

NAC 转录因子在水稻遗传改良中的研究进展

彭波^{1*}, 邱静¹, 彭静^{2a}, 张志国³, 刘岩¹, 黄雅琴^{2b},
汪全秀¹, 赵金会¹, 周伟¹, 孙艳芳^{1*}

(1. 信阳师范大学 生命科学学院/大别山农业生物资源保护与利用研究院, 河南 信阳 464000;

2. 信阳农林学院 a. 农学院; b. 药学院, 河南 信阳 465550; 3. 河南羚锐制药股份有限公司, 河南 新县 465550)

摘要: NAC 转录因子是植物最大的特异性转录因子, 具有特殊的 NAC 结构域和 C 端结构域, 它们在调节水稻生长发育过程中发挥着重要的作用。目前在水稻中已鉴定到多种 NAC 转录因子, 发现它们广泛参与调控水稻的产量及其品质性状, 在水稻的遗传改良中具有重要功能。综述了 NAC 转录因子的分类与定位、调控水稻产量和稻米品质以及参与水稻非生物胁迫应答反应等新进展, 以期为优质高产多抗水稻新品种的分子设计育种提供新的基因资源。

关键词: 水稻; NAC 转录因子; 产量; 品质; 非生物胁迫

中图分类号: Q341 **文献标识码:** A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Research Progress on NAC Transcription Factors in Genetic Improvement of Rice

PENG Bo^{1*}, QIU Jing¹, PENG Jing^{2a}, ZHANG Zhiguo³, LIU Yan¹, HUANG Yaqin^{2b},
WANG Quanxiu¹, ZHAO Jinhui¹, ZHOU Wei¹, SUN Yanfang^{1*}

(1. College of Life Sciences/Institute for Conservation and Utilization of Agro-bioresources in Dabie Mountains,

Xinyang Normal University, Xinyang 464000, China; 2a. College of Agricultural; b. College of Pharmacy,

Xinyang Agriculture and Forestry University, Xinyang 464000, China;

3. Henan Lingrui Pharmaceutical Company Limited, Xinxian 465550, China)

Abstract: NAC transcription factors are one of the largest plant specific transcription factors, with special NAC domains and C-terminal domains that play the important roles in regulating rice growth and development. At present, multiple NAC transcription factors have been identified in rice and found to be widely involved in regulating rice yield and grain quality traits, playing a critical role in genetic improvement of rice. Therefore, the classification and localization of NAC transcription factors, their regulation of rice yield and quality and their involvement in abiotic stress response in rice were reviewed. New genetic resources were provided for molecular design breeding of high-quality, high-yield and multi resistant rice varieties.

Key words: rice; NAC transcription factors; yield; quality; abiotic stress

0 引言

水稻(*Oryza sativa* L.)是世界上一半以上人

口的主粮,也是最重要的粮食作物之一^[1-2]。水稻的产量及其品质性状是评估水稻优劣的关键依据,培育优质高产水稻新品种是作物遗传学家和水稻

收稿日期:2024-04-10;修回日期:2024-05-28;*. 通信联系人, E-mail: pengbo@xynu.edu.cn

基金项目:国家自然科学基金项目(U2004141, 12305399);河南省科技攻关项目(242102110266, 242102110270);信阳市科技攻关项目(2023025)

作者简介:彭波(1980—),男,河南信阳人,副教授,博士,主要从事水稻遗传育种研究。

引用格式:彭波,邱静,彭静,等. NAC 转录因子在水稻遗传改良中的研究进展[J]. 信阳师范学院学报(自然科学版), 2024, 37(4): 540-550.

PENG Bo, QIU Jing, PENG Jing, et al. Research Progress on NAC Transcription Factors in Genetic Improvement of Rice[J].

Journal of Xinyang Normal University (Natural Science Edition), 2024, 37(4): 540-550.

育种学家的主要目标。然而,水稻在整个生长发育阶段可能遇到多种不利的环境,导致其生长发育迟缓、产量降低、品质下降等问题。这些不利环境包括非生物胁迫和生物胁迫,水稻为了适应和防御这些变化,自身会形成一套防御与适应机制。植物中存在多种转录因子参与非生物胁迫响应,主要包括 NAC、bHLH、bZIP、MYB、MYC、AP2/EREBP 等,这些转录因子能够识别并结合目标基因启动子中的顺式作用元件,激活或抑制目标基因的表达^[3]。其中,NAC 转录因子具有多种生物学功能,是植物中最大的转录因子家族之一,也是植物特异性蛋白^[4]。NAC 转录因子结构特殊,主要由两部分组成:一部分是 N 端,也被称为 NAC 结构域,由约 150 个氨基酸组成,负责与 DNA 和其他蛋白质结合;另一部分是 C 端,拥有高度多样性的转录调控区域,具有转录激活或转录抑制活性^[5-6]。NAC 结构域具有 A、B、C、D、E 等 5 个亚结构域(图 1)。其中,A、C、D 亚结构域高度保守,C、D 亚结构域中含有核定位信号,主要与 DNA 结合,从而决定 NAC 转录因子的特性;而 B、E 亚结构域的保守性不强,这与 NAC 转录因子的功能多样性有关^[5-6]。NAC 转录因子家族在水稻中有 151 个成员^[7],近年来针对这些成员在水稻遗传改良过程中的研究取得了一系列重要新进展。例如,发现 NAC 转录因子参与调控水稻的产量及其品质性状,并在响应非生物胁迫过程中发挥重要作用。在水稻生长发育过程中,NAC 转录因子参与水稻的细胞生长、组织发育、器官衰老等多种生长发育过程^[8],且在应对外界环境刺激的响应过程中发挥重要功能。

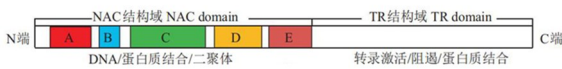


图 1 NAC 转录因子结构域示意图^[6]

Fig. 1 Schematic diagram of NAC transcription factor domain^[6]

1 水稻 NAC 转录因子的分类及细胞定位

水稻和拟南芥 NAC 转录因子家族成员较多,其分类方式比较复杂。NAC 结构域的命名来自矮牵牛花 NAM (No apical meristem)、拟南芥 ATAF1 (*Arabidopsis thaliana* activation factor)、ATAF 2 和 CUC2 (Cup-shaped cotyledon) 几个基因首字母的缩写组成^[6]。其中,最早在水稻中进行 NAC 转录因子家族的分类,将其分为 OsNAC3、ATAF、NAM 等 3 个亚类,后续的研究

发现这 3 个亚类均为 I 类^[9]。利用系统发育树可将 NAC 结构域分为两大组: I 组和 II 组。I 组分为 14 个亚组 (TERN、ONAC022、SENU5、NAP、AtNAC3、ATAF、OsNAC3、NAC2、ANAC011、TIP、OsNAC8、OsNAC7、NAC1 和 NAM),但有两个 NAC 结构域 (ONAC024、ANAC077) 不属于任何亚组。II 组分为 ANAC001、ONAC003、ONAC001 和 ANAC063^[6]。利用系统发育树分析的方法,对水稻 140 个 NAC 转录因子或类似 NAC 转录因子家族成员进行比较分析,根据 NAC 转录因子家族成员编码的氨基酸序列,将其分为 I—V 类,它们对应的 NAC 转录因子数目分别为 54、54、14、14、2 个^[10]。对水稻 NAC 转录因子家族进行全基因组测序分析,根据其氨基酸保守结构域的不同,可将水稻 NAC 转录因子家族成员分为 A 和 B 两个亚家族(图 2),共有 151 个 NAC 转录因子成员^[7-8]。其中,A 亚家族细分为 7 个小组,共 65 个 NAC 转录因子,包括: 8 个 ONAC1、16 个 ONAC2、17 个 ONAC3、14 个 ONAC4、3 个 ONAC5、2 个 ONAC6 和 5 个 ONAC7。B 亚家族细分为 9 个小组,共 86 个 NAC 转录因子,包括: 6 个 NAC1、17 个 NAM/CUC3、14 个 SNAC、5 个 NAC22、13 个 ANAC34、2 个 NEO、14 个 SND、1 个 OMNAC 和 14 个 TIP 成员。

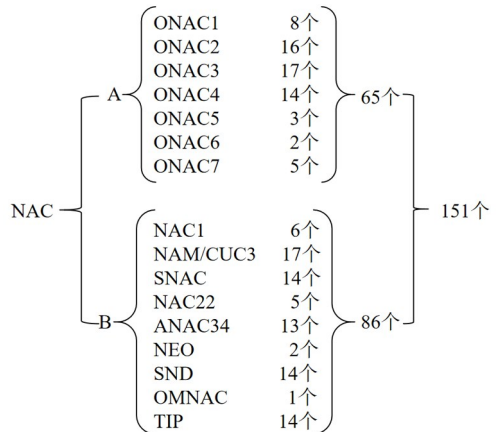


图 2 水稻 NAC 转录因子的分类

Fig. 2 Classification of NAC transcription factors in rice

NAC 转录因子的亚细胞定位由 C 端区域的一个跨膜结构域 (C-terminal transmembrane domain, TMD) 和 N 端区域 NAC 结构域共同决定。目前研究结果发现,大多数水稻 NAC 转录因子定位在细胞核,小部分定位在细胞膜、细胞质或内质网(表 1)。利用共聚焦显微镜观察水稻 SNAC1 蛋白的亚细胞定位,发现其绿色荧光蛋白 (Green fluorescent protein, GFP) 在细胞核中,证

明水稻 SNAC1 蛋白定位在细胞核^[11-12]。研究 OsNAC3 的亚细胞定位,结果表明 OsNAC3 定位在细胞核^[13]。利用酵母系统进行的反转录激活实验,并通过荧光显微镜进行分析显示 OsNAC6 定位在细胞核^[14]。在烟草中利用共聚焦显微镜观察农杆菌介导的瞬时表达,其结果显示 OsNAC016 定位在细胞核。故 OsNAC016 转录因子在水稻中可能是定位于细胞核,是核蛋白因子^[15]。扩增 ONAC020、ONAC023 和 ONAC026 基因序列并构建同黄色荧光蛋白(Yellow fluorescent protein, YFP)的融合载体,通过荧光显微镜观察洋葱表皮细胞,显示 ONAC020 蛋白定位于内质网,ONAC023 蛋白定位于细胞质,ONAC026 蛋白定位在细胞核^[16]。为了检测 ONAC022 的亚细胞定位,在烟草叶片中瞬时表达,并通过共聚焦显微镜观察发现 ONAC022 蛋白定位于细胞核^[17]。通过荧光显微观察 OsNAC24 的亚细胞定位,结果表明 OsNAC24 定位在细胞质和细胞核^[18]。为了研究 OsNAC041 的亚细胞定位,构建了表达载体,发现 OsNAC041 定位在细胞核^[19]。为确认 OsNAC45 在水稻原生质体中的定位,借助荧光显微观察 OsNAC45 在细胞中的位置,结果说明 OsNAC45 是一个定位于细胞核的蛋白^[20]。前期,研究了 OsNAC74 蛋白在细胞中的定位情况,结果表明 OsNAC74 定位在细胞膜^[21]。通过标记 ONAC066 蛋白在烟草植株叶片中瞬时表达,在显微镜下观察到 ONAC066 仅定位于细胞核,是一种核定位蛋白^[22]。在烟草中观察 ONAC096 蛋白定位,结果表明 ONAC096 是一种核定位蛋白^[23]。将 OsNAC103-GFP 融合载体在烟草叶片中进行瞬时表达,结果显示 OsNAC103 定位于细胞核^[24]。无独有偶,在水稻原生质体中进行荧光观察 OsNAC103 的亚细胞定位,显示 OsNAC103 主要定位于细胞核内,这与在烟草当中的亚细胞定位结果一致^[25]。在水稻原生质体中瞬时表达 ONAC127 或 ONAC129 蛋白,发现 ONAC127 蛋白和 ONAC129 蛋白分布在原生质体的各个部位,这表明 ONAC127 蛋白和 ONAC129 蛋白定位于细胞核、细胞质和细胞膜^[26]。

因此,水稻 NAC 转录因子大部分定位于细胞核,也可能定位于细胞质、细胞膜或者内质网,这与 NAC 转录因子具有多种不同的生物学功能相吻合。进一步分析发现,NAC 转录因子在水稻和其他物种中定位相同,例如 OsNAC103 在烟草和水

稻中都定位于细胞核。但在现阶段研究中,仍有部分 NAC 蛋白定位仅在烟草和洋葱中进行研究观察,例如 NAC6、NAC020、NAC023 等蛋白的定位是在洋葱中进行研究观察的;OsNAC016、NAC020、ONAC066 等蛋白的定位是在烟草中进行研究观察的,这就为还没有进行观察的水稻 NAC 蛋白定位提供重要理论依据。

表1 NAC 转录因子的定位

Tab. 1 Localization of NAC transcription factors			
NAC 转录因子	物种	蛋白定位	参考文献
SNAC1	水稻	细胞核	[12]
OsNAC3	水稻	细胞核	[13]
NAC6	洋葱	细胞核	[14]
OsNAC016	烟草	细胞核	[15]
NAC020	洋葱	内质网	[16]
NAC022	烟草	细胞核	[17]
NAC023	洋葱	细胞质	[16]
OsNAC24	水稻	细胞核和细胞质	[18]
NAC026	洋葱	细胞核	[16]
OsNAC041	水稻	细胞核	[19]
OsNAC45	水稻	细胞核	[20]
OsNAC74	水稻	细胞膜	[21]
ONAC066	烟草	细胞核	[22]
ONAC096	烟草	细胞核	[23]
OsNAC103	烟草	细胞核	[24]
OsNAC103	水稻	细胞核	[25]
ONAC127	水稻	细胞核、细胞质和细胞膜	[26]
ONAC129	水稻	细胞核、细胞质和细胞膜	[26]

2 NAC 转录因子调控水稻产量及其相关性状

NAC 转录因子是植物中最大的转录因子家族之一,它们参与植物生长发育过程的调控,例如芽分生组织发育、侧根形成、植物激素信号和叶片衰老等。在矮牵牛花中,携带无顶端分生组织突变的矮牵牛花无法发育出芽顶端的分生组织^[27]。拟南芥 NAC1 在 TIR1(Transport Inhibitor Response 1)下游参与转导生长素信号,以促进侧根发育。NAC1 是一种转录激活剂,由一个与 DNA 结合的 N 端保守 NAC 结构域和一个 C 端激活结构域组成,NAC1 能够激活两个下游生长素响应基因 DBP 和 AIR3 的表达,并正向调控植株侧根的数量^[28]。NAC 转录因子在叶片衰老过程中进行差异化调节,并在植物叶片衰老中发挥重要作用^[29]。在水稻中,ONAC106-1d 突变体的叶片在自然衰老和黑暗衰老条件下均保持绿色^[30]。转录组检测

结果分析显示,在暗诱导衰老过程中,关键的衰老相关基因SGR、NYC1、OsNAC5、OsNAP、OsEIN3和OsS3H在ONAC106-1d存在的条件下差异表达,且水稻ONAC106负调控水稻叶片衰老,进而间接影响水稻的产量。

增加水稻产量与提高稻米品质,是水稻遗传改良及其新品种培育的焦点。其中,产量性状是评价水稻生产及其经济效益的重要指标之一,包括单株产量、株高、分蘖、穗数、穗长、千粒重、结实率等方面^[31-34]。转录因子OsNAC103,负调控水稻株高,并影响其产量。过量表达OsNAC103基因,发现其转基因阳性幼苗的地上部、叶部和叶鞘的长度均短于对照。在抽穗期,过量表达OsNAC103株系的营养生长速度较慢,株高也较低。相对于野生型的长度,节间的长度减少了,即OsNAC103转录因子负调控水稻的株高和发育^[23]。

过量表达或敲除OsNAC2、OsNAC25和OsNAC26基因,发现过量表达这3个转录因子能够显著抑制水稻粒重和株高,而敲除OsNAC2、OsNAC25和OsNAC26基因能够显著提高水稻粒重和株高,这表明OsNAC2、OsNAC25与OsNAC26转录因子负调控水稻株高及其粒重^[35]。对OsNAC2过量表达株系和OsNAC2-RNAi株系进行分析,发现OsNAC2过量表达株系表现出对于外界胁迫的不耐受性,生殖期的胁迫会导致水稻植株产量降低;而OsNAC2-RNAi株系则表现出在营养生殖阶段具有更强的胁迫耐受性,这对于干旱胁迫下水稻产量有显著的提高作用^[36]。

有趣的是,过量表达或敲除ONAC054基因不影响水稻籽粒产量,只是略微降低了水稻种子的育性。但是在干旱胁迫条件下,突变体ONAC054的籽粒产量显著降低,而过量表达ONAC054基因能显著提高水稻籽粒产量。其中,突变体ONAC054籽粒产量的急剧下降主要是由于每穗小穗数和种子育性两个性状的下降导致的,而ONAC054过量表达提高了水稻的产量,并没有造成水稻生长发育方面的缺陷^[37]。OsNAC129基因功能的丧失导致水稻籽粒粒重、表观直链淀粉含量和株高显著增加;过量表达OsNAC129会导致水稻籽粒粒重、表观直链淀粉含量和株高显著降低^[38]。此外,OsY37(ONAC011)在水稻生殖期作为抽穗和衰老的正调控因子,OsY37(ONAC011)可能参与水稻发育过程并影响其籽粒产量^[39]。

进一步分析发现,现阶段NAC转录因子主要

通过对水稻植株的直接和间接调控来影响水稻产量,例如OsNAC2、OsNAC25和OsNAC26转录因子通过影响水稻产量性状中的粒重和株高来直接影响水稻产量。而ONAC106转录因子通过负调控水稻叶片衰老,进而间接影响水稻产量。除此之外,部分NAC转录因子的产量受到非生物胁迫的影响,在非生物胁迫下调控植株耐逆性,例如过量表达ONAC054基因能显著提高水稻籽粒产量。因此,NAC转录因子主要通过调控水稻的株高、穗数、粒重及其育性,进而影响水稻产量,为高产水稻新品种的培育提供了重要信息。

3 NAC 转录因子调控稻米品质性状

稻米品质通常包括蒸煮食味品质、外观品质、营养品质和碾磨加工品质等4个方面^[40-42]。胚乳是水稻种子的主要可食用部分,胚乳主要由淀粉、蛋白、脂质和矿物质及微量元素等组成^[1],而胚乳成分的组成与比例是稻米品质最重要的决定因素。淀粉和蛋白质是水稻胚乳的最主要成分,分别占籽粒重量的80%和10%左右^[43]。淀粉是水稻胚乳中含量最多的营养物质,由两种葡萄糖聚合物(直链淀粉和支链淀粉)组成^[44-46]。蛋白质是稻米胚乳中仅次于淀粉的第二大贮藏物质,其蛋白质含量、组分、形态以及分布特征均对稻米品质具有重要影响^[47-48]。

在NAC转录因子家族成员中,发现3个NAC转录因子编码基因ONAC020、ONAC023和ONAC026在水稻种子发育过程中特异性表达,且它们的表达水平相对较高。同时,这3个NAC转录因子上游调控区域的序列变异与其水稻种子大小和重量之间存在显著性的相关性^[16]。除此之外,还发现OsNAC20和OsNAC26直接调控水稻种子中储存蛋白的合成相关基因的表达,进而影响其稻米品质^[49]。有趣的是,利用CRISPR/Cas9基因编辑技术创建OsNAC20与OsNAC26的单突变体与双突变体,单独突变OsNAC20或者OsNAC26基因并不影响水稻籽粒的表型,而这两个基因同时突变导致其籽粒呈现粉质不透明的表型,且籽粒的贮藏蛋白合成减少,蛋白体发育异常,总蛋白质含量显著降低^[49]。OsNAC24基因缺失影响水稻籽粒淀粉合成酶编码基因的表达^[50],导致OsNAC24突变体籽粒中总淀粉含量和表观直链淀粉含量显著降低,而OsNAC24过量表达导致其胚乳的蛋白和直链淀粉含量显著增加。

前期,我们发现 OsNAC74 通过调控 OsAAP6 在水稻中的表达水平,影响其籽粒蛋白质含量^[21]。采用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术得到 OsNAC74 突变体植株,分析发现 OsNAC74 突变体内 OsAAP6 基因以及与籽粒蛋白质合成代谢相关的基因均下调表达,种子内的蛋白质含量显著降低^[21],进而影响多种稻米品质性状。OsNAC129 基因功能的丧失和过量表达,均能调控水稻籽粒大小和淀粉生物合成相关基因的表达。OsNAC129 基因功能的丧失,将导致其籽粒中表观直链淀粉含量显著增加,籽粒的粒长增加;而过量表达 OsNAC129 会导致其表观直链淀粉含量显著降低,籽粒的粒长变短^[38]。

综合分析发现,一部分 NAC 转录因子调控的基因单独发生突变,便会影响水稻籽粒淀粉或蛋白的相关基因的表达,例如 OsNAC24 基因缺失影响水稻籽粒淀粉合成酶编码基因的表达;OsNAC74 基因影响籽粒蛋白质含量;OsNAC129 调控水稻籽粒大小和淀粉生物合成相关基因的表达。有趣的是,一部分 NAC 转录因子单独突变,并不影响水稻籽粒的表型,例如 OsNAC20 或者 OsNAC26 基因并不影响水稻籽粒的表型,而这两个基因同时

突变,导致其籽粒的贮藏蛋白合成减少,蛋白体发育异常,总蛋白质含量显著降低,进而影响稻米品质。因此,水稻 NAC 转录因子参与调控水稻籽粒主要储藏物质合成与积累相关基因的表达,进而影响其籽粒中主要储藏物质(淀粉和蛋白质)的积累,最终导致其稻米品质发生明显变化。

4 NAC 转录因子参与水稻非生物胁迫的应答反应

NAC 转录因子是一类重要的转录调控因子,在植物中普遍存在,它们广泛参与调控植物非生物胁迫响应^[51-52](表 2)。干旱、高盐、低温等非生物胁迫是影响植物生长与发育的主要逆境因子^[52-54]。在水稻 NAC 转录因子家族的 151 个成员中,目前已确定有转录因子在非生物胁迫耐受中发挥重要作用,这些非生物胁迫相关的转录因子包括 SNAC1^[12]、OsNAC3^[13]、OsNAC016^[15]、ONAC022^[17]、OsNAC041^[19]、OsNAC45^[20]、OsNAC2^[37]、SNAC2^[55]、ONAC054^[36,56]、OsNAC5^[57-59]、OsNAC9^[60]、OsNAC10^[61]、SNAC3^[62]、ONAC095^[63]、OsNAC6^[14,64]、ONAC066^[22,65]。

表 2 NAC 转录因子响应水稻非生物胁迫

Tab. 2 NAC transcription factors in response to abiotic stress in rice

NAC 转录因子	非生物胁迫类型	研究方法	响应结果	参考文献
SNAC1	干旱、盐	过量表达	正调控耐盐性、耐旱性	[12]
SNAC2	干旱、盐、冷	过量表达	正调控植株抗逆性	[55]
SNAC3	干旱、热	过量表达、RNAi	调控植株抗逆性	[62]
OsNAC2	干旱、盐	过量表达、RNAi	调控植株抗逆性	[37]
OsNAC3	盐	CRISPR/Cas9、过量表达	正调控耐盐性	[13]
OsNAC5	干旱、盐、冷	过量表达、RNAi	调控植株抗逆性	[57-59]
OsNAC6	干旱、盐	过量表达	调控植株抗逆性	[14, 64]
OsNAC9	干旱	过量表达	调控植株抗逆性	[60]
OsNAC10	干旱、盐、冷	过量表达	调控植株耐逆性	[61]
OsNAC016	干旱	CRISPR/Cas9、过量表达	负调控抗旱性	[15]
OsNAC17	干旱	过量表达	调控植株耐逆性	[68]
ONAC022	干旱、盐	过量表达	调控植株抗逆性	[17]
OsNAC041	盐	过量表达	调控植株抗逆性	[19]
OsNAC45	盐	CRISPR/Cas9	正调控耐盐性	[20]
ONAC066	干旱	过量表达、RNAi	正调控耐旱性	[22, 65]
ONAC095	干旱、冷	过量表达	正调控耐寒性、负调控耐旱性	[63]

在严重干旱胁迫条件下,过量表达胁迫响应基因 SNAC1(NAC1)显著提高了转基因水稻(比对照高 22%~34%)的抗旱性。同时,SNAC1 转基因水稻在营养期的抗旱性和耐盐性也显著提高,即过量表达 SNAC1 基因可增强水稻的抗旱性和耐盐

性^[12]。用不同浓度的氯化钠处理 OsNAC3 突变体、OsNAC3 过量表达和野生型植株的幼苗,结果发现,在没有氯化钠的情况下,野生型和 OsNAC3 突变体植株的生长没有明显的差异。然而,在 75 mmol/L 氯化钠的条件下,OsNAC3 突变体株系表

现出更多的枯叶性状;相反,OsNAC3 过量表达株系表现出较少的枯叶性状,即 OsNAC3 转录因子正向调控水稻的耐盐性^[13]。

OsNAC6 基因的表达是由寒冷、干旱和高盐度等非生物胁迫诱导的,过量表达 OsNAC6 的转基因水稻植株表现出生长迟缓和低繁殖率,并对脱水和高盐胁迫的耐受性显著提高^[14]。与野生型相比,OsNAC016 基因功能缺失,突变体叶片失水率降低,耐旱性增强^[15],而 OsNAC016 基因过表达植株的干旱耐受能力显著降低。OsNAC016 转录因子作为连接 BR 信号通路和 ABA 信号通路的一个关键转录因子,正向调控 BR-介导的水稻生长发育,负向调控 ABA 介导的水稻干旱胁迫响应。

水稻中过量表达 ONAC022 基因,其植株幼苗在干旱胁迫过程中表现出延迟生长和较少的叶片卷叶,并且没有表现出枯萎症状,并可改善水稻的耐盐性^[17]。OsNAC041 在水稻耐盐胁迫反应中发挥重要作用,野生型幼苗的嫩枝比突变株 OsNAC041 的更长,OsNAC041 突变体在营养生长阶段表现出盐敏感表型^[19]。水培实验发现在盐胁迫条件下,OsNAC45 基因敲除突变体对盐胁迫更加敏感,即 OsNAC45 转录因子正调控水稻盐胁迫响应^[20]。在花期干旱条件下,OsNAC2 基因过量表达植株对高盐和干旱的抗性降低,而 RNAi 植株在营养期和开花阶段均对高盐和干旱胁迫表现出较高的耐受性^[37]。

Northern 印迹和 SNAC2 启动子活性分析表明,干旱、盐度、寒冷、脱落酸(Abscisic acid, ABA)处理诱导均影响 SNAC2 基因的表达。SNAC2 基因在粳稻中花 11 中过量表达,当所有野生型植株在严重冷胁迫(4~8 °C 持续 5 d)后死亡时,超过 50%的 SNAC2 转基因植株仍然保持活力;在冷胁迫下,SNAC2 转基因植株的细胞膜稳定性高于野生型;在高盐浓度条件下,SNAC2 转基因水稻的发芽率和生长率均显著高于野生型。此外,SNAC2 过量表达的植物对 ABA 的敏感性也显著增加^[55]。

水稻 ONAC054 是一种膜结合的 NAC 转录因子,参与了干旱胁迫的响应。ONAC054 突变体对干旱胁迫较为敏感,而 ONAC054 过量表达转基因植株对干旱胁迫具有耐受性。ONAC054 突变体在干旱胁迫条件下,与脱落酸(ABA)合成和信号传导相关的一些基因下调表达,而在超表达 ONAC054 植株中上调表达,过量表达 ONAC054 有助于提高水稻的耐旱性^[36,56]。通过对 OsNAC5

基因进行 RNA 干扰(RNAi)和过量表达,产生 OsNAC5 的转基因水稻植株,并研究了在寒冷、干旱和盐胁迫下对野生型(WT)、RNAi 和过量表达水稻株系的影响。结果表明,OsNAC5 的 RNAi 株系对寒冷、干旱和盐胁迫的耐受性低于野生型,而 OsNAC5 基因的过量表达增强水稻对这些胁迫的耐受性^[57-59]。

在干旱处理期间,过量表达 OsNAC9 转基因水稻植株的叶片表现出较少的叶片卷叶,OsNAC9 过量表达转基因植株在营养生长阶段的抗旱性更强^[60]。在水稻中,过量表达 OsNAC10 基因,增加了植物在营养阶段对干旱、高盐和低温的耐受性^[61]。NAC 家族转录因子 OsNAP 通过 ABA 途径和微调脱落酸生物合成,并直接靶向水稻衰老相关基因,从而赋予非生物胁迫响应^[66-67]。

在 NAC 家族当中,转录因子 SNAC3 也存在类似应答反应,SNAC3 转录水平受干旱、高温、盐分胁迫和脱落酸(ABA)处理的诱导。SNAC3 基因的过量表达,其水稻对高温、干旱和氧化胁迫的耐受性明显增强,而 RNAi 对 SNAC3 基因的抑制导致对这些胁迫的敏感性增加^[62]。

ONAC095 是一个干旱和 ABA 上调但冷下调的 NAC 转录因子编码基因^[63],在水稻中过量表达 ONAC095,发现 ONAC095 转基因植株在干旱和耐寒胁迫中发挥相反的作用,即 ONAC095 作为水稻干旱响应的负调控因子,却是低温响应的正调控因子。过量表达 OsNAC6 的转基因水稻植株表现出根系数量和根系直径显著增加,干旱胁迫对 OsNAC6 过量表达转基因水稻品系的产量影响较小,但增强植株的抗旱性^[64]。过量表达 ONAC066 可增强水稻干旱和氧化应激耐受性,而抑制 ONAC066 基因可减弱水稻干旱和氧化应激耐受性,即 ONAC066 是水稻干旱和氧化应激耐受性的正调控因子^[22,65]。

综合分析发现,NAC 转录因子调控植株抗逆性具有多样性。其中,一部分 NAC 转录因子具有单一抗逆性(耐盐或耐旱),例如 OsNAC3^[13]、OsNAC041^[19]、OsNAC45^[20] 调控植株抗逆性(耐盐)。OsNAC9^[60]、OsNAC016^[15]、OsNAC17^[68]、ONAC066^[22,65] 调控植株抗逆性(耐旱);一部分 NAC 转录因子具有双重抗逆性,例如 SNAC1^[12]、OsNAC2^[37]、OsNAC6^[14,64]、ONAC022^[17] 调控植株耐盐性与耐旱性;SNAC3 调控植株耐旱性与耐高温^[62];ONAC095 调控植株耐旱性与耐低温^[63]。

还有部分 NAC 转录因子具有综合抗逆性,例如 SNAC2^[55]、OsNAC5^[57-59]、OsNAC10^[61] 调控植株耐旱性、耐盐性与响应冷胁迫。当水稻处于非生物逆境条件时,受到刺激的水稻细胞会感知外界的胁迫信号,通过多种复杂的转导途径,把信号传递到胁迫应答的 NAC 转录因子,然后 NAC 转录因子识别下游靶基因的目标序列,激活或抑制靶基因的表达,从而参与水稻对非生物逆境的应答反应。

5 展望

NAC 转录因子是植物所特有的一类转录因子,广泛参与植物的生长发育以及非生物胁迫等过程。目前,已在多种植物中发现大量的 NAC 转录因子,尤其是模式植物拟南芥和水稻中,已分离克隆并解析了部分 NAC 转录因子家族成员的生物学功能。例如,水稻基因组中的 OsNAC24-OsNAP 蛋白复合物激活 OsGBSSI 和 OsSBEI 的表达,从而微调水稻胚乳中淀粉的生物合成^[18]。ONAC127 和 ONAC129 蛋白通过影响糖转运和非生物胁迫反应来调节籽粒灌浆^[26]。过量表达 ONAC054 基因可以提高水稻的抗旱耐旱性和籽粒产量^[36]。

针对水稻 NAC 转录因子的亚细胞定位分析结果发现,大多数 NAC 转录因子定位于细胞核,也有少数 NAC 蛋白定位在细胞质、细胞膜或者内质网。值得注意的是,定位于细胞核及以外的 NAC 转录因子,当水稻受到外界环境刺激或者非生物胁迫时,这些 NAC 转录因子可能会转运至细胞核内发挥调控作用。例如在水稻原生质体中瞬时表达了 OsNAP-GFP 融合蛋白,发现该融合蛋白定位于细胞核,与 OsNAP 转录因子不同的是,OsNAC24 转录因子单独定位时定位在细胞质和细胞核。然而,当与 OsNAP 转录因子共表达时,OsNAC24-GFP 融合蛋白只定位在细胞核。结果表明,OsNAP 与 OsNAC24 相互作用,促进了 OsNAC24 转录因子在细胞核中的定位^[18],这与水稻 NAC 转录因子具有多种生物学功能相吻合。

针对水稻 NAC 转录因子的研究,发现 NAC

转录因子不仅在非生物胁迫反应方面影响水稻,而且还调控水稻稻米品质与水稻产量等性状,即水稻 NAC 转录因子的生物学功能存在多样性。例如,对 OsNAC5 过量表达株系和 RNAi 株系进行研究,发现与野生型相比,盐和甘露醇对 RNAi 株系和过量表达株系种子萌发的抑制程度分别更高或更低。与野生型相比,过量表达株系和 RNAi 株系种子的萌发对 ABA 越来越敏感,同时,OsNAC5 过量表达株系增加了水稻植株的根部直径,从而增强了田间的耐旱性和谷物产量^[58]。无独有偶,在对 OsNAC9 过量表达株系进行研究,发现了和 OsNAC5 过量表达株系相似的部分结果,即 OsNAC9 过量表达株系也改变了水稻植物的根系结构,从而增强了田间条件下的抗旱性和谷物产量^[60]。

转录因子 NAC20、NAC26 与 RPB1 相互作用激活水稻胚乳中的白蛋白积累,从而影响稻米品质^[63]。水稻 NAC 转录因子通过 ABA 生物合成促进叶片衰老^[69-70]。水稻 OsNAC17 转录因子通过调节木质素积累增强耐旱性^[68,71-72]。然而,针对 NAC 转录因子影响水稻品质和产量性状的研究仍有待深入,尤其 NAC 转录因子是如何精细调控水稻产量及其品质性状的尚不清楚。

目前水稻 NAC 转录因子的大部分研究集中在非生物胁迫方面,而对非生物胁迫研究中更多是偏向于研究单一非生物胁迫(例如盐胁迫、干旱胁迫、高温)下 NAC 转录因子的调控作用,对多种非生物同时胁迫下 NAC 转录因子的调控作用的研究相对较少。今后针对水稻 NAC 转录因子的研究,可以通过创制 NAC 转录因子过量表达植株,或者利用 CRISPR/Cas9 基因编辑技术、RNAi 技术等获得对应的转基因水稻,研究 NAC 转录因子在干旱、高盐、低温等非生物胁迫条件下水稻的生长发育情况,并深入解析 NAC 转录因子调控水稻产量与稻米品质性状的分子遗传机制,开发对应的分子标记,为优质高产多抗水稻新品种的分子设计育种提供新的基因资源。

参考文献:

- [1] LI Pei, CHEN Yuhao, LU Jun, et al. Genes and their molecular functions determining seed structure, components, and quality of rice[J]. Rice (New York, N. Y.), 2022, 15(1): 18.
- [2] 彭波, 孙艳芳, 陈报阳, 等. 水稻香味基因及其在育种中的应用研究进展[J]. 植物学报, 2017, 52(6): 797-807.
PENG Bo, SUN Yanfang, CHEN Baoyang, et al. Research progress of fragrance gene and its application in rice breeding[J]. Journal of Botany, 2017, 52(6): 797-807.

- [3] 宋洁琼, 初若雯, 赵晶莹, 等. NAC 转录因子在植物响应盐胁迫中的作用[J]. 生物学通报, 2023, 58(8): 1-7.
SONG Jieqiong, CHU Ruowen, ZHAO Jingying, et al. Role of NAC transcription factors in plant response to salt stress[J]. Bulletin of Biology, 2023, 58(8): 1-7.
- [4] REDDY A S, DAY I S. Kinesins in the *Arabidopsis* genome: A comparative analysis among eukaryotes[J]. BMC Genomics, 2001, 2: 2.
- [5] DUVAL M, HSIEH T F, KIM S Y, et al. Molecular characterization of AtNAM: A member of the *Arabidopsis* NAC domain superfamily[J]. Plant Molecular Biology, 2002, 50(2): 237-248.
- [6] OOKA H, SATOH K, DOI K, et al. Comprehensive analysis of NAC family genes in *Oryza sativa* and *Arabidopsis thaliana*[J]. DNA Research, 2003, 10(6): 239-247.
- [7] NURUZZAMAN M, MANIMEKALAI R, SHARONI A M, et al. Genome-wide analysis of NAC transcription factor family in rice[J]. Gene, 2010, 465(1/2): 30-44.
- [8] 赵才美, 黄兴奇, 殷富有, 等. 水稻 NAC 转录因子家族的研究进展[J]. 植物科学学报, 2020, 38(2): 278-287.
ZHAO Caimei, HUANG Xingqi, YIN Fuyou, et al. Research progress on NAC transcription factor family in *Oryza sativa* L. [J]. Plant science journal, 2020, 38(2): 278-287.
- [9] KIKUCHI K, UEGUCHI-TANAKA M, YOSHIDA K T, et al. Molecular analysis of the NAC gene family in rice [J]. Molecular & General Genetics: MGG, 2000, 262(6): 1047-1051.
- [10] FANG Yujie, YOU Jun, XIE Kabin, et al. Systematic sequence analysis and identification of tissue-specific or stress-responsive genes of NAC transcription factor family in rice[J]. Molecular Genetics and Genomics, 2008, 280(6): 547-563.
- [11] 孙利军. 水稻 ONAC 家族基因重叠表达特性及其在抗病抗逆中的功能研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2012.
SUN Lijun. Overlapping expression and functional analysis of rice ONAC in pathogen resistance and stress tolerance [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2012.
- [12] HU Honghong, DAI Mingqiu, YAO Jialing, et al. Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(35): 12987-12992.
- [13] ZHANG Xiang, LONG Yan, CHEN Xingxiang, et al. A NAC transcription factor OsNAC3 positively regulates ABA response and salt tolerance in rice[J]. BMC Plant Biology, 2021, 21(1): 546.
- [14] NAKASHIMA K, TRAN L S P, VAN NGUYEN D, et al. Functional analysis of a NAC-type transcription factor OsNAC6 involved in abiotic and biotic stress-responsive gene expression in rice[J]. The Plant Journal, 2007, 51(4): 617-630.
- [15] 吴旗. NAC 转录因子调控 BR 介导的水稻生长和 ABA 介导的干旱胁迫响应的机制研究[D]. 重庆: 重庆大学, 2022.
WU Qi. The regulatory mechanism of NAC transcription factor OsNAC016 for BR-mediated plant growth and ABA-mediated drought stress response in rice[D]. Chongqing: Chongqing University, 2022.
- [16] MATHEW I E, DAS S, MAHTO A, et al. Three rice NAC transcription factors heteromerize and are associated with seed size[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1-16.
- [17] HONG Yongbo, ZHANG Huijuan, HUANG Lei, et al. Overexpression of a stress-responsive NAC transcription factor gene ONAC022 improves drought and salt tolerance in rice[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 4.
- [18] JIN Sukui, XU Lina, LENG Yujia, et al. The OsNAC24-OsNAP protein complex activates OsGBSSI and OsSBEI expression to fine-tune starch biosynthesis in rice endosperm[J]. Plant Biotechnology Journal, 2023, 21(11): 2224-2240.
- [19] WANG Bo, ZHONG Zhaohui, ZHANG Huanhuan, et al. Targeted mutagenesis of NAC transcription factor gene, OsNAC041, leading to salt sensitivity in rice[J]. Rice Science, 2019, 26(2): 98-108.
- [20] 张翔. 水稻 OsNAC45 基因参与脱落酸和盐响应的功能研究[D]. 南宁: 广西大学, 2020.
ZHANG Xiang. Functional analysis of OSNAC45 in rice under ABA treatment and salt stress [D]. Nanning: Guangxi University, 2020.
- [21] PENG Bo, SUN Xiaoyu, TIAN Xiayu, et al. OsNAC74 affects grain protein content and various biological traits by regulating OsAAP6 expression in rice[J]. Molecular Breeding, 2023, 43(12): 87.

- [22] YUAN Xi, WANG Hui, CAI Jiating, et al. Rice NAC transcription factor ONAC066 functions as a positive regulator of drought and oxidative stress response[J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 278.
- [23] WANG Hui, BI Yan, GAO Yizhou, et al. A pathogen-inducible rice NAC transcription factor ONAC096 contributes to immunity against *magnaprote oryzae* and *xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* by direct binding to the promoters of *OsRap2.6*, *OsWRKY62*, and *OsPAL1*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 802758.
- [24] SUN Lina, XU Hanqin, SONG Juan, et al. *OsNAC103*, a NAC transcription factor, positively regulates leaf senescence and plant architecture in rice[J]. *Rice (New York, N. Y.)*, 2024, 17(1): 15.
- [25] LI Yan, ZHAO Liming, GUO Chiming, et al. *OsNAC103*, an NAC transcription factor negatively regulates plant height in rice[J]. *Planta*, 2024, 259(2): 35.
- [26] REN Ye, HUANG Zhouquan, JIANG Hao, et al. A heat stress responsive NAC transcription factor heterodimer plays key roles in rice grain filling[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(8): 2947-2964.
- [27] SOUER E, VAN HOUWELINGEN A, KLOOS D, et al. The no apical meristem gene of petunia is required for pattern formation in embryos and flowers and is expressed at meristem and primordia boundaries[J]. *Cell*, 1996, 85(2): 159-170.
- [28] XIE Q, FRUGIS G, COLGAN D, et al. *Arabidopsis* NAC1 transduces auxin signal downstream of TIR1 to promote lateral root development[J]. *Genes & Development*, 2000, 14(23): 3024-3036.
- [29] KIM H J, NAM H G, LIM P O. Regulatory network of NAC transcription factors in leaf senescence[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 33: 48-56.
- [30] SAKURABA Y, PIAO Weilan, LIM J H, et al. Rice ONAC106 inhibits leaf senescence and increases salt tolerance and tiller angle[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2015, 56(12): 2325-2339.
- [31] JIN Xiaoli, CHEN Jian, KHAN A, et al. Triacylglycerol lipase, *OsSG34*, plays an important role in grain shape and appearance quality in rice[J]. *The Plant Journal*, 2024, 117(3): 840-855.
- [32] 彭波, 邱静, 彭娟, 等. 水稻 *qPC1* 基因启动子功能性变异位点的鉴定及其转运功能[J]. *西南农业学报*, 2023, 36(12): 2573-2582.
- PENG Bo, QIU Jing, PENG Juan, et al. Identification of functional mutation sites of *qPC1* gene promoter in rice and analysis of its transport function[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 36(12): 2573-2582.
- [33] 彭波, 孙晓宇, 张庆茜, 等. 水稻 *OsMDH* 基因的克隆及其生物信息学分析[J]. *信阳师范学院学报(自然科学版)*, 2023, 36(2): 243-248.
- PENG Bo, SUN Xiaoyu, ZHANG Qingqian, et al. Cloning and bioinformatics analysis of *OsMDH* gene in rice[J]. *Journal of Xinyang Normal University (Natural Science Edition)*, 2023, 36(2): 243-248.
- [34] 彭波, 赵雨贺, 董超, 等. 云南软米在豫南稻区的品质性状检测与分析[J]. *信阳师范学院学报(自然科学版)*, 2021, 34(2): 186-194.
- PENG Bo, ZHAO Yuhe, DONG Chao, et al. Detection and analysis of the quality characters of Yunnan soft rice in South Henan province[J]. *Journal of Xinyang Normal University (Natural Science Edition)*, 2021, 34(2): 186-194.
- [35] 李应将. NAC 转录因子参与调控水稻灌浆和种子萌发的分子机理研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2021.
- LI Yingjiang. Preliminary study on NAC transcription factors involved in regulating rice grain filling and seed germination[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2021.
- [36] SAKURABA Y, PAEK N C. Overexpression of ONAC054 improves drought stress tolerance and grain yield in rice [J]. *Crops*, 2022, 2(4): 390-406.
- [37] 罗莉琼, 吕波, 陈旭, 等. *OsNAC2* 通过 ABA 依赖途径负调控水稻的多种非生物胁迫反应[J]. *复旦学报(自然科学版)*, 2016, 55(1): 89-96.
- LUO Liqiong, LYU Bo, CHEN Xu, et al. *OsNAC2* negatively regulates various abiotic stress through ABA-dependent pathway in rice[J]. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 2016, 55(1): 89-96.
- [38] JIN Sukui, ZHANG Mingqiu, LENG Yujia, et al. *OsNAC129* regulates seed development and plant growth and participates in the brassinosteroid signaling pathway[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 905148.
- [39] EL MANNAI Y, AKABANE K, HIRATSU K, et al. The NAC transcription factor gene *OsY37* (ONAC011) promotes leaf senescence and accelerates heading time in rice[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18(10): 2165.

- [40] ZHAO Dongsheng, ZHANG Changquan, LI Qianfeng, et al. Genetic control of grain appearance quality in rice[J]. *Biotechnology Advances*, 2022, 60: 108014.
- [41] ZHOU Hao, XIA Duo, HE Yuqing. Rice grain quality-traditional traits for high quality rice and health-plus substances[J]. *Molecular Breeding*, 2020, 40(1): 1-6.
- [42] 陈宏法, 胡时开, 唐绍清, 等. 稻米品质遗传改良现状及展望[J]. *长江大学学报(自科版)*, 2023, 20(5): 110-123. CHEN Hongfa, HU Shikai, TANG Shaoqing, et al. Current status and prospects of genetic improvement of rice quality[J]. *Journal of Yangtze University (Natural Science Edition)*, 2023, 20(5): 110-123.
- [43] WANG Juan, CHEN Zichun, ZHANG Qing, et al. The NAC transcription factors OsNAC20 and OsNAC26 regulate starch and storage protein synthesis[J]. *Plant Physiology*, 2020, 184(4): 1775-1791.
- [44] 陈跃进. 水稻直链淀粉含量的分子遗传研究[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2002, 28(3): 195-198. CHEN Yuejin. Molecular genetic study on amylose content in rice[J]. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*, 2002, 28(3): 195-198.
- [45] 蔡一霞, 王维, 朱智伟, 等. 不同类型水稻支链淀粉理化特性及其与米粉糊化特征的关系[J]. *中国农业科学*, 2006, 39(6): 1122-1129. CAI Yixia, WANG Wei, ZHU Zhiwei, et al. The physiochemical characteristics of amylopectin and their relationships to pasting properties of rice flour in different varieties[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, 39(6): 1122-1129.
- [46] 夏斌, 郭涛, 王慧, 等. 水稻淀粉合成关键酶的研究进展[J]. *中国农学通报*, 2009, 25(22): 47-51. XIA Bin, GUO Tao, WANG Hui, et al. Progress in key enzymes of starch synthesis in rice[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(22): 47-51.
- [47] 王晶, 戴常军, 王翠玲, 等. 稻米淀粉影响食味品质机理的研究进展[J]. *中国稻米*, 2023, 29(1): 35-43. WANG Jing, DAI Changjun, WANG Cuiling, et al. Progress on the mechanism of rice starch affecting the eating quality[J]. *China Rice*, 2023, 29(1): 35-43.
- [48] 周翌城, 郭哈伦, 陆尧, 等. 胚乳蛋白质对稻米品质影响的研究进展[J]. *中国稻米*, 2023, 29(1): 27-34, 43. ZHOU Yicheng, GUO Halun, LU Yao, et al. Research progress for the effect of endosperm protein on rice quality [J]. *China Rice*, 2023, 29(1): 27-34, 43.
- [49] 张青. 水稻同源蛋白 OsNAC20 和 OsNAC26 调控贮藏蛋白合成的研究[D]. 扬州:扬州大学, 2021. ZHANG Qing. The homologous proteins OsNAC20 and OsNAC26 regulate storage protein synthesis in rice[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2021.
- [50] JIN Sukui, XU Lina, LENG Yujia, et al. The OsNAC24-OsNAP protein complex activates OsGBSSI and OsSBE1 expression to fine-tune starch biosynthesis in rice endosperm[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(11): 2224-2240.
- [51] PURANIK S, SAHU P P, SRIVASTAVA P S, et al. NAC proteins: Regulation and role in stress tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(6): 369-381.
- [52] 段俊枝, 李莹, 赵明忠, 等. NAC 转录因子在植物抗非生物胁迫基因工程中的应用进展[J]. *作物杂志*, 2017(2): 14-22. DUAN Junzhi, LI Ying, ZHAO Mingzhong, et al. Progress on application of NAC transcription factors in plant abiotic tolerance genetic engineering[J]. *Crops*, 2017(2): 14-22.
- [53] UMEZAWA T, FUJITA M, FUJITA Y, et al. Engineering drought tolerance in plants: Discovering and tailoring genes to unlock the future[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2006, 17(2): 113-122.
- [54] 李桂玲, 李思云, 刘卫群. 转录因子 NAC 及其在植物生长发育中的作用[J]. *分子植物育种*, 2019, 17(3): 811-826. LI Guilin, LI Siyun, LIU Weiqun. Transcription factor NAC and its role in plant growth and development[J]. *Molecular plant breeding*, 2019, 17(3): 811-826.
- [55] HU Honghong, YOU Jun, FANG Yujie, et al. Characterization of transcription factor gene SNAC2 conferring cold and salt tolerance in rice[J]. *Plant Molecular Biology*, 2008, 67(1/2): 169-181.
- [56] ZHENG Xingnan, CHEN Bo, LU Guojun, et al. Overexpression of a NAC transcription factor enhances rice drought and salt tolerance[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2009, 379(4): 985-989.

- [57] TAKASAKI H, MARUYAMA K, KIDOKORO S, et al. The abiotic stress-responsive NAC-type transcription factor OsNAC5 regulates stress-inducible genes and stress tolerance in rice[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2010, 284(3): 173-183.
- [58] JEONG J S, KIM Y S, REDILLAS M C F R, et al. OsNAC5 overexpression enlarges root diameter in rice plants leading to enhanced drought tolerance and increased grain yield in the field[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2013, 11(1): 101-114.
- [59] SONG Shiyong, CHEN Ying, CHEN Jie, et al. Physiological mechanisms underlying OsNAC5-dependent tolerance of rice plants to abiotic stress[J]. *Planta*, 2011, 234(2): 331-345.
- [60] REDILLAS M C F R, JEONG J S, KIM Y S, et al. The overexpression of OsNAC9 alters the root architecture of rice plants enhancing drought resistance and grain yield under field conditions[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2012, 10(7): 792-805.
- [61] JEONG J S, KIM Y S, BAEK K H, et al. Root-specific expression of OsNAC10 improves drought tolerance and grain yield in rice under field drought conditions[J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(1): 185-197.
- [62] CHEN Xu, WANG Yaofeng, LYU Bo, et al. The NAC family transcription factor OsNAP confers abiotic stress response through the ABA pathway[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2014, 55(3): 604-619.
- [63] LIANG Chengzhen, WANG Yiqin, ZHU Yana, et al. OsNAP connects abscisic acid and leaf senescence by fine-tuning abscisic acid biosynthesis and directly targeting senescence-associated genes in rice[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(27): 10013-10018.
- [64] FANG Yujie, LIAO Kaifeng, DU Hao, et al. A stress-responsive NAC transcription factor SNAC3 confers heat and drought tolerance through modulation of reactive oxygen species in rice[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(21): 6803-6817.
- [65] HUANG Lei, HONG Yongbo, ZHANG Huijuan, et al. Rice NAC transcription factor ONAC095 plays opposite roles in drought and cold stress tolerance[J]. *BMC Plant Biology*, 2016, 16(1): 203.
- [66] LEE D K, CHUNG P J, JEONG J S, et al. The rice OsNAC6 transcription factor orchestrates multiple molecular mechanisms involving root structural adaptations and nicotianamine biosynthesis for drought tolerance[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15(6): 754-764.
- [67] LIU Qing, YAN Shijuan, HUANG Wenjie, et al. NAC transcription factor ONAC066 positively regulates disease resistance by suppressing the ABA signaling pathway in rice[J]. *Plant Molecular Biology*, 2018, 98(4/5): 289-302.
- [68] CHEN Xu, WANG Yaofeng, LYU Bo, et al. The NAC family transcription factor OsNAP confers abiotic stress response through the ABA pathway[J]. *Plant & Cell Physiology*, 2014, 55(3): 604-619.
- [69] EUN S J, KIM T H, SHIM J S, et al. Rice NAC17 transcription factor enhances drought tolerance by modulating lignin accumulation[J]. *Plant Science*, 2022, 323: 111404.
- [70] WU Mingwei, LIU Jinxin, BAI Xue, et al. Transcription factors NAC20 and NAC26 interact with RPBF to activate albumin accumulations in rice endosperm[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2023, 21(5): 890-892.
- [71] MAO Chanjuan, LU Songchong, LYU Bo, et al. A rice NAC transcription factor promotes leaf senescence via ABA biosynthesis[J]. *Plant Physiology*, 2017, 174(3): 1747-1763.
- [72] EUN S J, KIM T H, SHIM J S, et al. Rice NAC17 transcription factor enhances drought tolerance by modulating lignin accumulation[J]. *Plant Science*, 2022, 323: 111404.

责任编辑:任长江