

植物 *Dof* 基因结构特点及功能研究进展

刘俊¹ 金钰² 吴耀松¹ 刘燕¹ 王文彬¹ 任闪闪¹ 刁松锋³ 陈玉龙¹

(1. 河南中医药大学 中医药科学院 河南省中医方证信号传导重点实验室, 郑州 450046; 2. 河南省林业科学研究院, 郑州 450008; 3. 中国林业科学院经济林研究所 国家林业和草原局泡桐研究开发中心 经济林种质创新与利用国家林业和草原局重点实验室, 郑州 450003)

摘要: DNA 结合单锌指(DNA binding with one zinc finger, Dof)蛋白是由多基因共同编码的只在植物中存在的一类转录因子, 其 N-末端含有高度保守的由 52 个氨基酸残基组成的 C2-C2 型单锌指结构域, 可以与 DNA 和蛋白质结合并相互作用; C-末端是特异转录调控结构域, 因其序列具有多变性, 导致 *Dof* 基因功能的多样性。随着基因组学和生物信息学的发展, 近年来已有多个物种的 *Dof* 蛋白相继被报道出来。*Dof* 基因主要参与植物的生长发育、碳氮代谢、非生物胁迫及开花调控等生物学过程。综述了植物 *Dof* 转录因子的结构特性、已经报道的 *Dof* 基因数目及生物学功能, 在此基础上讨论了毛竹开花研究存在的问题, 并提出未来的展望, 以期为进一步研究 *Dof* 转录因子提供参考。

关键词: 植物; *Dof* 转录因子; 结构特点; 功能研究

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2020-0112

Advances on the Structural Characteristics and Function of *Dof* Gene in Plant

LIU Jun¹ JIN Yu² WU Yao-song¹ LIU Yan¹ WANG Wen-bin¹ REN Shan-shan¹ DIAO Song-feng³
CHEN Yu-long¹

(1. Henan Key Laboratory of TCM Prescription and Syndrome Signaling; Academy of Chinese Medical Sciences, Henan University of Chinese Medicine, Zhengzhou 450046; 2. Henan Academy of Forestry, Zhengzhou 450008; 3. Non-timber Forestry Research and Development Center, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Non-timber Forest Germplasm Enhancement & Utilization of National Forestry and Grassland Administration, Zhengzhou 450003)

Abstract: DNA binding with one zinc finger (Dof) is a kind of specific transcription factors only in plant, which are encoded by multiple genes. The N-terminus contains a highly-conserved C2-C2 single zinc finger domain consisting of 52 amino acid residues, which could bind and interact with DNA and proteins. The C-terminus is a specific transcriptional regulatory domain, its variable amino acid sequence results in the functional diversity of *Dof* genes. With the development of genomics and bioinformatics, *Dof* proteins of multiple species have been reported in recent years. The *Dof* genes are mainly involved in biological processes, such as plant growth and development, carbon and nitrogen metabolism, abiotic stress, and flowering regulation. Hereby we review the structural characteristics of *Dof* transcription factors, the number of reported *Dof* genes and their biological functions. We also discuss the current issues and the future prospects in studying moso bamboo flowering, aiming to provide a reference for the further study of *Dof* transcription factors.

Key words: plants; *Dof* transcription factor; structural characteristics; function research

转录因子又称反式作用因子, 是一类能够专一性结合目的基因上游特异核苷酸序列, 并具有对靶基

因有激活或抑制功能的一类含有特殊结构的蛋白。根据转录因子对其他基因的调控关系, 植物的反式

收稿日期: 2020-02-26

基金项目: 河南中医药大学博士科研基金项目(RSBSJJ2019-04), 国家自然科学基金项目(81873285)

作者简介: 刘俊, 女, 助理研究员, 研究方向: 植物分子生物学; E-mail: liujun_0325@163.com

通讯作者: 陈玉龙, 男, 教授, 博士生导师, 研究方向: 中医药防治炎症与免疫; E-mail: cyl72621@163.com

作用因子可以分为两类，一类可以非选择性地调控基因的转录表达，称之为非特异性转录因子；另一类可以特异性调控下游因子的转录翻译。根据转录因子结合域的类型分为不同的基因家族，同时依据保守域的数目及保守域外的功能域，基因家族又分为不同的亚家族^[1-2]，如 Dof、MYB、MADS、LBD、SAUR、GRF、bHLH、KNOX、WRKY 和 NAC 转录因子家族等。

1 Dof 转录因子在植物基因组中的分布

ZmDof1 是第一个从玉米中克隆出来的 *Dof* 基因^[3]，随着人们对转录因子的关注和深入研究，更多的 *Dofs* 基因从其他物种的基因组数据库中相继被预测或克隆出来。随着基因组学和分子生物学的发展，无论是在高等植物还是在单细胞藻类中发现均有 *Dof* 转录因子家族，但是不同物种中数量差异较大。本文对已报道的不同物种中 *Dof* 转录因子的数目进行了统计，结果如表 1 所示。

2 Dof 转录因子的结构特点

DNA 结合单锌指（DNA binding with one zinc finger，Dof）蛋白是植物特有的转录因子家族之一，属于 C2C2 单锌指蛋白超家族，因富含一个特别的 Cys 残基的单锌指保守结构域，称为 Dof 结构域^[37]。Dof 蛋白通常由 200–400 个核苷酸残基组成，只含有一个拷贝的 Dof 保守域和两个结构域组成，N 末端高度保守的 DNA 结合结构域和 C 尾端转录调控域^[2, 38-41]。结合结构域（Binding domain，BD）是一段高度保守的，由 52 个氨基酸残基组成的 Dof 结构域，在此结构域中 CX2CX21CX2C 基序形成一个单锌指结构，单锌指结构中 4 个保守的 Cys 残基与 1 个 Zn²⁺ 共价结合^[2, 42-44]，一个发生变化，均会导致 Dof 蛋白活性的丧失，DNA 结合结构域能与其他蛋白结合，发生相互作用，是具有重要作用的功能域^[45]。由于 Dof 蛋白的 DNA 结合域序列保守性较强，所以它们都有着相似的 DNA 结合特性^[46]。C 端包含一个具有多种功能的转录调控结构域，能与多种调控蛋白相互作用和激活基因表达^[26]，该结构域氨基酸保守性较差，不同 Dof 成员之间变异很大，进而导致 Dof 蛋白功能的多样性。Dof 蛋白的 N 端和 C 端区域可与多种调控蛋白或拦截信号相互作用，激

表 1 不同物种中 *Dof* 基因的分布^[4]

物种	拉丁名	分类	总数	参考文献
水稻	<i>Oryza sativa</i>	单子叶植物	30	[5]
毛竹	<i>Phyllostachys edulis</i>	单子叶植物	26	[6]
玉米	<i>Zea mays</i>	单子叶植物	54	[7]
高粱	<i>Sorghum bicolor</i>	单子叶植物	28	[8]
大麦	<i>Hordeum vulgare</i>	单子叶植物	24	[9]
小麦	<i>Triticum aestivum</i>	单子叶植物	31	[10]
二穗短柄草	<i>Brachypodium distachyum</i>	单子叶植物	27	[11]
甘蔗	<i>Saccharum officinarum</i>	单子叶植物	25	[8]
香蕉	<i>Musa acuminata</i>	单子叶植物	72	[12]
穆子	<i>Eleusine coracana</i>	单子叶植物	48	[13]
粗山羊草	<i>Aegilops tauschii</i>	单子叶植物	10	[14]
拟南芥	<i>Arabidopsis thaliana</i>	双子叶植物	36	[15]
毛果杨	<i>Populus trichocarpa</i>	双子叶植物	41	[16]
番茄	<i>Solanum lycopersicum</i>	双子叶植物	34	[17]
木豆	<i>Cajanus cajan</i>	双子叶植物	38	[18]
土豆	<i>Solanum tuberosum</i>	双子叶植物	35	[19]
葡萄	<i>Vitis vinifera</i>	双子叶植物	25	[20]
花生	<i>Arachis hypogaea</i>	双子叶植物	8	[21]
茄子	<i>Solanum melongena</i>	双子叶植物	29	[22]
黄瓜	<i>Cucumis sativus</i>	双子叶植物	36	[23]
苹果	<i>Malus domestica</i>	双子叶植物	60	[24]
胡萝卜	<i>Daucus carota</i>	双子叶植物	46	[25]
大白菜	<i>Chinese cabbage</i>	双子叶植物	76	[26]
大豆	<i>Glycine max</i>	双子叶植物	78	[27]
菊花	<i>Dendranthema morifolium</i>	双子叶植物	20	[28]
马铃薯	<i>Solanum tuberosum</i>	双子叶植物	35	[19]
胡椒	<i>Capsicum annuum</i> L.	双子叶植物	33	[29]
茶树	<i>Camellia sinensis</i>	双子叶植物	29	[30]
蒺藜苜蓿	<i>Medicago truncatula</i>	双子叶植物	42	[31]
木薯	<i>Manihot esculenta</i> Crantz	双子叶植物	45	[32]
西瓜	<i>Citrullus lanatus</i>	双子叶植物	39	[33]
蓖麻	<i>Ricinus communis</i>	双子叶植物	24	[34]
麻风树	<i>Jatropha curcas</i>	双子叶植物	25	[34]
榴莲	<i>Durio zibethinus</i> Murr.	双子叶植物	24	[35]
梨	<i>Pyrus bretschneideri</i>	双子叶植物	45	[36]
火炬松	<i>Pinus taeda</i>	松杉	8	[9]
莱茵衣藻	<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	藻类	1	[9]
小立碗藓	<i>Physcomitrella patens</i>	苔藓	23	[29]

活或抑制下游调控因子^[47-48]。

3 Dof转录因子的功能

Dof 蛋白是只存在于植物体内的一类反式作用因子^[49]，拥有丰富的功能。研究表明，Dof 转录因子参与植物的生长调控、信号传导、种子萌发、光

周期响应、非生物胁迫及开花调控等多种生物学途径^[50-55]。

3.1 生长发育

Dof 蛋白参与植物的多种生长发育^[56]。在拟南芥中, OBP 结合蛋白 1 (OBF binding protein 1, OBP1) 蛋白作为 Dof 转录因子家族成员之一, 是首先被报道出来的 OCS 元件结合因子 (OCS element binding factor, OBF), *OBP1* 的过表达导致了细胞周期相关基因显著上调表达, 染色质免疫沉淀实验证实, OBP1 的直接靶点至少包括核心细胞周期基因 *CYCD3*; 3 和复制特异性转录因子基因 *AtDOF2.3*; *OBP1* 在细胞培养中的短期激活影响了细胞周期的重新进入, 缩短了 G1 期的持续时间和细胞周期的总长度, *OBP1* 组成性过表达则影响了细胞的大小和细胞数量, 导致植株矮化; 在胚胎发生、萌发和侧根起始阶段的表达表明, *OBP1* 在细胞周期的重新进入中起着重要的作用, 是关键细胞周期基因的转录调控因子^[57]。过表达 *AtDOF5.4/OBP4* 通过促进内循环的早期发生, 抑制细胞的扩增, 降低了转基因拟南芥细胞的大小和数目, 导致转基因植株矮小。因此, OBP4 (OCS element binding factor, OBF4) 作为一个负调控因子, 调节拟南芥细胞的扩张和细胞周期进程^[58], 并且 OBP4 通过与根毛缺陷型 *RSL2* (*ROOT HAIR DEFECTIVE6-LIKE2*) 基因的启动子结合, 抑制 *RSL2* 的转录, 有助于抑制拟南芥根毛依靠脱落酸 (Abscisic acid, ABA) 的生长^[59]。*AtDof2.4* 启动子在叶片原核、根和胚的原形成层细胞中均有活性, 而 *AtDof5.8* 启动子活性在幼苗叶片原核、发育胚胎的子叶和发育花芽的维管组织的前缘静脉细胞中均有特异性表达, 表明 *AtDof2.4* 和 *AtDof5.8* 在拟南芥不同生长发育过程中发挥不同作用^[42, 60]; *AtDof6* 的转录水平在干燥的种子中积累, 在催熟和种子吸胀时逐渐衰减。研究表明, *AtDof6* 对种子萌发起负调控作用, ABA 超敏表型以及 ABA 生物合成基因 *ABA1* 和 ABA 相关胁迫基因的表达增加, 酵母双杂交和双分子荧光互补实验结果显示, *AtDof6* 可以与种子萌发阳性调节因子 TCP14 发生蛋白互作。在 *TCP14* 突变体中, *ABA1* 和与 ABA 相关的应激基因的表达也增强, 表明 *AtDof6* 对种子萌发起

负调控作用, 并与 TCP14 对一组特定的 ABA 相关基因的调控功能相违背^[61]。*AtDof5.6/HCA2* (*high cambial activity 2*) 优先在各器官的维管系统中表达, 尤其在花序茎的形成层、韧皮部和束间薄壁细胞中, 进一步研究表明, *HCA2* 促进束间形成层在花序梗发育的早期阶段形成。由此表明 *AtDof5.6/HCA2* 参与了拟南芥束间形成层的形成和维管组织发育的调控^[62]; *AtDof4.7* 基因在拟南芥的长角果和里层中丰富表达, 过表达 *AtDof4.7* 基因导致翼瓣和雄蕊的脱落时间明显推迟, 进而影响花器官的脱落^[2], 表明 *AtDOF4.7* 作为转录复合物的一部分参与脱落控制, 直接调控细胞壁水解酶的表达^[63]; *Dof2.1* 通过 MYC2-Dof2.1-MYC2 前馈转录环作为 JA 诱导叶片衰老的增强剂, 促进拟南芥叶片衰老^[64]。在小麦中, Dof 转录因子小麦醇溶一谷蛋白盒结合因子 (Wheat prolamins-box binding factor, WPBF) 是从小麦胚乳中分离到的一种 DOF 转录因子, 蛋白质体外结合实验和双分子荧光互补实验结果证明, WPBF 可以与 TaQM 发生相互作用, 并且 *TaQM* 的表达模式与 *WPBF* 相似; 在转基因拟南芥的种子和维管系统中观察到了 *WPBF* 基因的启动子活性, 这与 *WPBF* 在小麦中的表达谱一致。由此表明, WPBF 不仅在小麦种子发育过程中起作用, 在其他生长发育过程中也起作用, 具有功能的多样性^[65]。番茄中, *SIDOF10* 参与维管组织的发育, 并且在生殖发育过程中发挥重要作用^[66]; *SlDof1* 在高度富含保卫细胞的表皮中表达, 凝胶阻滞实验显示, *SlDof1* 能够与特异的 TAAAG 基序相互结合, 该结果为 TAAAG 元件是调控细胞特异性基因表达的 Dof 蛋白的靶位点提供了证据^[67]。超表达 *35S::SICDF3* 通过提高光合作用和糖的利用, 提高了转基因番茄植株的生物产量, 转录组分析显示, *CDF3* (*CYCLING DOF FACTOR 3*) 基因参与调控氧化还原稳态、光合作用性能和初级代谢相关基因的表达, 进而提高生物产量^[68]。在大豆中, 过表达 *GmDof11* 显著增加了转基因植株的分枝数、主茎节数和百粒重, 并提高了种子含油量及大豆的产量^[42, 69]。*OsDof24* 和 *OsDof25* 能够调节水稻种子中贮藏蛋白谷蛋白 *GluB-1* 基因的表达^[70]; 过表达 *OsDof12* 减少转基因水稻主支和侧支的数目、降低植株高度、叶片直立变短、小穗长

度变小。由此说明, *OsDof12* 参与水稻植株结构的形成^[71]。

3.2 碳氮代谢

在玉米中, *ZmDof1* (*MNB1a*) 不仅诱导磷酸烯醇丙酮酸羧化酶 (Phosphoenol pyruvate carboxylase, PEPC) 和正磷酸双激酶 (*cyPPDK*) 基因的表达, 调控氮的代谢^[41, 72], 而且超表达 *ZmDof1* 导致转基因拟南芥氮含量提高 30%^[44]; 过量表达 *ZmDOF36* 导致转基因玉米淀粉结构异常, 淀粉合成相关基因上调表达, 玉米淀粉含量增加, 可溶性糖和还原糖含量降低, 酵母单杂交结果显示, *ZmDOF36* 可以直接调控 *ZmAGPS1a*、*ZmAGPL1*、*ZmGBSSI*、*ZmSSIIa*、*ZmISA1* 和 *ZmISA3* 基因转录^[73]; *ZmDof3* 在体内外均可与淀粉生物合成基因 *Du1* 和 *Su2* 启动子中的 *Dof* 核心元件结合。进一步分析表明, *ZmDof3* 的敲除降低了参与糊粉细胞分化的 *Nkd1* 的表达, *ZmDof3* 可以与 *Nkd1* 启动子的 *Dof* 核心元件结合, 表明 *ZmDof3* 在玉米胚乳发育过程中起着正向调节作用, 在调控淀粉积累和糊粉蛋白发育的信号系统中起着积极的调节作用^[74]。*OsDof13* 是 *ZmDof1* 的同源基因, 该基因也参与低氮胁迫响应^[37], *OsDOF18* 通过诱导水稻根系中氮转运体来控制植株对氮的吸收^[75]。豌豆中, *PsDof7* 基因参与碳代谢, 在葡萄糖处理下该基因上调表达^[76]。在甘薯中, 超量表达 *Dof* 类转录因子 *SRF1* 通过对液泡转化酶基因的负调控, 调节贮藏根的碳水化合物代谢, 增加淀粉鲜重在转基因植株中含量, 显著降低了葡萄糖和果糖所占比重^[41, 77]。综上所述, *Dof* 转录因子在植物碳氮代谢中发挥了重要作用。

3.3 非生物胁迫

大量研究表明, *Dof* 转录因子参与植物的非生物胁迫等抗性反应^[47, 78]。在拟南芥中, MeJA 诱导 *AtDof1.1* 基因的表达, 表达量上调 2–3 倍^[79–80], *ATDOF5.8* 通过调控质膜结合 NAC 蛋白 ANAC069 来参与盐胁迫响应^[81], *CDF3* 基因的表达受高盐、干旱、高温和 ABA 的诱导, 过表达 *CDF3* 提高转基因拟南芥干旱、低温和渗透胁迫的耐受程度, 缩短转基因植株的开花时间。然而, 缺失表达 *CDF3* (*cdf3-KO*) 引起转基因植株抗性减弱, *CDF3* 可以

调控细胞渗透和活性氧 (Reactive oxygen species, ROS) 稳态相关基因表达, 通过多跨膜结构蛋白 *GI* (*GIGANTEA*) 调节应答植物中糖和氨基酸水平的变化, 由此说明, 拟南芥 *CDF3* 基因在非生物胁迫中发挥了多重作用^[82]。在番茄中, *SICDF1-5* 是拟南芥 *CDFs* 的同源基因, 在干旱、盐、热和低温处理后, 出现不同程度的上调表达, 表明 *SICDF1-5* 参与非生物胁迫响应; 将 *SICDF1* 和 *SICDF3* 转入拟南芥, 提高了转基因植株的抗旱能力^[83]。二穗短柄草中, *BdCBF1*、*BdCBF2* 和 *BdCBF3* 通过调节下游靶基因 *Dhn5.1* (*DEHYDRIN5.1*) 和冷相关 *COR* (*COLD-REGULATED*), 在寒冷、干旱和盐胁迫中发挥重要作用^[84]。*TaDofs* 参与小麦颗粒发育及非生物胁迫响应, *TaDof16*、*TaDof26* 和 *TaDof96* 在干旱胁迫处理下分别上调 2 倍、7 倍和 12 倍^[85]; 在大白菜中, 大部分的 *BraDofs* 基因的表达受到冷、热、高盐度和干旱胁迫的诱导。过表达 *GhDof1* 转基因棉花的耐盐性和耐寒性明显高于野生型, 盐胁迫促进 *GhDof1* 超表达植株根系的生长, 应激反应基因 *GhP5CS*、*GhSOD* 和 *GhMYB* 在转基因株系中的表达水平均有不同程度的上调, 部分转基因植株油含量增加, 蛋白质含量降低, 表明 *GhDof1* 是提高陆地棉非生物胁迫耐受性和籽油含量的功能转录因子^[86]。在杨树中, 7 个基因 (*PtrDof14*、*16*、*25*、*27*、*28*、*37* 和 *39*) 在 ABA 和渗透胁迫下, 在叶片和根中持续上调表达, *PtrDof27* 和 *PtrDof28* 在 ABA 处理中的叶片和根组织中, 与拟南芥的同源基因 (*AT5G66940*) 具有相似的表达模式, 表达量均得到了提高^[87]。在刚毛柞柳中, *ThDof1.4* 通过提高脯氨酸水平, 增强 ROS 的清除能力, 同时调控 *ThSODs*、*ThPODs*、*ThP5CS1* 和 *ThP5CS2* 基因的表达, 显著提高了转基因植株非生物胁迫耐受性^[88]。

3.4 开花调控

Dof 转录因子还参与植物开花五大调控途径中的光周期途径。在拟南芥中, *AtCDFs* 是开花抑制因子, 该基因的表达受光周期的影响^[2]。*AtCDF1* 通过与开花诱导因子 *CO* (*CONSTANS*) 和成花基因 *FT* (*FLOWERING LOCUS T*) 启动子中的特异位点结合, 抑制 *CO* 和 *FT* 基因的转录, 导致 *AtCDF1*

转基因拟南芥开花延迟,然而在长日照条件下,泛素蛋白 FKF1 (F-BOX 1) 与多跨膜结构蛋白 GI (GIGANTEA) 形成 GI-FKF1 (GIGANTEA-FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX1) 蛋白复合体,抑制 *AtCDF1* 基因的转录,将 *AtCDF1* 从 *CO* 的启动子区域解除下来,进而促进开花^[2, 89-91]。*AtDof4.1* 作为一个转录抑制因子,延迟拟南芥开花,并且抑制生殖器官发育,叶片、花和角果变小^[55]。在水稻中,*OsDofs* 在抽穗期发挥调控作用,存在基因冗余现象^[92];*OsDofs* 参与光周期响应,黑暗抑制 *OsDof12* 基因表达,光照诱导表达,在长日照 (LDs) 条件下,超表达 *OsDof12* 显著降低转基因水稻开花时间,下游基因 *Hd3a* (*Heading date 3a*) 和 *OsMADS14* (*MCM1*、*AGAMOUS*、*DEFICIENS* 和 *SRF14*) 上调表达,推测 *OsDof12* 基因通过直接或间接调节 *Hd3a* 和 *OsMADS14* 基因的表达,进而改变水稻开花时间^[93]。干扰水稻昼夜波动 *OsRdd1* (*Rice Dof daily fluctuations 1*) 基因后,延长干扰植株的开花时间,并且水稻种子颗粒大小和千粒重均显著减小^[2, 94]。超表达 *SlCDF3* 抑制转基因拟南芥株系中 *CO* 和 *FT* 基因的表达,导致转基因植株开花延迟^[83]。*CDF1-CDF3*、*CDF5* 基因的表达受光周期的调控,在光周期开始时表达量最高,处理 16 h–20 h 时转录水平降为最低值,在黎明时升高^[95]。在麻风树中,*JcDof1* 和 *JcDof3* 基因在持续光照条件下,呈现出昼夜振荡表达模式,并受蓝光和红光的影响,*JcDof3* 可以与 F-box 发生体外蛋白互作,调节光周期开花^[42, 96]。在番茄中,*SlCDFs* 基因也参与光周期响应,其中,*SlCDF1* 和 *SlCDF3* 在光周期起始阶段表达量最高,然而,*SlCDF2*、*SlCDF4* 和 *SlCDF5* 在夜晚表达量达到峰值^[83]。在多年生多次开花的杨树中,*PttCDFs* 基因与拟南芥的 *AtCDFs* 具有相似的昼夜振荡表达模式,在光周期的起始阶段表达量最高,由此说明,*CDFs* 基因在拟南芥和杨树中功能具有保守性^[97]。在梨树中,*PbDof9.2* 基因的表达受光周期和生物钟的调节,在拟南芥中异源表达 *PbDof9.2*,通过促进 *PbTFL1a* 和 *PbTFL1b* 基因的转录,抑制开花时间调节因子 *FT* 的活性,延长转基因植株的开花时间,表明 *Dof* 转录因子在植物光周期调控开花中具有功能保守性^[36]。在苜蓿中,*MtCDFd1_1*

呈现周期性的昼夜表达模式,在黎明时转录水平达到峰值,过表达 *MtCDFd1_1* 导致苜蓿在春化条件下开花延迟,在非春化条件下开花时间不受影响,*MtCO-like* 基因的表达没有变化;长日照诱导基因 *MtFta1*、*MtFTb1*、*MtFTb2* 和 *MtSOC1a* 下调表达^[98]。*Mtfia1* 和 35S : *MtCDFd1_1* 双重突变体植株的开花时间不晚于 *Mtfia1*,表明 35S : *MtCDFd1_1* 可能通过抑制 *MtFta1* 的表达,进而影响春化条件下的开花,*MtCDFs* 在苜蓿光周期下通过冗余的抑制 *FT-like* 基因 (尤其是 *MtFta1*) 的表达发挥作用,但是以 *CO* 独立的光周期调控方式这与拟南芥中不同^[98]。

4 *Dof* 转录因子在毛竹中的研究进展

毛竹为禾本科竹亚科刚竹属散生竹,是竹类植物中分布面积最大,用处最广,集经济、生态、社会效益于一体的笋材两用竹种。*Dof* 转录因子在毛竹的非生物胁迫以及开花调控中也发挥重要作用。研究表明,大部分 *PheDofs* 参与毛竹干旱、低温和高盐的响应^[99],在 4℃ 低温和 250 mmol/L NaCl 处理的幼茎中,*PheDof4-1* 诱导表达,而在 20% PEG8000 的根中转录水平显著下降^[39];GUS 染色结果表明,*PheDof12-1* 主要在转基因拟南芥的根、下胚轴、叶片维管束、雄蕊和花瓣中表达^[100]。表达模式结果显示,*PheDofs* 在毛竹早期花序和盛花期中表达量较高^[101],不同花发育时期转录组测序结果显示,有 238 个基因与毛竹开花相关,*PheDofs* 基因在毛竹开花过程中成倍上调表达,在毛竹花发育的早期阶段高量表达^[102],干旱诱导 *PheDofs* 上调表达,促进 *Hd3a* 和 *MADS14* 基因转录,进而促进毛竹开花^[103],推测 *Dof*-*Hd3a*-*MADS14* 调控通路在毛竹开花途径中发挥关键作用^[104]。原位杂交实验结果显示,*PheDof1* 在毛竹的顶端分生组织、花序轴、颖片和苞片中表达;免疫印迹试验表明,*PheDof1* 主要在毛竹花发育的花芽形成期、花序伸长期和盛花期中表达,这表明 *PheDof1* 参与毛竹开花^[105-106]。在拟南芥中超表达 *PheDof12-1*,导致转基因植株开花提前,开花诱导因子 *FT*、*SOC1* (*SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS*)、*AGL24* (*AGAMOUS-LIKE24*) 上调表达,开花抑制 *SVP* (*SHORT VEGETATIVE PHASE*)、*FLC* (*FLOWERING LOCUS C*)

下调表达; *PheDofs* 是节律基因, 参与光周期响应, 在光周期处理条件下, 大部分 *PheDofs* 基因在光照的起始阶段表达量较高, 在黄昏时分表达量较低, 酵母单杂交结果显示, *PheDof12-1* 可以与 *PheCOL4* 的启动子结合^[100]。由此表明, *PheDofs* 基因具有功能多样性和保守性, 不仅参与非生物胁迫响应, 还参与光周期调控毛竹开花。

5 展望

Dof 转录因子广泛参与植物的种子萌发、碳氮代谢、非生物胁迫、开花调控等过程, 表明了 Dof 转录因子在植物的生长发育过程中发挥重要作用。到目前为止, Dof 转录因子的研究主要集中在模式植物和一年生植物中^[43], 如拟南芥、水稻、番茄、大豆和玉米等。但是在多年生一次开花的毛竹中的研究少之甚少。该研究领域主要集中在毛竹笋的快速生长及激素调节等方面, 在开花调控过程中, 仅 *MADS-box*、*SOC1* 和 *FT* 基因有少量报道, 其他转录因子相关报道几乎为零, 并且 *PheDofs* 转录因子的靶基因尚不明确, 与其他转录因子或蛋白的相互作用共同调控毛竹开花的分子机制尚不清楚, 是否像其他模式植物一样通过 Dof-CO-FT 通路调节毛竹开花, 还需要进一步研究。因此, 在今后的研究中可以利用生物信息学、分子生物学和遗传学方法, 探索 Dof 转录因子调控毛竹开花的下游靶基因及其互作蛋白, 这将有助于探索毛竹开花的分子机制, 为研究其调控网络提供新的思路和方法。

参考文献

- [1] Liu L, White MJ, MacRae TH. Transcription factors and their genes in higher plants [J]. *European Journal of Biochemistry*, 1999, 262 (2): 247-257.
- [2] 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 XF, Zhang YY, Zhang JH, et al. Advances in research on function of the *Dof* gene family in plant [J]. *Plant Physiology Journal*, 2013, 49 (1): 1-12
- [3] 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): 16028-16036.
- [4] 李娅, 丁文杰, 江海燕, 等. *Dof* 基因家族调节植物生长发育功能的研究进展 [J]. *西北植物学报*, 2018, 38 (9): 194-202.
Li Y, Ding WJ, Jian HY, et al. Advances in research of the *Dof* gene family in plant [J]. *Acta Bot. Boreal. - Occident. Sin.*, 2018, 38 (9): 194-202.
- [5] 周淑芬, 颜静宛, 刘华清, 等. 水稻 *Dof* 基因家族的组织表达谱及胁迫诱导表达特征分析 [J]. *分子植物育种*, 2012, 10 (6): 635-643.
Zhou SF, Yan JW, Liu HQ, et al. Transcriptional profiling analysis of *OsDof* gene family in various rice tissues and their expression characteristics under different stresses [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2012, 10 (6): 635-643.
- [6] Wang T, Yue JJ, Wang XJ, et al. Genome-wide identification and characterization of the *Dof* gene family in moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla* var. *pubescens*) [J]. *Genes & Genomics*, 2016, 38 (8): 733-745.
- [7] Jiang Y, Zeng B, Zhao H, et al. Genome-wide transcription factor gene prediction and their expressional tissue specificities in maize [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2012, 54 (9): 616-630.
- [8] Kushwaha H, Gupta S, Singh VK, et al. Genome wide identification of *Dof* transcription factor gene family in sorghum and its comparative phylogenetic analysis with rice and *Arabidopsis* [J]. *Molecular Biology Reports*, 2011, 38 (8): 5037-5053.
- [9] Moreno-Risueno MA, Martínez M, Vicente-Carbajosa J, et al. The family of DOF transcription factors: from green unicellular algae to vascular plants [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2007, 277 (4): 379-390.
- [10] Shaw LM, McIntyre CL, Gresshoff PM, 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.
- [11] Hernando-Amado S, González-Calle V, Carbonero P, et al. The family of DOF transcription factors in *Brachypodium distachyon*: phylogenetic comparison with rice and barley DOFs and expression profiling [J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12 (1): 202.
- [12] 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): 1085-1100.

- [13] Gupta S, Pathak RK, Gupta SM, 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.
- [14] 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) : 2590-2597.
- Zhao MQ, Zhou ZF, Qi YC, et al. Identification and analysis of the Dof transcription factor gene family in *Aegilops tauschii* [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2017, 15 (7) : 2590-2597.
- [15] Lijavetzky D, Carbonero P, Vicente-Carbajosa J. Genome-wide comparative phylogenetic analysis of the rice and *Arabidopsis* Dof gene families [J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2003, 3 : 17.
- [16] Yang X, Tuskan GA, Cheng MZ. Divergence of the Dof gene families in poplar *Arabidopsis*, and rice suggests multiple modes of gene evolution after duplication [J]. *Plant Physiology*, 2006, 142 (3) : 820-830.
- [17] Cai X, Zhang Y, Zhang C, et al. Genome-wide analysis of plant-specific Dof transcription factor family in tomato [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2013, 55 (6) : 552-566.
- [18] Malviya N, Gupta S, Singh VK, 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.
- [19] Venkatesh J, Park SW. Genome-wide analysis and expression profiling of DNA-binding with one zinc finger (Dof) transcription factor family in potato [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 94 : 73-85.
- [20] da Silva DC, da Silveira Falavigna V, Fasoli M, et al. Transcriptome analyses of the Dof-like gene family in grapevine reveal its involvement in berry, flower and seed development [J]. *Horticulture Research*, 2016, 3 : 16042.
- [21] Yan H, Huang J, Liao B, et al. DOF transcription factors in developing peanut (*Arachis hypogaea*) seeds [J]. *American Journal of Molecular Biology*, 2011, 2 (1) : 60-71.
- [22] Wei Q, Wang W, Hu T, et al. Genome-wide identification and characterization of Dof transcription factors in eggplant (*Solanum melongena* L.) [J]. *Peer Journal*, 2018, 6 : e4481.
- [23] Wen CL, Cheng Q, Zhao L, et al. Identification and characterisation of Dof transcription factors in the cucumber genome [J]. *Science Reports*, 2016, 6 : 23072.
- [24] 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*, 2018, 639 : 137-148.
- [25] Huang W, Huang Y, Li MY, et al. Dof transcription factors in carrot : genome-wide analysis and their response to abiotic stress [J]. *Biotechnol Letters*, 2016, 38 (1) : 145-155.
- [26] Ma J, Li MY, 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 : 33.
- [27] Guo Y, Qiu LJ. Genome-wide analysis of the Dof transcription factor gene family reveals soybean-specific duplicable and functional characteristics [J]. *PLoS One*, 2013, 8 (9) : e76809.
- [28] 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 : 199.
- [29] Wu Z, Cheng J, Cui J, et al. Genome-wide identification and expression profile of Dof transcription factor gene family in pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7 : 574.
- [30] Li H, Huang W, Liu ZW, 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) : 5614142.
- [31] Shu YJ, Song LL, Zhang J, et al. Genome-wide identification and characterization of the Dof gene family in *Medicago truncatula* [J]. *Genetics and Molecular research*, 2015, 14 (3) : 10645-10657.
- [32] Zou Z, Zhu JL, Zhang XC. Genome-wide identification and characterization of the Dof gene family in cassava (*Manihot esculenta*) [J]. *Peer Journal*, 2019, 687 : 298-307.
- [33] Zhou Y, Cheng Y, Wan CP, et al. Genome-wide characterization and expression analysis of the Dof gene family related to abiotic stress in watermelon [J]. *Peer Journal*, 2020, 8 : e8358.
- [34] Zou Z, Zhang XC. Genome-wide identification and comparative evolutionary analysis of the Dof transcription factor family in physic nut and castor bean [J]. *Peer Journal*, 2019, 7 : e6354.
- [35] Khaksar G, Sangchay W, Pinsorn P, et al. Genome-wide analysis

- of the *Dof* gene family in durian reveals fruit ripening-associated and cultivar-dependent *Dof* transcription factors [J]. Scientific Reports, 2019, 9 (1): 12109.
- [36] Liu XY, Liu Z, Hao ZW, et al. Characterization of *Dof* family in *Pyrus Bretschneideri* and role of *PbDof9. 2* in flowering time regulation [J]. Genomics, 2020, 112 (1): 712-720.
- [37] 张华珍, 吴昊, 李香花, 等. 一个低氮诱导表达的水稻 *Dof* 转录因子 *OsDof-13* 的分离和转化 [J]. 分子植物育种, 2007, 5 (4): 455-460.
- Zhang HZ, Wu H, Li XH, et al. Isolation and transformation of *OsDof-13*, a member of rice *Dof* transcription factor family, induced by low nitrogen stress [J]. Molecular Plant Breeding, 2007, 5 (4): 455-460.
- [38] Diaz I, Vicente-Carbajosa J, Abraham Z, et al. The GAMYB protein from barley interacts with the *DOF* transcription factor BPBF and activates endosperm-specific genes during seed development [J]. The Plant Journal, 2002, 29 (4): 453-464.
- [39] 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 ZC, 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.
- [40] 方献平, 王淑珍, 赵芸, 等. 植物应答生物逆境的蛋白质组学研究进展 [J]. 分子植物育种, 2014, 12 (3): 584-602.
- Fang XP, Wang SZ, Zhao Y, et al. Recent plant proteomics applied on biotic stress [J]. Molecular Plant Breeding, 2014, 12 (3): 584-602.
- [41] 陈笑. 红花 *CtDof* 基因的克隆、表达分析及功能验证 [D]. 长春: 长春师范大学, 2017.
- Chen X. Cloning, expression analysis and functional verification of transcription factors genes *CtDof* in safflower [D]. Changchun: Changchun Normal University, 2017.
- [42] 张雪, 尹悦佳, 范贝, 等. 植物 *Dof* 转录因子的结构特点及功能研究进展 [J]. 作物杂志, 2016 (2): 14-20.
- Zhang X, Yin YJ, Fan B, et al. Advances on the structural characteristics and function of *Dof* transcription factors in plant [J]. Crops, 2016 (2): 14-20.
- [43] 郭晓芳, 严海燕. 植物中的 *Dof* 蛋白和 *Dof* 转录因子家族 [J]. 植物生理学报, 2005, 41 (4): 419-423.
- Guo XF, Yan HY. *Dof* protein and *Dof* transcription factor family in plants [J]. Plant Physiology Communication, 2005, 41 (4): 419-423.
- [44] Yanagisawa S. *Dof* domain proteins: plant-specific transcription factors associated with diverse phenomena unique to plants [J]. Plant Cell Physiology, 2004, 45 (4): 386-391.
- [45] Cavalier M, Moller C, Offermann S, et al. The interaction of *DOF* transcription factors with nucleosomes depends on the positioning of the binding site and is facilitated by maize HMGB5 [J]. Biochemistry, 2003, 42 (7): 2149-2157.
- [46] 罗秋婷. 8 个花生品种 *Dof* 基因 *D08* 的克隆和序列分析 [D]. 武汉: 中南民族大学, 2011.
- Luo QT. Cloning and sequence analysis of 8 types of peanut *Dof* genes *D08* [D]. Wuhan: Central South University for Nationalities, 2011.
- [47] Noguero M, Atif RM, Ochatt S, et al. The role of the DNA-binding One Zinc Finger (*DOF*) transcription factor family in plants [J]. Plant Science, 2013, 209: 32-45.
- [48] 郭彦秀, 陈静, 王艳芳, 等. *Dof* 转录因子在植物中的调控作用 [J]. 生物技术通报, 2019, 35 (5): 146-156.
- Guo YX, Chen J, Wang YF, et al. Roles of *Dof* transcription factors in the regulation of plant [J]. Biotechnology Bulletin, 2019, 35 (5): 146-156.
- [49] 徐慧妮, 王康, 李昆志. 植物 *Dof* 转录因子及其生物学功能 [J]. 生物技术通报, 2010 (1): 23-27, 33.
- Xu HN, Wang K, Li KZ. Plant *Dof* transcription factor and its biological functions [J]. Biotechnology Bulletin, 2010 (1): 23-27, 33.
- [50] Kang HG, Singh KB. Characterization of salicylic acid-responsive, *Arabidopsis* *Dof* domain proteins: overexpression of *OBP3* leads to growth defects [J]. Plant Journal for Cell and Molecular Biology, 2000, 21 (4): 329-339.
- [51] Yanagisawa S. The *Dof* family of plant transcription factors [J]. Trends in Plant Science, 2002, 7 (12): 555-560.
- [52] 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.
- [53] Gualberti G, Papi M, Bellucci L, et al. Mutations in the *Dof* zinc finger genes *DAG2* and *DAG1* influence with opposite effects the

- germination of *Arabidopsis* seeds [J]. *Plant Cell*, 2002, 14 (6): 1253-1263.
- [54] Kawakatsu T, Takaiwa F. Differences in transcriptional regulatory mechanisms functioning for free lysine content and seed storage protein accumulation in rice grain [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51 (12): 1964-1974.
- [55] Ahmad M, Rim Y, Chen H, et al. Functional characterization of *Arabidopsis*, Dof transcription factor AtDof4. 1 [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2013, 60 (1): 116-123.
- [56] 贾贤卿. 水稻 Dof 转录因子家族功能的系统研究 [D]. 南京: 南京大学, 2017.
- Jia XQ. A systematic study on the gene function of transcription factor family in rice [D]. Nanjing: Nanjing university, 2017.
- [57] Skirycz A, Radziejewski A, Busch W, et al. The DOF transcription factor *OBPI* is involved in cell cycle regulation in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Plant Journal*, 2008, 56 (5): 779-792.
- [58] Xu P, Chen H, Ying L, et al. *AtDOF5. 4/OBP4*, a DOF transcription factor gene that negatively regulates cell cycle progression and cell expansion in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6 (1): 27705.
- [59] Rymen B, Kawamura A, Schäfer S, et al. ABA suppresses root hair growth via the OBP4 transcriptional regulator [J]. *Plant Physiology*, 2017, 173 (3): 1750-1762.
- [60] Konishi M, Yanagisawa S. Sequential activation of two Dof transcription factor gene promoters during vascular development in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2007, 45 (8): 623-629.
- [61] Rueda-Romero P, Barrero-Sicilia C, Gómez-Cadenas A, et al. *Arabidopsis thaliana* DOF6 negatively affects germination in non-after-ripened seeds and interacts with TCP14 [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 65 (5): 1937-1947.
- [62] Yong G, Qin GJ, Gu HY, et al. *Dof5. 6/HCA2*, a Dof transcription factor gene, regulates interfascicular cambium formation and vascular tissue development in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2009, 21 (11): 3518-3534.
- [63] Wei PC, Tan F, Gao XQ, 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): 1031-1045.
- [64] Zhuo MN, Sakuraba Y, Yanagisawa SC. A jasmonate-activated MYC2-Dof2. 1-MYC2 transcriptional loop promotes leaf senescence in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2020, 32 (1): 242-262.
- [65] 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.
- [66] Rojas-Gracia P, Roque E, Medina M. The DOF transcription factor SIDOF10 regulates vascular tissue formation during ovary development in tomato [J]. 2019, 10: 216.
- [67] Plesch G, Ehrhardt T, Mueller-Roeber B. Involvement of TAAAG elements suggests a role for Dof transcription factors in guard cell-specific gene expression [J]. *The Plant Journal*, 2001, 28 (4): 455-464.
- [68] Renau-Morata B, Molina RV, Carrillo L, et al. Ectopic expression of *CDF3* genes in tomato enhances biomass production and yield under salinity stress conditions [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 660.
- [69] 王志坤, Arun S, 常健敏, 等. 转 *GmDof11* 基因高油转基因大豆的鉴定及主要农艺性状调查 [J]. *作物杂志*, 2014 (2): 39-42.
- Wang ZK, Arun S, Chang J. M, et al. Characterization of *GmDof11* transgenic soybean with high oil content and investigation of the main agronomic traits [J]. *Crops*, 2014 (2): 39-42.
- [70] Zhang Y. Functional analysis of Dof transcription factors controlling heading date and PPDK gene expression in rice [D]. Holland: Leiden University, 2015.
- [71] Wu Q, Li DY, Li DJ, et al. Overexpression of *OsDof12* affects plant architecture in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 833.
- [72] Yanagisawa S. Dof1 and Dof2 transcription factors are associated with expression of multiple genes involved in carbon metabolism in maize [J]. *The Plant Journal*, 2000, 21 (3): 281-288.
- [73] Wu JD, Chen L, Chen MH, et al. The DOF-domain transcription factor ZmDOF36 positively regulates starch synthesis in transgenic Maize [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 465.
- [74] Qi X, Li X, Zhu YX, 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.
- [75] Wu Y, Yang W, Wei J, et al. Transcription factor OsDOF18

- controls ammonium uptake by inducing ammonium transporters in rice roots [J]. *Molecules and Cells*, 2017, 40 (3) : 178-185.
- [76] Barajas-Lopez JDD, Tezycka J, Travaglia CN, et al. Expression of the chloroplast thioredoxins f and m is linked to short-term changes in the sugar and thiol status in leaves of *Pisum sativum* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63 (13) : 4887-4900.
- [77] Tanaka M, Takahata Y, Nakayama H, et al. Altered carbohydrate metabolism in the storage roots of sweet potato plants over-expressing the *SRF1* gene, which encodes a Dof zinc finger transcription factor [J]. *Planta*, 2009, 230 (4) : 737-746.
- [78] 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.
- [79] Skirycz A, Reichelt M, Burow M, et al. DOF transcription factor AtDof1. 1 (OBP2) is part of a regulatory network controlling glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2006, 47 (1) : 10-24.
- [80] 兰彩耘. 超量表达 *AtDWF4* 基因对芥菜生长发育及抗寒性的影响 [D]. 重庆: 西南大学, 2016.
- Lan CY. Effect of *AtDWF4* gene overexpression on growth, development and cold resistance in *Brassica Juncea* [D]. Chongqing: Southwest university, 2016.
- [81] He L, Su C, Wang Y, et al. ATDOF5. 8 protein is the upstream regulator of *ANAC069* and is responsive to abiotic stress [J]. *Biochimie*, 2015, 110 : 17-24.
- [82] Corrales AR, Carrillo L, Lasier 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 and Environment*, 2017, 40 (5) : 748-764.
- [83] Corrales AR, Nebauer SG, Carrillo L, 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) : 995-1012.
- [84] Ryu JY, Hong SY, Jo SH, et al. Molecular and functional characterization of cold-responsive C-repeat binding factors from *Brachypodium distachyon* [J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14 (1) : 15.
- [85] Liu Y, Liu NN, Deng X, et al. Genome-wide analysis of wheat DNA-binding with one finger (Dof) transcription factor genes : evolutionary characteristics and diverse abiotic stress responses [J]. *BMC Genomics*, 2020, 21 (1) : 276.
- [86] Su Y, Liang W, Liu ZJ, et al. Overexpression of *GhDof1* improved salt and cold tolerance and seed oil content in *Gossypium hirsutum* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2017, 218 : 222-234.
- [87] 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.
- [88] 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) : 495-507.
- [89] Imaizumi T, Schultz TF, Harmon FG, et al. FKF1 F-box protein mediates cyclic degradation of a repressor of *CONSTANS* in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2005, 309 (5732) : 293-297.
- [90] Sawa M, Nusinow DA, Kay SA, et al. *FKF1* and *GIGANTEA* complex formation is required for day-length measurement in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2007, 318 (5848) : 261-265.
- [91] Song YH, Smith RW, To BJ, et al. *FKF1* conveys timing information for *CONSTANS* stabilization in photoperiodic flowering [J]. *Science*, 2012, 336 (6084) : 1045-1049.
- [92] Huang WX, Ding LQ, Zhang N, et al. Flavonoids from *Eucommia ulmoides* and their *in vitro* hepatoprotective activities [J]. *Natural Product Research*, 2020, 28 : 1-8.
- [93] Li D, Yang C, Li X, et al. Functional characterization of rice *OsDof12* [J]. *Planta*, 2009, 229 (6) : 1159-1169.
- [94] Iwamoto M, Higo K, Takano M. Circadian clock-and phytochrome-regulated Dof-like gene, *Rdd1*, is associated with grain size in rice [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2009, 32 (5) : 592-603.
- [95] Fornara F, Panigrahi KC, Gissot L, et al. *Arabidopsis* DOF transcription factors act redundantly to reduce *CONSTANS* expression and are essential for a photoperiodic flowering response [J]. *Developmental Cell*, 2009, 17 (1) : 75-86.
- [96] Yang J, Yang MF, Zhang WP, et al. A putative flowering-time-related Dof transcription factor gene, *JcDof3*, is controlled by the circadian clock in *Jatropha curcas* [J]. *Plant Science*, 2011, 181 (6) : 667-674.
- [97] Ding J, Böhlenius H, Rühl MG, et al. *GIGANTEA*-like genes control seasonal growth cessation in *Populus* [J]. *New Phytologist*, 2018, 218 (4) : 1491-1503.
- [98] Zhang LL, Jiang A, Thomson G, et al. Overexpression of medicago

- MtCDFd1_1 causes delayed flowering in medicago via repression of *MtFTa1* but not *MtCO-Like* genes [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10 : 1148.
- [99] Cheng Z, Hou D, Liu J, et al. Characterization of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) Dof transcription factors in floral development and abiotic stress responses [J]. *Genome*, 2018, 61 (3) : 151-156.
- [100] Liu J, Cheng Z, Xie L, et al. Multifaceted role of *PheDof12-1* in the regulation of flowering time and abiotic stress responses in moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20 (2) : pii : E424.
- [101] Peng ZH, Lu Y, Li L, et al. The draft genome of the fast-growing non-timber forest species moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*) [J]. *Nature Genetics*, 2013, 45 (4) : 456-461.
- [102] 葛伟. 毛竹花发育 4 个时期 microRNAs 的鉴定与分析 [D]. 北京 : 中国林业科学研究院, 2015.
- Ge W. Identification and analysis of microRNAs at 4 different floral developmental stages of *Phyllostachys edulis* [D]. Beijing : Chinese Academy of Forestry, 2015.
- [103] 张颖. 毛竹花发育 4 个时期关键调控途径筛选与相关基因研究 [D]. 北京 : 中国林业科学研究院, 2014.
- Zhang Y. Study of key regulatory pathway and related genes in 4 different floral developmental stages of *Phyllostachys edulis* [D]. Beijing : Chinese Academy of Forestry, 2014.
- [104] Gao J, Zhang Y, Zhang C, et al. Characterization of the floral transcriptome of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) at different flowering developmental stages by transcriptome sequencing and RNA-seq analysis [J]. *PLoS One*, 2014, 9 (6) : e98910.
- [105] 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.
- [106] 程占超. 毛竹 MADS-box 基因的鉴定及其在花器官发育中的功能 [D]. 北京 : 中国林业科学研究院, 2016.
- Cheng ZC. Identification of MADS-box genes and their function in floral organ development of *Phyllostachys edulis* [D]. Beijing : Chinese Academy of Forestry, 2016.

(责任编辑 狄艳红)