | 参考文献<br>Reference |
|----------------------------------|------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------|
| <i>OBP1</i>                      | OBF( <i>bZIP</i> )                             | 促进 OBF 蛋白与 OCS 原件的结合<br>Promoting the combination of OBF protein with OCS motif                                                                                                                     | [30]              |
| <i>PBF</i>                       | O2( <i>bZIP</i> )                              | 调节胚乳特异性基因的表达<br>Regulating the expression of endosperm-specific genes                                                                                                                               | [31]              |
| <i>RPFb</i>                      | RISBZ( <i>bZIP</i> )                           | 调节胚乳特异性基因的表达<br>Regulating the expression of endosperm-specific genes                                                                                                                               | [34]              |
| <i>BPBF</i>                      | BLZ2/HvMYBS3( <i>bZIP</i> /MYB)                | 调节胚乳特异性基因的表达<br>Regulating the expression of endosperm-specific genes                                                                                                                               | [32]              |
| <i>BPBF</i>                      | HvGAMYB(MYB)                                   | 调节胚乳特异性基因的表达<br>Regulating the expression of endosperm-specific genes                                                                                                                               | [35]              |
| <i>OsDof 3</i>                   | GAMYB(MYB)                                     | 调节赤霉素响应过程<br>Regulating the processes of gibberellin response                                                                                                                                       | [36]              |
| <i>SAD</i>                       | GAMYB(MYB)                                     | 调节胚乳特异性基因 <i>Itr1</i> 和 <i>Hor2</i> 的表达<br>Regulating the expression of endotoxin-specific genes <i>Itr1</i> and <i>Hor2</i>                                                                        | [37]              |
| <i>SAD</i>                       | GAMYB(MYB)                                     | 激活 $\alpha$ -淀粉酶基因 <i>Amy32b</i> 在糊粉层中的表达<br>Activating the expression of $\alpha$ -Amylase gene <i>Amy32b</i> in aleurone layer                                                                    | [33]              |
| <i>Dof 2</i>                     | HMGB(HMG)                                      | 增强与靶 DNA 位点的结合从而促进转录调控<br>Increasing the transcription regulation by enhance binding to the target DNA sites                                                                                        | [38]              |
| <i>WPBF</i>                      | TaQM(QM)                                       | 激活 $\alpha$ -麦胶蛋白基因的转录<br>Activating the transcription of $\alpha$ -gliadin gene                                                                                                                    | [39]              |
| <i>BPBF</i>                      | HvWRKY38(WRKY)                                 | 抑制 SAD 和 HvGAMYB 的协同效应并阻止 $\alpha$ -淀粉酶基因 <i>Amy32b</i> 在糊粉层中的表达<br>Inhibiting the co-operation effect of SAD with HvGAMYB and the expression of alpha-amylase gene <i>Amy32b</i> in aleurone layer | [33]              |
| <i>AtDOF4.7</i>                  | ZINC FINGER PROTEIN2( <i>ZFP</i> )             | 控制花器官的脱落<br>Controlling the loss of flower organs                                                                                                                                                   | [40]              |
| <i>GmDof4</i>                    | aCCD,FAB2,FAD8                                 | 调控油酸的合成过程<br>Regulating the synthesis of oleic acid                                                                                                                                                 | [41]              |
| <i>GmDof11</i>                   | CRA1,FAD6,FAD2                                 | 调控油酸的合成过程<br>Regulating the synthesis of oleic acid                                                                                                                                                 | [41]              |
| <i>AtDof6</i>                    | TCP14 ( <i>TCP</i> )                           | 通过抑制 <i>TCP14</i> 功能来调控种子早期发芽<br>Regulating early germination of seeds by inhibiting the function of <i>TCP14</i>                                                                                   | [42]              |
| <i>GATA12</i>                    | RGL2( <i>GRAS</i> )                            | 通过激活 <i>GATA12</i> 的表达调控种子休眠<br>Regulating seed dormancy by activating <i>GATA12</i> expression                                                                                                     | [43]              |
| <i>MaDof23</i>                   | MaERF9                                         | 调控香蕉成熟相关基因的表达<br>Regulating the expression of banana mature-related genes                                                                                                                           | [44]              |
| <i>CDF1</i>                      | TPL                                            | 通过与 TPL 共阻遏蛋白的相互作用来调控拟南芥开花<br>Regulating the flowering of <i>Arabidopsis</i> by interaction with TPL co-repressor proteins                                                                          | [45]              |

植物光敏色素和隐花色素的信号转导通路来响应光反应。*CDFs* 是一类参与开花调节的 *Dof* 亚家族成员,已有报道表明拟南芥中的 *CDFs* 基因对光周期调控的开花过程起至关重要的作用,如 *AtCDF1* 可通过调节 *CO* 和 *FT* 的表达水平来抑制植物开花<sup>[45]</sup>;此外,在拟南芥中过表达番茄的 *SiCDF3* 基因和油菜的 *BnCDF1* 基因,能通过调节成花基因如 *CO* 和 *FT* 来推迟开花<sup>[50-51]</sup>;不同的是,在番茄中过表达 *TDDF1* 基因可通过调节开花基因表达而诱导番茄早期开花<sup>[52]</sup>;水稻 *OsDof12*、*OsDof4* 基因则受

光照条件的影响从而控制植株开花<sup>[53-54]</sup>。

**4.1.3 *Dof* 基因参与植物保卫细胞的发育过程**

保卫细胞作为植物叶面表皮的重要组成成分,控制着气孔的开合,在植物气体交换与控制水分蒸腾方面发挥着重要作用。研究表明,植物 *Dof* 基因参与了保卫细胞的生长发育过程,如将拟南芥保卫细胞中特异性表达的 *AtMYB60* 基因的 *Dof* 蛋白结合位点删除后,发现 *AtMYB60* 基因的表达量发生了变化,从而影响了植物保卫细胞的发育<sup>[55]</sup>;拟南芥植株 *AtSCAP1* 基因功能缺失后,导致气孔呈现不规

则形状,从而缺乏控制气孔开闭的能力,进一步研究发现,SCAP1 基因是通过调控 *GORK*、*AtMYB60*、*PYL2* 等下游基因的表达来调控保卫细胞的发育<sup>[56]</sup>。

**4.1.4 Dof 基因参与植物组织分化的其他发育过程** *Dof* 基因家族成员除了参与植物的花药发育、开花响应、保卫细胞发育过程,还通过调控植物细胞周期、维管系统形成、叶片极性、花器官脱落等过程来直接或间接地影响植物的形态建成。已有研究报道,在拟南芥中过表达 *Dof* 转录因子 *AtOBP1*,可缩短细胞周期<sup>[30]</sup>; *AtOBP3* 通过调控光敏色素和花青素来影响子叶的扩展和子叶下胚轴的伸长<sup>[47]</sup>; *AtDof4.1* 作为转录阻遏物影响着植株的开花和器官的尺寸(例如叶和拟南芥中的角果)<sup>[57]</sup>; *AtDof5.1* 通过启动 *REV* 基因的表达来调控植物器官发育<sup>[1]</sup>; *AtDof2.4* 和 *AtDof5.8* 参与了拟南芥叶和花芽维管系统的形成<sup>[47]</sup>; *AtDof4.7* 参与了花器官的脱落过程<sup>[40]</sup>。另外,毛竹 *Dof* 家族的部分基因如 *PheDof1*、*PheDof4*、*PheDof5*、*PheDof12*、*PheDof14*、*PheDof16* 也参与了花器官的形成发育过程<sup>[15,58-59]</sup>。

**4.2 Dof 基因与植物的种子/果实发育**

**4.2.1 Dof 基因参与植物种子/果实的萌发与休眠** 研究表明,种子萌发的过程受到赤霉素(GAs)和脱落酸(ABA)的调控,*Dof* 基因家族成员可通过对 ABA 和 GA 的合成代谢进行调节来调控种子的萌发。如拟南芥 *AtDof6* 基因可通过与 TCP14 蛋白相互作用,影响 ABA 的合成代谢来调控种子的萌发<sup>[42]</sup>; *AtDAG1* 基因可通过直接抑制 GA 生物合成基因 *GA3ox1* 和 ABA 分解代谢基因 *CYP707A2* 的表达来调控种子的休眠和萌发<sup>[60]</sup>; *AtDGA2* 行使与 *AtDAG1* 相反的功能参与种子的萌发过程<sup>[61]</sup>; 另有研究报道,桃的 *PpeDof* 基因及玉米的 *ZmDof3* 基因也在种子的萌发与休眠过程中发挥着积极的调控作用<sup>[27,62]</sup>。

**4.2.2 Dof 基因参与植物种子/果实的成熟** 植物 *Dof* 蛋白一般通过调控种子/果实成熟相关基因的表达来影响果实的成熟。如草莓的 *FaDof2* 基因是一种与果实成熟相关的转录因子,由激素调控并作用于特定受体,其表达与丁香酚含量有关,在草莓成熟过程中沉默表达 *FaDof2* 基因,可抑制花托中涉及丁香酚产生的关键基因的表达,从而影响草莓的成熟<sup>[63]</sup>; 另外,香蕉的转录抑制因子 *MaDof23* 也可通过调控成熟相关基因(如 *MaEXP1/2/3/5*、*MaXET7*、*MaPG1*)的表达来影响香蕉的成熟<sup>[44]</sup>。

**4.2.3 Dof 基因参与植物种子/果实中蛋白质和脂肪的合成** *Dof* 转录因子除了影响植物种子/果实的休眠、萌发和成熟,还与蛋白质和脂肪的存储合成相关。在拟南芥中过表达 *GmDof4* 和 *GmDof11*,会增加种子发育期间种子的脂质含量,抑制种子贮藏蛋白基因 *CRA1* 的表达<sup>[64]</sup>; 在大豆中过表达 *GmDof11*,可使转基因大豆种子的蛋白质含量降低,油脂含量增加<sup>[64]</sup>; 而在甘蓝型油菜中过表达 *GmDof4* 基因,可促进 *FAB2* 基因和 *FAD8* 基因的表达从而使种子中的油脂含量增加,蛋白含量降低<sup>[41]</sup>。

**4.3 Dof 基因与植物的代谢调节**

**4.3.1 Dof 基因参与单子叶植物的代谢调节**

*Dof* 蛋白通过调控碳氮代谢相关基因的表达参与植物的代谢调节。在单子叶植物中,玉米 *Dof1* 和 *Dof2* 基因通过行使相反的功能影响  $C_4$  循环中的 PEPC 羧化酶基因的表达,从而影响植物的碳代谢过程<sup>[65]</sup>; 将 *ZmDof1* 基因导入水稻,可增加水稻碳氮的积累,促进植株在低氮条件下的生长<sup>[66]</sup>; 此外,小麦 *TaDof1* 基因的超量表达可促进谷氨酰胺合成酶和谷氨酸酶的表达,进而影响了小麦的氮利用率<sup>[67]</sup>; 水稻 *OsDOF18* 基因可介导氨氮的运输和氮的分布,进而影响植物氮素的使用效率<sup>[68]</sup>。

**4.3.2 Dof 基因参与双子叶植物的代谢调节** 研究表明,*Dof* 蛋白还参与了拟南芥、番茄、茶树等双子叶植物生命活动的代谢调节过程。在拟南芥中用 35S 强启动子过表达水稻 *OsDof25* 基因,可促进铵转运蛋白基因 *AtAMT1.1* 和 *AtAMT2.1* 的表达,同时抑制硝酸盐转运蛋白基因 *AtNRT2.1* 的表达,从而导致总氨基酸浓度的增加<sup>[69]</sup>; 在番茄植株中分别超量表达拟南芥和番茄的 *CDF3* 基因,发现 *CDF3* 会引起初级代谢的变化,并促进氮同化进程<sup>[70]</sup>; 对茶树进行氮饥饿处理后再供给氮发现, *CsCDF1* 基因在不同组织中对不同浓度氮的反应有上调的趋势<sup>[71]</sup>。此外, *Dof* 基因还参与苯基丙酸、类黄酮和芥子油苷等次生代谢产物的合成过程,如在拟南芥中过表达 *AtDof4.2* 基因影响了苯丙酸的代谢途径,其黄酮类的合成受到抑制,而促进了肉桂酸的合成<sup>[72]</sup>。

**4.3.3 Dof 基因参与苔藓类植物的代谢调节** 小立碗藓中的 *PpDof1* 蛋白是目前于苔藓类植物中报道的唯一一个参与代谢调节的 *Dof* 家族成员,在 *PpDof1* 基因功能缺失突变体中,小立碗藓原丝体配子托的形成延迟或者减少,并且在 BCD 培养基上

*PpDof1* 缺失突变体的菌落大小以及长丝侧枝的多少均受到培养基中外加碳氮源的影响<sup>[73]</sup>。

#### 4.4 Dof 转录因子与植物的逆境胁迫

**4.4.1 Dof 基因响应植物的干旱胁迫** 目前已有研究表明,小麦 *Dof* 家族成员 *TaDof1*、*TaDof2*、*TaDof14*、*TaDof15* 是小麦在干旱、盐等逆境胁迫下的应答基因。*TaDof14* 和 *TaDof15* 两个基因在干旱胁迫下上调<sup>[74]</sup>;在 PEG 脱水处理下,*TaDof1*、*TaDof2* 在小麦根和叶子中表达下调,但在干旱胁迫下,两基因在不同品种间差异表达<sup>[67,74]</sup>;此外,水稻 *OsDof18* 基因以及高粱的 *SbDof12*、*SbDof19*、*SbDof24* 三个基因的表达也均受干旱胁迫的诱导<sup>[68,75]</sup>。

**4.4.2 Dof 基因响应植物的盐胁迫** *Dof* 基因家族的许多成员能够影响转基因植株的耐盐能力。怪柳的 *ThDof1.4* 和 *ThZFP1* 基因可在体内形成一种转录调控级联,其表达可以增加脯氨酸含量,增强 ROS 的清除能力,从而提高怪柳对盐胁迫和渗透胁迫的耐受性<sup>[76]</sup>;同样,对怪柳 *TheIF1A* 的功能研究也表明,*Dof* 家族基因在参与植物逆境胁迫的响应过程中,能够影响转基因植株的耐盐能力<sup>[77]</sup>;此外,在拟南芥中过量表达番茄的 *SlCDF1*、*SlCDF3* 基因,可通过激活各种胁迫响应基因(包括 *COR15*、*RD29A* 和 *RD10*)的表达来增加植物的抗干旱性和耐盐性<sup>[50]</sup>;另有研究报道拟南芥的部分 *Dof* 基因和小立碗藓的 *Dof1* 基因也富含 NaCl 敏感性,并在盐胁迫条件下具有上调表达的趋势<sup>[73]</sup>。

**4.4.3 Dof 基因响应植物的高/低温胁迫** 高温和低温是植物生命活动中常遭遇的两种非生物逆境,*Dof* 转录因子广泛参与植物的高低温胁迫响应过程。通过 38 °C 高温和 4 °C 低温胁迫处理茶树的 3 个不同品种后发现,3 种茶树中的 *CsDof1* 和 *CsDof2* 基因表达量都高于对照组,且在不同茶树品种间存在差异<sup>[78]</sup>;白菜受高低温胁迫处理后,其体内的 *Dof* 基因表达量会迅速升高<sup>[17]</sup>;在低温条件下,过表达甘蓝型油菜 *Dof* 基因 *BnCDF1*,植株的冷应答基因会表现出较高的表达水平<sup>[51]</sup>。

**4.4.4 Dof 基因响应植物的激素胁迫** *Dof* 基因家族成员不仅参与干旱、脱水、高低温、NaCl 等引起的非生物胁迫过程,还参与了 ABA、AsA 等引起的激素胁迫。通过 qRT-PCR 分析非生物胁迫下(包括干旱、高盐度和 ABA)马铃薯 *Dof* 基因成员的表达模式,发现 *StDof* 基因在不同胁迫下的表达模式

有很大差异,大部分 *StDof* 基因的表达在胁迫条件下会表现出上调的趋势<sup>[8]</sup>;有研究显示,在毛果杨的 *Dof* 家族基因的启动子区域发现许多重要的应激或植物激素相关的顺式元件,进一步对其叶和根的表达谱分析发现,在渗透和 ABA 胁迫下,*PtDof* 基因家族中共有 7 个基因在叶和根中的表达始终表现为上调的趋势<sup>[21]</sup>;除此之外,番茄中的 *SlDof22* 基因可通过与 *S1SOS1* 基因的启动子序列结合,负调控番茄中 AsA 的积累<sup>[79]</sup>。

#### 4.4.5 Dof 基因响应植物多种非生物逆境胁迫

通过对毛竹 *PheDof* 基因的表达谱进行分析发现,毛竹中的大部分 *PheDof* 基因在盐、干旱和冷处理下显示出较高的表达水平,并且这些 *PheDof* 基因在以上胁迫处理 1 h 后就表现为上调表达的趋势,这表明 *PheDof* 基因可能参与了毛竹的多重胁迫反应途径<sup>[59]</sup>;值得注意的是,*PheDof4-1* 基因的表达在干旱胁迫的幼茎中受到了诱导,而在叶片和根中则受到了抑制,但是在低温胁迫的根中,*PheDof4-1* 基因的表达量则表现为急剧的增加<sup>[80]</sup>。近期研究表明,苹果 *Dof* 家族中的大部分成员对 PEG、NaCl、冷胁迫以及外源 ABA 的处理都非常敏感<sup>[18]</sup>;番茄 *Dof* 家族成员 *TDDF1* 在植物中的超量表达可以改善植物体对干旱、盐以及各种激素处理的耐受性,并增强对晚疫病的抵抗性<sup>[52]</sup>;此外,在盐、脱水和伤害胁迫情况下,水稻 *OsDof18* 基因可参与根表达基因 *OsRGLP2* 的转录激活,从而使转水稻 *OsRGLP2* 基因的烟草表现出很强的恢复能力<sup>[81]</sup>。

## 5 展 望

*Dof* 基因家族成员广泛参与植物的光合调控、碳氮代谢、种子储藏蛋白的合成、次生代谢物的合成、种子发育及萌发、植物的保卫细胞调控、生物和非生物胁迫应答等过程,在植物生长发育过程中起到至关重要的作用<sup>[47]</sup>。自第一个 *Dof* 蛋白发现以来,随着基因组学和生物信息学的发展,利用插入突变、RNA 干扰(RNAi)、基因瞬时表达、迁移率变动实验以及转基因技术,已经解析了大量 *Dof* 基因的生物学功能及其调控机理。但迄今为止,与该家族成员互作的基因所参与的转录调控网络尚不明确,且关于 *Dof* 转录因子参与植物育性调控的研究仍鲜有报道。因此,今后应对 *Dof* 转录因子所参与的转录调控网络进行进一步解析,并尝试将具有不同功能的 *Dof* 基因家族成员应用于植物的性状改良。

## 参考文献:

- [1] GUPTA S, MALVIYA N, KUSHWAHA H, *et al.* Insights into structural and functional diversity of dof (DNA binding with one finger) transcription factor [J]. *Planta*, 2015, **241** (3): 549-562.
- [2] LIU L, WHITE M J, MACRAE T H. Transcription factors and their genes in higher plants functional domains, evolution and regulation [J]. *European Journal of Biochemistry*, 1999, **262**(2): 247-257.
- [3] VENKATESH J, PARK S W. Genome-wide analysis and expression profiling of DNA-binding with one zinc finger (Dof) transcription factor family in potato [J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2015, **94**: 73.
- [4] YANAGISAWA S, SCHMIDT R J. Diversity and similarity among recognition sequences of Dof transcription factors [J]. *Plant Journal*, 1999, **17**(2): 209.
- [5] YANAGISAWA S. The Dof family of plant transcription factors [J]. *Trends in Plant Science*, 2002, **7**(12): 555-560.
- [6] YANAGISAWA S. Dof domain proteins: plant-specific transcription factors associated with diverse phenomena unique to plants[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2004, **45**(4): 386-391.
- [7] UMEMURA Y, ISHIDUKA T, YAMAMOTO R, *et al.* The Dof domain, a zinc finger DNA-binding domain conserved only in higher plants, truly functions as a Cys2/Cys2 Zn finger domain [J]. *Plant Journal*, 2004, **37**(5): 741-749.
- [8] KISU Y, ONO T, SHIMOFURUTANI N, *et al.* Characterization and expression of a new class of zinc finger protein that binds to silencer region of ascorbate oxidase gene [J]. *Plant and Cell Physiology*, 1998, **39**(10): 1 054.
- [9] 蔡晓锋,张余洋,张俊红,等.植物 Dof 基因家族功能研究进展 [J].植物生理学报, 2013, **49**(1): 1-12.  
CAI X F, ZHANG Y Y, ZHANG J H, *et al.* Advances in research on function of the Dof gene family in plant [J]. *Plant Physiology Journal*, 2013, **49** (1): 1-12.
- [10] YANAGISAWA S, IZUI K. Molecular cloning of two DNA-binding proteins of maize that are structurally different but interact with the same sequence motif [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1993, **268**(21): 16 028-16 036.
- [11] DONG C, HU H, XIE J. Genome-wide analysis of the DNA-binding with one zinc finger (Dof) transcription factor family in bananas [J]. *Genome*, 2016, **59**(12): 1 085.
- [12] GUPTA S, PATHAK R K, GUPTA S M, *et al.* Identification and molecular characterization of Dof transcription factor gene family preferentially expressed in developing spikes of *Eleusine coracana* L. [J]. *Biotech*, 2018, **8**(2): 82.
- [13] LI Z, LIU B, ZHENG G, *et al.* Genome-wide characterization of the SiDof gene family in foxtail millet (*Setaria italica*) [J]. *Biosystems*, 2017, **151**: 27-33.
- [14] WEI Q, WANG W, HU T, *et al.* Genome-wide identification and characterization of Dof transcription factors in eggplant (*Solanum melongena* L.) [J]. *PeerJ*, 2018, **6**: e4481.
- [15] WANG T, YUE J J, WANG X J, *et al.* Genome-wide identification and characterization of the Dof, gene family in moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla* var. *pubescens*) [J]. *Genes and Genomics*, 2016, **38**(8): 733-745.
- [16] 赵梦琪,周正富,齐豫川,等.粗山羊草 Dof 转录因子家族基因的鉴定与分析 [J]. 分子植物育种, 2017, **15** (7): 2 590-2 597.
- [17] ZHAO M Q, ZHOU Z F, QI Y C, *et al.* Identification and analysis of the Dof transcription factor gene family in *Aegilops tauschii* [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2017, **15** (7): 2 590-2 597.
- [18] MA J, LI M Y, WANG F, *et al.* Genome-wide analysis of Dof family transcription factors and their responses to abiotic stresses in Chinese cabbage [J]. *BMC Genomics*, 2015, **16** (1): 33.
- [19] ZHANG Z, YUAN L, LIU X, *et al.* Evolution analysis of Dof transcription factor family and their expression in response to multiple abiotic stresses in *Malus domestica* [J]. *Gene*, 2017, **639**(3): 137-148.
- [20] HUANG W, HUANG Y, LI M Y, *et al.* Dof transcription factors in carrot: genome-wide analysis and their response to abiotic stress [J]. *Biotechnology Letters*, 2016, **38** (1): 145-155.
- [21] SHU Y J, SONG L L, ZHANG J, *et al.* Genome-wide identification and characterization of the Dof gene family in *Medicago truncatula* [J]. *Genetics & Molecular Research*, 2015, **14**(3): 10 645-10 657.
- [22] WANG H, ZHAO S, GAO Y, *et al.* Characterization of Dof transcription factors and their responses to osmotic stress in poplar (*Populus trichocarpa*) [J]. *Plos One*, 2017, **12** (1): e0170210.
- [23] MALVIYA N, GUPTA S, *et al.* Genome wide in silico characterization of Dof gene families of pigeonpea (*Cajanus cajan* (L) Millsp) [J]. *Molecular Biology Reports*, 2015, **42**(2): 535-552.
- [24] NASIM J, MALVIYA N, *et al.* Genome-wide bioinformatics analysis of Dof transcription factor gene family of chickpea and its comparative phylogenetic assessment with *Arabidopsis* and rice [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2016, **302** (8): 1-18.
- [25] WEN C, CHENG Q, ZHAO L, *et al.* Identification and characterisation of Dof transcription factors in the cucumber genome [J]. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 23 072.
- [26] KANG W H, KIM S, LEE H A, *et al.* Genome-wide analysis of Dof transcription factors reveals functional characteristics during development and response to biotic stresses in pepper [J]. *Scientific Reports*, 2016, **6**.
- [27] LI H, HUANG W, LIU Z W, *et al.* Transcriptome-based analysis of Dof family transcription factors and their responses to abiotic stress in tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. *International Journal of Genomics*, 2016, **2016** (21): 5 614 142.
- [28] CHEN M, LIU X, LEI H, *et al.* Genome-wide analysis of Dof family genes and their expression during bud dormancy in peach (*Prunus persica*) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, **214**: 18-26.
- [29] 王海波,唐利洲.基于基因组鉴定小桐子 Dof 转录因子家族及其表达分析[J].分子植物育种, 2018, **16**(3): 764-771.
- [30] WANG H B, TANG L Z. Genome-wide identification and expression analysis of Dof transcription factor family in *Jatropha curcas* [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2018, **16**(3): 764-771.

- [29] SONG A, GAO T, LI P, *et al.* Transcriptome-wide identification and expression profiling of the DOF transcription factor gene family in *Chrysanthemum morifolium* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, **7**(164).
- [30] ZHANG B, CHEN W, FOLEY R C, *et al.* Interactions between distinct types of DNA binding proteins enhance binding to ocs element promoter sequences [J]. *Plant Cell*, 1995, **7**(12): 2 241.
- [31] VICENTECARBAJOSA J, MOOSE S P, *et al.* A maize zinc-finger protein binds the prolamin box in zein gene promoters and interacts with the basic leucine zipper transcriptional activator Opaque2 [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1997, **94**(14): 7 685-7 690.
- [32] RUBIO-SOMOZA I, MARTINEZ M, ABRAHAM Z, *et al.* Ternary complex formation between *HvMYBS3* and other factors involved in transcriptional control in barley seeds [J]. *Plant Journal*, 2006, **47**(2): 269-281.
- [33] ZOU X, SHEN Q J. Interactions of two transcriptional repressors and two transcriptional activators in modulating gibberellin signaling in aleurone cells [J]. *Plant Physiology*, 2008, **148**(1): 176-186.
- [34] TAJI KAWAKATSU, MASAYUKI P, *et al.* Compensation and interaction between *RISBZ1* and *RPF* during grain filling in rice [J]. *Plant Journal*, 2009, **59**(6): 908-920.
- [35] DIAZ I, VICENTE-CARBAJOSA J, *et al.* The GAMYB protein from barley interacts with the DOF transcription factor BPBF and activates endosperm-specific genes during seed development [J]. *Plant Journal*, 2002, **29**(4): 453-464.
- [36] WASHIO K. Functional dissections between GAMYB and Dof transcription factors suggest a role for protein-protein associations in the gibberellin-mediated expression of the *RAmy1A* gene in the rice aleurone [J]. *Plant Physiology*, 2003, **133**(2): 850-863.
- [37] DIAZ I, MARTINEZ M, ISABEL LAMONEDA I, *et al.* The DOF protein, SAD, interacts with GAMYB in plant nuclei and activates transcription of endosperm-specific genes during barley seed development [J]. *Plant Journal*, 2005, **42**(5): 652.
- [38] KROHN N M, YANAGISAWA S, *et al.* Specificity of the stimulatory interaction between chromosomal HMGB proteins and the transcription factor *Dof2* and its negative regulation by protein kinase CK2-mediated phosphorylation [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, **277**(36): 32 438-32 444.
- [39] DONG G, NI Z, YAO Y, *et al.* Wheat Dof transcription factor *WPBF* interacts with *TaQM* and activates transcription of an alpha-gliadin gene during wheat seed development. [J]. *Plant Molecular Biology*, 2007, **63**(1): 73-84.
- [40] WEI P C, TAN F, GAO X Q, *et al.* Overexpression of *AtDOF4.7*, an Arabidopsis DOF family transcription factor, induces floral organ abscission deficiency in Arabidopsis [J]. *Plant Physiology*, 2010, **153**(3): 1 031-1 045.
- [41] 李玉兰. 过表达 *GmDof4* 和 *Gmdof11* 基因对甘蓝型油菜种子脂肪酸组分的影响[D]. 江苏扬州:扬州大学, 2017.
- [42] RUEDAROMERO P, BARREROSICILIA C, GÓMEZCADENAS A, *et al.* Arabidopsis thaliana *DOF6* negatively affects germination in non-after-ripened seeds and interacts with *TCP14* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, **63**(5): 1 937-1 949.
- [43] PRATIBHA, RAVINDRAN, VERMA, *et al.* A novel RGL2-DOF6 complex contributes to primary seed dormancy in Arabidopsis thaliana by regulating a GATA transcription factor [J]. *Molecular Plant*, 2017, **10**(10): 1 307-1 320.
- [44] FENG B H, HAN Y C, XIAO Y Y, *et al.* The banana fruit Dof transcription factor *MaDof23* acts as a repressor and interacts with *MaERF9* in regulating ripening-related genes [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, **67**(8): 2 263-2 275.
- [45] GORALOGIA G S, LIU T, ZHAO L, *et al.* CYCLING DOF FACTOR 1 represses transcription through the TOPLESS corepressor to control photoperiodic flowering in Arabidopsis [J]. *Plant Journal*, 2017, **92**(2).
- [46] YUE Y Z, YIN C, GUO R, *et al.* An anther-specific gene *PhGRP* is regulated by *PhMYC2* and causes male sterility when overexpressed in petunia anthers [J]. *Plant Cell Reports*, 2017, **36**(9): 1-15.
- [47] NOGUERO M, ATIF R M, OCHATT S, *et al.* The role of the DNA-binding one zinc finger (DOF) transcription factor family in plants [J]. *Plant Science*, 2013, **209**(2): 32-45.
- [48] CHEN X, WANG D, LIU C, *et al.* Maize transcription factor *Zmdof1* involves in the regulation of *Zm401* gene [J]. *Plant Growth Regulation*, 2012, **66**(3): 271-284.
- [49] PENG J, QI X, CHEN X, *et al.* *ZmDof30* negatively regulates the promoter activity of the pollen-specific gene *Zm908* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, **8**: 685.
- [50] CORRALES A R, SERGIO G N, LAURA C, *et al.* Characterization of tomato cycling Dof factors reveals conserved and new functions in the control of flowering time and abiotic stress responses [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, **65**(4): 995-1 012.
- [51] XU J, DAI H. *Brassica napus*, Cycling Dof Factor1 (*BnCDF1*) is involved in flowering time and freezing tolerance [J]. *Plant Growth Regulation*, 2016, **80**(3): 315-322.
- [52] EWAS M, KHAMES E, *et al.* The tomato DOF Daily Fluctuations 1, *TDDF1* acts as flowering accelerator and protector against various stresses [J]. *Scientific Reports*, 2017, **7**(1): 10 299.
- [53] WU Q, LI D, LI D, *et al.* Overexpression of *OsDof12* affects plant architecture in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, **6**: 833.
- [54] WU Q, LIU X, YIN D, *et al.* Constitutive expression of *OsDof4*, encoding a C2-C2 zinc finger transcription factor, confers its distinct flowering effects under long- and short-day photoperiods in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *BMC Plant Biology*, 2017, **17**(1): 166.
- [55] COMINELLI E, GALBIATI M, ALBERTINI A, *et al.* DOF-binding sites additively contribute to guard cell-specificity of *AtMYB60*, promoter [J]. *BMC Plant Biology*, 2011, **11**: 162.
- [56] NEGI J, MORIWAKI K, *et al.* A Dof transcription factor, *SCAP1*, is essential for the development of functional stomata in Arabidopsis [J]. *Current Biology*, 2013, **23**(6): 479-484.
- [57] AHMAD M, RIM Y, CHEN H, *et al.* Functional character-

- ization of Arabidopsis, Dof transcription factor *AtDof4*. 1 [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2013, **60**(1): 116-123.
- [58] CHENG Z, HOU D, LIU J, *et al.* Characterization of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) Dof factors in floral development and abiotic stress responses [J]. *Genome*, 2018, **61**(1).
- [59] GE W, ZHANG Y, CHENG Z, *et al.* Main regulatory pathways, key genes and microRNAs involved in flower formation and development of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, **15**(1): 82-96.
- [60] BOCCACCINI A, LORRAI R, RUTA V, *et al.* The *DAG1* transcription factor negatively regulates the seed-to-seedling transition in Arabidopsis acting on ABA and GA levels [J]. *BMC Plant Biology*, 2016, **16**(1): 198.
- [61] SILVIA S, ALESSANDRA B, *et al.* DOF AFFECTING GERMINATION 2 is a positive regulator of light-mediated seed germination and is repressed by DOF AFFECTING GERMINATION 1 [J]. *BMC Plant Biology*, 2015, **15**(1): 72.
- [62] QI X, LI S, ZHU Y, *et al.* *ZmDof3*, a maize endosperm-specific Dof protein gene, regulates starch accumulation and aleurone development in maize endosperm [J]. *Plant Molecular Biology*, 2017, **93**(1-2): 7-20.
- [63] MOLINAHIDALGO F J, MEDINAPUCHE L, CAÑETEGÓMEZ C, *et al.* The fruit-specific transcription factor *FaDOF2* regulates the production of eugenol in ripe fruit receptacles [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, **68**(16): 4 529.
- [64] WANG H W, ZHANG B, HAO Y J, *et al.* The soybean Dof-type transcription factor genes, *GmDof4* and *GmDof11*, enhance lipid content in the seeds of transgenic Arabidopsis plants [J]. *Plant Journal*, 2007, **52**(4): 716-729.
- [65] YANAGISAWA S. *Dof1* and *Dof2* transcription factors are associated with expression of multiple genes involved in carbon metabolism in maize [J]. *Plant Journal*, 2000, **21**(3): 281-288.
- [66] KURAI T, WAKAYAMA M, ABIKO T, *et al.* Introduction of the *ZmDof1* gene into rice enhances carbon and nitrogen assimilation under low nitrogen conditions [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2011, **9**(8): 826-837.
- [67] KUMAR R, TAWARE R, *et al.* Influence of nitrogen on the expression of *TaDof1* transcription factor in wheat and its relationship with photo synthetic and ammonium assimilating efficiency [J]. *Molecular Biology Reports*, 2009, **36**(8): 2 209.
- [68] WU Y, YANG W, WEI J, *et al.* Transcription factor *OsD-OF18* controls ammonium uptake by inducing ammonium transporters in rice roots [J]. *Molecules and Cells*, 2017, **40**(3): 178.
- [69] SANTOS L A, SOUZA S R D, FERNANDES M S. *OsD-of25*, expression alters carbon and nitrogen metabolism in Arabidopsis, under high N-supply [J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2012, **6**(4): 327-337.
- [70] CORRALES A R, CARRILLO L, LASIERRA P, *et al.* Multifaceted role of cycling DOF factor 3 (*CDF3*) in the regulation of flowering time and abiotic stress responses in Arabidopsis [J]. *Plant Cell & Environment*, 2017, **40**(5): 748.
- [71] 胡 娟, 王丽鹭, 韦 康, 等. 茶树 *CsCDF1* 基因克隆及表达分析 [J]. 茶叶科学, 2015, (5): 501-511.
- HU J, WANG L Y, WEI K, *et al.* Cloning and expression analysis of *CsCDF1* (cycling dof factor 1) gene in tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. *Journal of Tea Science*, 2015, (5): 501-511.
- [72] SKIRYCZ A, JOZEF CZUK S, *et al.* Transcription factor *AtDOF4.2* affects phenylpropanoid metabolism in Arabidopsis thaliana [J]. *New Phytologist*, 2007, **175**(3): 425-438.
- [73] SUGIYAMA T, ISHIDA T, *et al.* Involvement of *PpDof1* transcriptional repressor in the nutrient condition-dependent growth control of protonemal filaments in *Physcomitrella patens* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, **63**(8): 3 185.
- [74] SHAW L M, MCINTYRE C L, GRESSHOFF P M, *et al.* Members of the Dof transcription factor family in *Triticum aestivum*, are associated with light-mediated gene regulation [J]. *Functional and Integrative Genomics*, 2009, **9**(4): 485-498.
- [75] GUPTA S, ARYA G C, *et al.* Molecular cloning and expression profiling of multiple *Dof* genes of *Sorghum bicolor* (L) Moench [J]. *Molecular Biology Reports*, 2016, **43**(8): 1-8.
- [76] ZANG D, WANG L, ZHANG Y, *et al.* *ThDof1.4*, and *ThZFP1*, constitute a transcriptional regulatory cascade involved in salt or osmotic stress in *Tamarix hispida* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2017, **94**(4-5): 1-13.
- [77] YANG G, YU L, WANG Y, *et al.* The Translation Initiation Factor 1A (*TheIF1A*) from *Tamarix hispida* is regulated by a Dof transcription factor and increased abiotic stress tolerance [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, **8**(837): 513.
- [78] 李 辉, 黄 蔚, 刘志薇, 等. 茶树两个 Dof 转录因子的分离及其在温度胁迫中的响应分析 [J]. 茶叶科学, 2016, **36**(3): 312-322.
- LI H, HUANG W, LIU Z W. Isolation and expression analysis of two temperature responsive Dof genes from *Camellia sinensis* [J]. *Journal of Tea Science*, 2016, **36**(3): 312-322.
- [79] CAI X, ZHANG C, SHU W, *et al.* The transcription factor *SlDof22* involved in ascorbate accumulation and salinity stress in tomato [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2016, **474**(4): 736-741.
- [80] 刘 俊, 黄 容, 程占超, 等. 毛竹 *PheDof4-1* 基因克隆及表达分析 [J]. 安徽农业大学学报, 2017, **44**(3): 398-403.
- LIU J, HUANG R, CHENG Z C, *et al.* Molecular cloning and expression analysis of the *PheDof4-1* gene in moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) [J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2017, **44**(3): 398-403.
- [81] DEEBA F, SULTANA T, MAHMOOD T, *et al.* Involvement of WRKY, MYB and DOF DNA-binding proteins in interaction with a rice germin-like protein gene promoter [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2017, **39**(8): 189.