

# 观赏植物 NAC 转录因子的研究进展

邓泽宜<sup>1</sup>, 罗乐<sup>1</sup>, 于超<sup>1</sup>, 张启翔<sup>1</sup>, 隋云吉<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>北京林业大学园林学院/城乡生态环境北京实验室/花卉种质创新与分子育种北京市重点实验室/教育部园林环境工程研究中心/林木花卉遗传育种教育部重点实验室/林木资源高效生产全国重点实验室/国家花卉工程技术研究中心, 北京 100083; <sup>2</sup>新疆应用职业技术学院, 奎屯 833200)

**摘要:** NAC 转录因子家族是最大的植物特异性转录因子家族之一, 在调节植物的生长发育中发挥着重要的作用, 在模式植物、作物中已进行了大量研究, 包括参与次生细胞壁发育、种子萌发、根系发育、叶片衰老、花器官形成和果实成熟, 以及介导植物对生物胁迫和非生物胁迫的响应, 但是在观赏植物中的研究还缺乏系统性的梳理和探讨。本综述介绍了 NAC 转录因子的结构和分类, 并着重梳理了近 20 年 NAC 转录因子在观赏植物器官生长发育 (叶缘形态建成、花器官发育、叶片衰老、花瓣衰老、种球休眠) 和胁迫响应 (水分、盐碱、温度、重金属及生物胁迫) 上的生物学功能。最后, 鉴于观赏植物 NAC 转录因子大部分都还停留在生物信息学分析以及表达模式分析等功能初探阶段, 本文从 4 个方面对未来 NAC 转录因子在观赏植物中的研究提出了展望。

**关键词:** 观赏植物; 转录因子; NAC 基因; 生长发育; 胁迫响应

## Research Progress of NAC Transcription Factors in Ornamental Plants

DENG Zeyi<sup>1</sup>, LUO Le<sup>1</sup>, YU Chao<sup>1</sup>, ZHANG Qixiang<sup>1</sup>, SUI Yunji<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>School of Landscape Architecture, Beijing Forestry University/Beijing Laboratory of Urban and Rural Ecological Environment/Beijing Key Laboratory of Ornamental Plants Germplasm Innovation and Molecular Breeding/Engineering Research Center of Landscape Environment of Ministry of Education/Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants of Ministry of Education/State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources/National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing 100083; <sup>2</sup>Xinjiang Career Technical College, Kuitun 833200)

**Abstract:** The NAC transcription factor family is one of the largest plant-specific transcription factor families and plays an important role in regulating plant growth and development. It has been extensively studied in model plants and crops, including secondary cell wall development, seed germination, root development, leaf senescence, flower organ formation and fruit maturation. It also mediates plant responses to biological and abiotic stresses. However, there is still a lack of systematic combing and discussion in the research of ornamental plants. This review introduces the structure and classification of NAC transcription factors. The biological functions of NAC transcription factor in ornamental plant organ growth and development (leaf border morphogenesis, flower organ development, leaf senescence, petal senescence, seed ball dormancy), and stress response (water, salinity, temperature, heavy metals and biological stress) in recent 20 years were reviewed. Finally, in view of the fact that most of the NAC transcription factors in ornamental plants are still in the stage of functional exploration such as bioinformatics analysis and expression pattern analysis, the future research of NAC transcription factors in ornamental plants is proposed from four aspects.

**Key words:** ornamental plant; transcription factor; NAC gene; growth and development; stress response

转录因子是一群能与基因 5' 端上游特定序列专一性结合, 从而保证目的基因以特定的强度在特定的时间与空间表达的蛋白质分子<sup>[1]</sup>, 是基因调控的重要组成部分, 对植物生长发育以及响应胁迫具有重要作用。

第一作者研究方向为花卉种质资源与遗传育种, E-mail: dzybfu1999@163.com

通信作者: 罗乐, 研究方向为园林植物种质资源发掘与创新研究, E-mail: luolebjfu@163.com

基金项目: 国家自然科学基金 (32071820); 中央高校基本科研业务费专项资金 (QNTD202306); 国家重点研发计划课题 (2019YFD1001001); 城乡人居环境学 (北京高校高精尖学科建设项目)

Foundation projects: National Natural Science Foundation of China (32071820); The Fundamental Research Funds for the Central Universities (QNTD202306); National Key Research and Development Program of China (2019YFD1001001); Beijing High-Precision Discipline Project, Discipline of Ecological Environment of Urban and Rural Human Settlements

其中，NAC 转录因子家族是最大的植物特异性转录因子家族之一，对陆生植物具有特殊意义，其初始成员包括 Souer 等<sup>[2]</sup>在矮牵牛（*Petunia × hybrida* hort. ex Vilm.）中克隆得到的 *NAM*（*NO APICAL MERISTEM*）基因以及 Aida 等<sup>[3]</sup>在拟南芥（*Arabidopsis thaliana* （Linn.） Heynh.）中克隆得到的 *ATAF1/2* 和 *CUC2*（*CUP-SHAPED COTYLEDON*）基因，以 3 个基因的首字母命名。NAC 转录因子在调节植物的生长发育中发挥着重要的作用，包括参与次生细胞壁发育、种子萌发、根系发育、叶片衰老、花器官形成和果实成熟，以及介导植物对低温、高温、干旱、洪涝、高盐和病害的响应<sup>[4]</sup>。目前，在模式植物<sup>[5]</sup>、作物<sup>[6, 7]</sup>、果树<sup>[8, 9]</sup>、药用植物<sup>[10]</sup>中已经有大量 NAC 转录因子的报道和综述，但是 NAC 转录因子在观赏植物中的研究还缺乏系统性的梳理和探讨。近年随着植物全基因组测序工作的日益完善，基于全基因组的基础探索开始逐渐深入观赏植物，已经陆续从多种观赏植物中鉴定出 NAC 家族成员，各物种中所含 NAC 成员数量不同（表 1）。本文系统梳理了近 20 年 NAC 转录因子在观赏植物生长发育和胁迫响应上的相关研究，旨在为今后深入开展观赏植物 NAC 转录因子的调控网络机制研究以及观赏植物分子育种工作提供理论指导。

表 1 基于全基因组鉴定的不同观赏植物中 NAC 转录因子数量

Table 1 The number of NAC transcription factors in different ornamental plants based on genome-wide identification

| 物种                                                                      | 数量     | 参考文献      |
|-------------------------------------------------------------------------|--------|-----------|
| Species                                                                 | Number | Reference |
| 铁皮石斛 <i>Dendrobium officinale</i> Kimura et Migo.                       | 91     | [11]      |
| 小兰屿蝴蝶兰 <i>Phalaenopsis equestris</i> (Schauer) Rchb.                    | 86     | [12]      |
| 碧冬茄（矮牵牛） <i>P. × hybrida</i> hort. ex Vilm.                             | 41     | [13]      |
| 梅 <i>Prunus mume</i> Siebold & Zucc.                                    | 129    | [5]       |
| 紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i> L.                                          | 113    | [14]      |
| 黄花苜蓿 <i>M. falcata</i> L.                                               | 146    | [15]      |
| 木樨（桂花） <i>Osmanthus fragrans</i> Lour.                                  | 119    | [16]      |
| 甘菊 <i>Chrysanthemum lavandulifolium</i> (Fisch.ex Trautv.) Ling et Shih | 123    | [17]      |
| 野菊 <i>C. nankingense</i> Hand.-Mazz.                                    | 153    | [18]      |
| 向日葵 <i>Helianthus annuus</i> L.                                         | 150    | [19]      |
| 月季花 <i>Rosa chinensis</i> Jacq.                                         | 116    | [20]      |
| 莲（荷花） <i>Nelumbo nucifera</i> Gaertn.                                   | 82     | [21]      |
| 单叶蔷薇 <i>R. persica</i> Michx. ex Juss.                                  | 118    | [22]      |

## 1 NAC转录因子的结构和分类

NAC 转录因子具有独特的结构特征，由保守的 N 端蛋白结构域（PBD, protein binding domain）和多变的 C 端转录调控区（TRR, transcription regulatory region）组成。N 末端由约 150 个氨基酸组成，可与 DNA 和其他蛋白质结合，并包含 5 个亚结构域（A、B、C、D、E）。其中，A 区、C 区和 D 区在不同物种中高度保守，而 B 区和 E 区相对可变，可能与 NAC 基因的功能多样性有关；C 区和 D 区含有预测的核定位信号（NLS, nuclear localization signal），这可能与转录因子的核定位和识别靶基因启动子区域的特定顺式作用

元件有关，少数 NAC 蛋白在亚结构域 D 有一个负调控结构域（NRD, negative regulatory domain），可以抑制转录活性；D 区和 E 区则负责与 DNA 的物理结合<sup>[5, 8, 23]</sup>。C 末端为转录调控区，具有一个包含丝氨酸-苏氨酸、脯氨酸-谷氨酰胺或酸性残基重复序列的低复杂性区域，这些基序在一个给定的亚家族中保守，但在不同的亚家族中有所不同<sup>[7]</sup>（图 1）。

根据广泛的比较基因组分析和系统发育分析，Pereira-Santana 等<sup>[24]</sup>将 NAC 家族分为 6 个主要组（组 I-VI）：1）组 I 被认为是基本的 NAC 组，含有参与控制细胞壁组成、生物合成和木质部发育的蛋白质，在水传导和细胞支持中发挥作用；2）组 II 在不同器官之间特定的发育过程中发挥作用，包括 CUC1-3 蛋白，这些蛋白参与了拟南芥胚胎发生过程中顶端分生组织（SAM, shoot apical meristem）的形成和子叶的分离，与乙烯-生长素（IAA, auxin）途径相关；3）组 III 具有跨膜基序（TMM, transmembrane motif），通常受环境因素和胁迫信号的调节；4）组 IV 可以调控几个重要的植物发育过程的时间，例如，ANAC035 可以控制开花时间，ANAC009 可以控制细胞分裂的重定向和时间，ANAC042 可以调控拟南芥的寿命；5）组 V 建议划分为应激组，因为其大部分成员都参与应激反应；6）组 VI 包含许多物种特有的序列，这些序列在进化过程中经历了全基因组复制事件，在不同植物中具有新的功能或亚功能。这些序列很可能通过不同的复制机制在开花植物谱系中扩展，从而使被子植物能够更加多样化以适应几乎所有的环境。

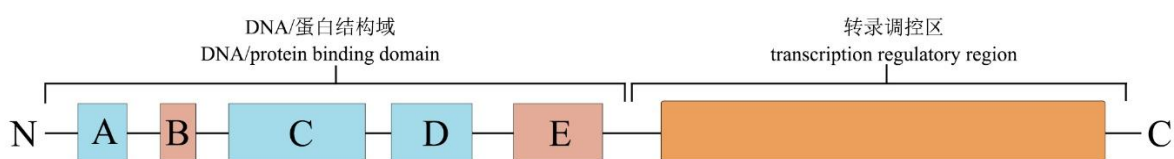


图 1 NAC 转录因子的基本结构  
Fig.1 Basic traits of NAC transcription factors

## 2 观赏植物中NAC转录因子的生物学功能

### 2.1 参与观赏植物器官生长发育

**2.1.1 叶缘形态建成** 叶缘是植物种类识别和分类的一个重要依据，主要可分为全缘、波状、锯齿和牙齿等，其中叶缘锯齿在叶片的水分利用和运输效率、对低温的适应和对外防御等方面具有重要影响，受到激素、转录因子、环境等多种因素的共同调控<sup>[25]</sup>。研究表明，依赖于PIN1（PIN-FORMED 1）蛋白的IAA浓度梯度分布决定了叶缘锯齿的形成和分布，而PIN1的极性定位受一类转录因子NAM/CUC的调控<sup>[26, 27]</sup>。NAM首先在矮牵牛中被发现，主要作用是决定植物边缘器官和形态的建成<sup>[2]</sup>；CUC2是拟南芥中NAM的直系同源基因，CUC3则为NAM的旁系同源拷贝基因，该基因在功能上与前者存在部分冗余，两者均对叶缘齿/裂的形成起着重要调控作用<sup>[28, 29]</sup>。

在金鱼草 (*Antirrhinum majus* L.) 中, *CUC* 同系物 *CUP* (*CUPULIFORMIS*) 基因的突变体表现出 SAM 缺失和子叶融合, 表明 *CUC* 类基因在边界建立和器官分离中具有保守的功能<sup>[30]</sup>。变色耬斗菜 (*Aquilegia caerulea* E. James) 的 *NAM* 基因或 *CUC3* 基因被沉默后, 会导致小叶数量减少和融合, 表明 *NAM/CUC* 基因促进了小叶边界结构域的形成, 该结构域具有促进局部小叶分离和远距离小叶形成的双重作用<sup>[31]</sup>。蒺藜苜蓿 (*M. truncatula* Gaertn.) *MtNAM* 基因突变体的子叶发生了融合, 且无初级 SAM, 表明 *MtNAM* 与 *CUCNAM* 家族基因在侧向器官分离和复叶发育中的作用相同<sup>[32]</sup>。此后在菊科植物的研究中, 也发现在 *NAM/CUC* 基因表达下调或上调后, 叶缘锯齿程度会有不同程度的减少或增多<sup>[33, 34]</sup>。综上, 说明 *NAM/CUC* 对叶缘形态发育的调控作用在观赏植物中是保守的。

**2.1.2 花器官发育** 开花是观赏植物个体发育很重要的一个环节, 在不同的观赏植物群体中, 花器官在数量、类型、大小、形状、颜色、气味和排列上表现出巨大的差异, 因此, 阐明导致花器官差异的发育和进化机制对于全面理解花多样性的原因至关重要<sup>[35]</sup>。已知 *MADS-box* 基因在花瓣发育中发挥重要作用, 在小兰屿蝴蝶兰中沉默 *PeNAC67*, 自然突变体花瓣恢复野生型表型, 说明 *PeNAC67* 正向调控唇瓣发育, 进一步分析发现 *PeNAC67* 与 *PeMADS3* 蛋白存在互作, 从而影响唇瓣的发育。同时, 在蝴蝶兰栽培品种 ‘大辣椒’ (*P. hybrid* ‘Big Chili’) 中沉默 *PeNAC67* 基因, 发现花瓣之间间距变小, 可见 *PeNAC67* 与花器官发育密切相关<sup>[36]</sup>。此外, 蝴蝶兰 (*P. aphrodite* H. G. Reichenbach) *PaCUP1* 和 *PaCUP2* 基因的转录水平似乎受 *miR164* 调节, 可能参与了花被的形成和对称性的建立<sup>[37]</sup>。除了兰科植物, 在甘菊中过表达 *CINAM* 会导致甘菊的舌状花发育不完全, 同时也会导致管状花的数目减少, 而抑制表达 *CINAM* 的个体在愈伤组织分化出不定芽后就停止生长, 进一步分析发现 *CINAM* 可能是通过调节 *CIPINs* 的表达水平来影响 IAA 的转运, 进而调节两类小花的身份决定和分化发育的过程<sup>[38]</sup>。菊花 *CmNAC73* 是叶绿素 (Chlorophyll) 生物合成的正调控因子, 但其表达受到 ABA 的抑制, 通过直接与叶绿素生物合成基因 *HEMA1* 和 *CRD1* 的启动子结合来激活它们的转录, 促进菊花外轮花序中叶绿素的积累, 进而促进菊花绿色花的发育<sup>[39]</sup>。在现代月季 (*R. hybrida* E.H.L.Krause) 中, 乙烯通过微调 *miR164-RhNAC100* 模块来控制细胞的扩张从而影响现代月季花瓣的大小, 且除了乙烯, *miR164* 和 *RhNAC100* 之间的平衡还可能受到多种植物激素如 IAA、GA 的影响<sup>[40]</sup>。在桂花品种 ‘堰虹桂’ (*O. fragrans* ‘Yanhonggui’) 中, 也筛选到了 22 个可能参与调控桂花花开放过程的 *OjNAC* 基因<sup>[41]</sup>, 但是这些关键基因在花器官发育中的具体作用尚待进一步研究。

**2.1.3 叶片衰老** 叶片衰老是植物叶片发育的最后阶段, 是分子、细胞和器官水平上受到精细调控的复杂生物学过程。其中, NAC 家族在叶片衰老的调控中起着至关重要的作用, 在作物中已经得到了大量的研究<sup>[42]</sup>, 但是在观赏植物中仅有零星报道。在拟南芥中, NAC 转录因子 *ORE1* (*ORESARA1*)、*miR164*、*EIN2* (*ETHYLENE INSENSITIVE 2*) 形成的三叉调控通路可诱导叶片衰老<sup>[43, 44]</sup>, 在向日葵中发现一个 *AtORE1* 的同源基因 *HaNAC01*, 其与 *HaEIN2*、*miR164* 在向日葵中显示了类似的转录调控网络, 可作为研究向日葵叶



片衰老的候选基因<sup>[45]</sup>。此外,拟南芥*AtNAP*也与叶片衰老有关,梅*PmNAC32*作为*AtNAP*的同源基因,其功能存在部分保守性,有研究发现过表达*PmNAC32*烟草(*Nicotiana tabacum* L.)株系的叶片老化速度加快,且转基因烟草为砧木嫁接会使得野生型接穗早衰,验证了*PmNAC32* mRNA能通过嫁接从砧木远距离传递到接穗,从而调控接穗性状<sup>[46]</sup>,为观赏植物嫁接育种提供了新思路。

**2.1.4 花瓣衰老** 花瓣衰老通常被归类为一种程序性细胞死亡(PCD, programmed cell death)过程,由多个基因在发育过程中控制<sup>[47]</sup>。已知NAC转录因子EPH1 (EPHEMERAL1)是花瓣衰老的关键调控因子,牵牛(*Ipomoea nil* (Linnaeus) Roth) *EPH1*突变体T1代植株表现出明显的花瓣衰老延迟,研究发现它们都在*EPH1*位点存在双等位基因突变<sup>[48]</sup>。为了鉴定*EPH1*同源基因是否具有相同的功能,从龙胆品种(*Gentiana scabra* × *G. triflora*)中分离出两个*EPHIL* (*EPH1-LIKE*)基因,发现*EPHIL*基因敲除突变株花朵寿命得到了延缓,表明*EPHIL*参与了龙胆花衰老的调控<sup>[49]</sup>。NAC转录因子也可以调控衰老相关基因(SAG, senescence-associated gene)表达来影响花瓣衰老,在东方百合‘西伯利亚’(*Lilium oriental* ‘Siberia’)花被片中瞬时过表达*LoNAC29*会显著加速花的衰老,进一步研究发现*LoNAC29*对*LoSAG39*的启动子活性具有很强的诱导作用,而*LoSAG39*与拟南芥中重要的衰老标记基因*SAG12*同源,该基因编码半胱氨酸蛋白酶,可能在蛋白质降解中发挥作用,从而参与百合花的衰老<sup>[50]</sup>。除此之外,水杨酸(SA, salicylic acid)和活性氧(ROS, reactive oxygen species)的含量也对花瓣衰老发挥作用,郁金香(*Tulipa gesneriana* L.)中的NAC-like基因*TgNAP*可以被SA诱导,且可以与SA合成关键基因*TgICS1*和*TgPAL1*启动子结合并激活它们的表达,同时也能与过氧化物酶基因*TgPOD12*和*TgPOD17*启动子结合并抑制它们的转录,从而双重调控SA的合成和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的积累来加速郁金香花瓣的衰老<sup>[51]</sup>。近年来,在矮牵牛<sup>[13]</sup>、台湾连蕊茶(*Camellia lutchuensis* T. Ito)<sup>[52]</sup>、萱草杂交品系(*Hemerocallis* × *hybrida*)<sup>[53]</sup>的转录组数据中均筛选到了和花瓣衰老相关的NAC转录因子,为研究观赏植物花瓣衰老的分子机制提供了候选基因资源。

**2.1.5 种球休眠** 种球休眠指大多数球根花卉在生长发育过程中遇到不良条件时,为了适应环境而进入生长相对迟缓或无可见生长发育的一个相对静止的阶段,种植未完全解除休眠的种球容易导致出苗不齐、花期不一致等问题,解除休眠是一个复杂的生理过程,受多种植物激素的调节。在唐菖蒲栽培品种(*Gladiolus hybridus*)中,脱落酸(ABA, abscisic acid)是抑制唐菖蒲球茎休眠解除的一种关键植物激素,*GhNAC83*负调控一个ABA信号调节蛋白*GhPP2C1* (PROTEIN PHOSPHATASE 2C1),通过直接结合*GhPP2C1*和细胞分裂素(CK, cytokinin)生物合成基因*GhIPT* (*ISOPENTENYLTRANSFERASE*)的启动子并抑制它们的表达,进而促进ABA的生物合成和抑制CK的生物合成,最终延迟唐菖蒲球茎休眠解除<sup>[54]</sup>。而在兰州百合(*L. davidii* var. *unicolor*)中,休眠的解除主要取决于赤霉素(GAs, gibberellins)GA4和GA7的积累,*LdNAC8*参与鳞茎休眠中GA4/ABA调控网络,可能通过GA4/ABA拮抗作用控制兰州百合鳞茎的休眠<sup>[55]</sup>。

上述研究表明,在观赏植物器官生长发育过程中,NAM/CUC-PIN-IAA模型除了影响叶缘形态建成,

也可能调控观赏植物花器官发育，而 miR164 作为转录后水平上 *NAC* 基因表达的负调控因子，在观赏植物叶缘形态建成、花器官发育和叶片衰老中的功能具有一定的保守性。此外，IAA、ABA、GA、SA、乙烯等多种植物激素介导 *NAC* 转录因子和下游基因的表达，同时伴随叶绿素、ROS 等次生代谢产物的合成，共同调控观赏植物器官的生长发育（图 2）。

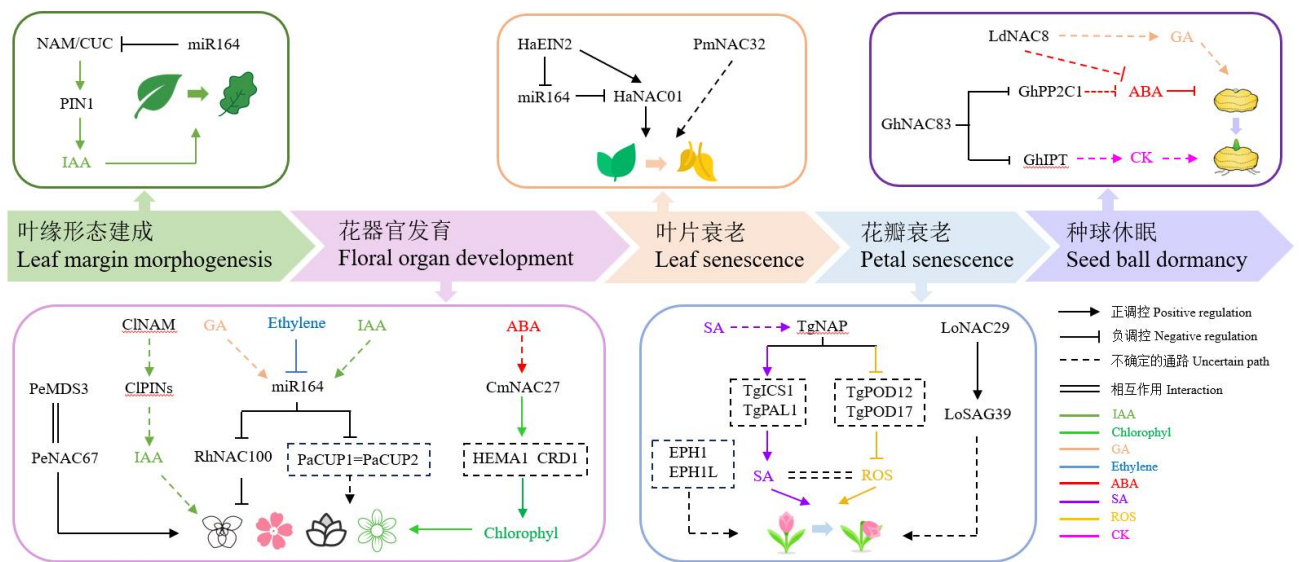


图 2 NAC 转录因子在观赏植物器官生长发育中的调控网络

Fig.2 Regulatory network of NAC transcription factor in the growth and development of ornamental plant organs

2. 2 参与观赏植物胁迫响应

研究表明，NAC 转录因子在观赏植物胁迫响应中起着重要调控作用，且大部分集中在干旱、盐、碱、冷、热等非生物胁迫（表 2），在生物胁迫中报道较少。

表 2 近 20 年 NAC 转录因子响应观赏植物非生物胁迫文献汇总

Table 2 A review of the literature on NAC transcription factors responding to abiotic stresses in ornamental plants in the last 20 years

| 基因                                | 物种       | 非生物胁迫类型              | 研究方法            | 响应结果            | 参考文献      |
|-----------------------------------|----------|----------------------|-----------------|-----------------|-----------|
| Gene                              | Species  | Abiotic stress types | Research method | Response result | Reference |
| <i>MsNAC001</i> 、 <i>MsNAC058</i> | 紫花苜蓿     | 干旱、盐                 | 过表达             | 正调控耐盐性、耐旱性      | [14]      |
| <i>MsNAC2</i>                     | 紫花苜蓿     | 干旱、盐、冷               | 过表达             | 调控植株抗逆性         | [56]      |
| <i>MsNAC3</i>                     | 紫花苜蓿     | 干旱、盐、冷               | qRT-PCR         | 正调控植株抗逆性        | [57]      |
| <i>MsNAC37</i>                    | 紫花苜蓿     | 盐、碱                  | qRT-PCR         | 正调控耐盐碱性         | [58]      |
| <i>MiNAC51</i>                    | 紫花苜蓿     | 干旱、碱、冷               | qRT-PCR         | 正调控植株抗逆性        | [59]      |
| <i>MjNACsa</i>                    | 黄花苜蓿     | 干旱                   | 过表达             | 正调控耐旱性          | [60]      |
| <i>MjNAC37</i>                    | 黄花苜蓿     | 盐                    | qRT-PCR         | 正调控耐盐性          | [61]      |
| <i>MjNAC48</i>                    | 黄花苜蓿     | 干旱、盐、冷               | qRT-PCR         | 调控植株抗逆性         | [62]      |
| <i>MjNAC87</i> 、 <i>MjNAC63</i>   | 黄花苜蓿     | 干旱、盐、冷               | 过表达             | 调控植株抗逆性         | [63]      |
| <i>MjNAC95</i>                    | 黄花苜蓿     | 盐                    | qRT-PCR         | 正调控耐盐性          | [64]      |
| <i>LpNAC5</i>                     | 山丹（细叶百合） | 干旱、盐、碱               | 过表达             | 正调控耐盐碱性、耐旱性     | [65]      |
| <i>LpNAC6</i>                     | 山丹（细叶百合） | 干旱、盐、碱               | 过表达             | 正调控耐盐碱性，负调控耐旱性  | [66, 67]  |
| <i>LpNAC13</i>                    | 山丹（细叶百合） | 干旱、盐                 | 过表达             | 正调控耐盐性，负调控耐旱性   | [65]      |

|                                 |          |            |          |               |          |
|---------------------------------|----------|------------|----------|---------------|----------|
| <i>LpNAC17</i>                  | 山丹（细叶百合） | 盐          | 过表达      | 正调控耐盐性        | [68]     |
| <i>LpNAC20</i>                  | 山丹（细叶百合） | 盐          | 过表达      | 正调控耐盐性        | [66]     |
| <i>RhNAC2</i>                   | 现代月季     | 脱水         | 基因沉默、过表达 | 正调控脱水耐受性      | [69]     |
| <i>RhNAC3</i>                   | 现代月季     | 脱水         | 基因沉默、过表达 | 正调控脱水耐受性      | [70]     |
| <i>RhATAF1</i>                  | 现代月季     | 脱水         | qRT-PCR  | 正调控脱水耐受性      | [71]     |
| <i>RhNAC31</i>                  | 现代月季     | 干旱、盐、冷     | 过表达      | 正调控植株抗逆性      | [72]     |
| <i>RcNAC72</i>                  | 月季花      | 干旱、盐、热     | 基因沉默、过表达 | 正调控植株抗逆性      | [73-75]  |
| <i>RcNAC29</i>                  | 月季花      | 热          | qRT-PCR  | 正调控耐热性        | [73]     |
| <i>RcNAC091</i>                 | 月季花      | 脱水         | 基因沉默     | 正调控脱水耐受性      | [76]     |
| <i>PmNACs</i>                   | 梅        | 冷          | qRT-PCR  | 正调控耐寒性        | [77]     |
| <i>PmNAC17</i> 、 <i>PmNAC42</i> | 梅        | 冷          | qRT-PCR  | 正调控耐寒性        | [78]     |
| <i>CpNAC8</i>                   | 蜡梅       | 干旱、盐       | 过表达      | 负调控耐盐性，正调控耐旱性 | [79]     |
| <i>CpNAC68</i>                  | 蜡梅       | 盐、冷、热      | 过表达      | 正调控植株抗逆性      | [80]     |
| <i>CINAC9</i>                   | 甘菊       | 干旱、盐、碱     | 过表达      | 正调控耐盐碱性和耐旱性   | [81, 82] |
| <i>DINAC1</i> （ <i>CINAC1</i> ） | 甘菊       | 干旱、盐、热     | 过表达      | 正调控植株抗逆性      | [83, 84] |
| <i>DgNAC1</i>                   | 菊花       | 干旱、盐       | 过表达      | 正调控耐盐性        | [85, 86] |
| <i>OfNACs</i>                   | 木樨（桂花）   | 冷          | qRT-PCR  | 正调控耐寒性        | [16]     |
| <i>HaNACs</i>                   | 向日葵      | 干旱、盐       | qRT-PCR  | 调控植株抗逆性       | [19]     |
| <i>RpNACs</i>                   | 单叶蔷薇     | 干旱         | qRT-PCR  | 正调控耐旱性        | [22]     |
| <i>NtNAC1</i> 、 <i>NtNAC2</i>   | 水仙       | 干旱、盐       | 过表达      | 正调控耐盐性、耐旱性    | [87]     |
| <i>NnNAC35</i>                  | 莲（荷花）    | 盐、碱        | 基因沉默、过表达 | 负调控耐盐碱性       | [88]     |
| <i>RhNAC29</i> 、 <i>RhNAC72</i> | 海南杜鹃     | 热          | qRT-PCR  | 正调控耐热性        | [89]     |
| <i>AfNACs</i>                   | 木荷蒿      | 冷          | qRT-PCR  | 正调控耐寒性        | [90]     |
| <i>MwNACs</i>                   | 武当玉兰     | 冷          | qRT-PCR  | 正调控耐寒性        | [91]     |
| <i>PhNAC1</i>                   | 蝴蝶兰      | 冷          | qRT-PCR  | 正调控耐寒性        | [92]     |
| <i>LINAC2</i>                   | 卷丹       | 干旱、盐、冷     | 过表达      | 正调控植株抗逆性      | [93]     |
| <i>LINAC014</i>                 | 麝香百合     | 热          | 基因沉默、过表达 | 正调控耐热性        | [94]     |
| <i>MbNAC25</i>                  | 山荆子      | 干旱、盐、冷     | 过表达      | 正调控植株抗逆性      | [95]     |
| <i>RsNACs</i>                   | 木槿       | 镉          | qRT-PCR  | 正调控耐镉性        | [96]     |
| <i>PpNACs</i>                   | 草地早熟禾    | 镉、干旱、盐、冷、热 | qRT-PCR  | 调控植株抗逆性       | [97]     |
| <i>FaNAC74</i>                  | 高羊茅      | 热          | 过表达      | 正调控耐热性        | [98]     |
| <i>CtNAC2</i>                   | 海州常山     | 盐          | qRT-PCR  | 正调控耐盐性        | [99]     |

**2.2.1 水分胁迫** 水分胁迫是指土壤缺水而明显抑制植物生长的现象，脱水会导致植株叶片、花瓣萎蔫，但在水分充足条件下又可以得到恢复。干旱缺水是水分胁迫最常见的诱发因素，会使植物产生大量的 O<sub>2</sub> 和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 而遭受氧化胁迫，植物抗氧化系统在保护植物免受干旱胁迫中起主导作用。如黄花苜蓿中的 *MfNACsa* 在干旱胁迫下结合乙二醛酶 I（*MtGlyI*）启动子，通过维持植物体内谷胱甘肽（glutathione）水平来产生耐旱性<sup>[60]</sup>。过表达菊花（*Dendronthema grandiform*）*DgNAC1* 基因增强了转基因植株中超氧化物歧化酶（SOD, superoxide dismutase）、过氧化物酶（POD, peroxidase）、过氧化氢酶（CAT, catalase）活性，加快谷胱甘肽的再生速度，通过维持细胞内较低的 ROS 水平来保持细胞膜的完整性，从而提高植物的耐旱性<sup>[86]</sup>。过表达山丹（*L. pumilum* DC.）*LpNAC6* 基因会使抗氧化物酶活性下降，ROS 含量上升，降低了转基因植株在干旱

胁迫下的抗氧化防御能力，从而降低其耐旱性<sup>[67]</sup>。

此外，ABA 信号通路在观赏植物 NAC 转录因子响应水分胁迫中也发挥了重要的作用。在月季花中，水分胁迫、ABA 和 GA3 处理均显著诱导了 *RhATAF1* 的转录本表达上调，而 GA3 和 ABA 在植物体内存在互作，能够分别诱导 DELLA 蛋白的累积和降解，表明 *RhATAF1* 有可能通过 DELLA 蛋白的表达介导 ABA 和 GA3 途径来参与水分胁迫应答<sup>[71]</sup>。*RcNAC72* 启动子可被 *RcABF4* 特异性识别，并与 *RcDREB2A* 相互作用，通过 ABA 依赖性途径和 DRE/CBF-COR 途径响应干旱胁迫<sup>[74]</sup>。在现代月季花瓣中沉默 *RhNAC2* 基因，*RhNAC2* 的氨基末端结合区与一个膨脹素基因 *RhEXPA4* 启动子结合，使 *RhEXPA4* 的表达受到抑制，降低了其复水过程中花瓣的恢复，而在过表达 *RhNAC2* 拟南芥植株中，包括 EXPA 蛋白家族成员在内的 20 个细胞壁相关基因上调，说明 *RhNAC2* 可能通过调控 *RhEXPA4* 的表达来调控现代月季花瓣在膨脹过程中的脱水耐受性<sup>[69]</sup>。此后，从现代月季中又鉴定出一个新的脱水耐受性基因 *RhNAC3*，与 *RhNAC2* 不同，*RhNAC3* 启动子上的 5 个 ABA 响应元件（ABRE, ABA-responsive element）对该基因的转录活性具有累积效应，在受外源过表达 *RhNAC3* 调控的拟南芥基因中有 85 个对 ABA 有应答，而在现代月季中，*RhNAC3* 沉默花瓣中 ABA 信号通路下游基因的表达却受到抑制，表明 *RhNAC3* 可能主要通过 ABA 依赖性途径来调控渗透胁迫相关基因的表达，进而影响现代月季花瓣膨脹<sup>[70]</sup>。最新研究发现月季花 *RcNAC091* 基因同样会降低植株的脱水耐受性，且该基因上有超过 10 个 ABRE，但其是否通过 ABA 依赖性途径来调控植株的脱水耐受性还需进一步验证<sup>[76]</sup>。

**2.2.2 盐碱胁迫** 盐和碱是两种不同的非生物胁迫，但常常同时发生，高浓度盐、碱环境会使植物根系细胞受到渗透胁迫、离子毒害、氧化应激、高 pH 危害等不利影响，植物主要通过合成渗透调节物质、提高抗氧化酶活性、维持离子平衡等方法来减轻盐碱胁迫对生长发育造成的伤害<sup>[100]</sup>。如过表达甘菊 *CINAC9* 能够提高抗氧化酶活性，降低丙二醛（MDA, malondialdehyde）含量，从而增强转基因植株对盐碱的耐受性<sup>[81]</sup>。此后，有学者进一步在露地菊‘纽 9717’（*C. grandiflora* ‘niu9717’）中验证了甘菊 *CINAC9* 基因的这一作用<sup>[82]</sup>。过表达水仙（*Narcissus tazetta* subsp. *chinensis* (M.Roem.) Masamura & Yanagih.) *NtNAC1* 和 *NtNAC2* 基因能够使转基因烟草中抗逆相关基因 *P5CS*、*APX* 的转录水平上升，SOD 和 POD 酶活性提高，MDA 含量减少，增强其对高盐的耐受性<sup>[87]</sup>。过表达荷花 *NnNAC35* 会使转基因植株总叶绿素含量、SOD 活性和可溶性蛋白含量降低，MDA 含量升高，混合盐碱胁迫后叶片明显黄化，而 *NnNAC35* 基因沉默植株的混合盐碱胁迫耐受能力要稍好于过表达基因型荷花，说明 *NnNAC35* 基因负调控荷花的耐盐碱性，限制其在盐碱胁迫中的生长发育<sup>[88]</sup>。海州常山（*Clerodendrum trichotomum* Thunb.）*CtNAC2* 基因在盐胁迫处理下表达量显著提高，表明该基因有可能参与海州常山应对盐胁迫，为木本花卉基因工程育种提供了候选基因资源<sup>[99]</sup>。

值得一提的是，在前人对山丹 *LpNAC6* 基因耐盐性的研究基础上<sup>[66]</sup>，最新研究发现 *LpNAC6* 对植物的耐碱性和耐旱性具有反向调控作用<sup>[67]</sup>，这种反向调控作用在山丹 *LpNAC13*<sup>[65]</sup>中也存在，且与蜡梅



(*Chimonanthus praecox*(L.) Link) *CpNAC8* 基因<sup>[79]</sup>在对盐和干旱胁迫的响应上具有完全相反的功能,说明 NAC 转录因子在胁迫响应中具有复杂作用。

**2.2.3 温度胁迫** 温度是影响观赏植物生长发育和观赏性状的主要环境因素,过冷或过热都会抑制植物的呼吸,从而影响植物的能量代谢过程。冷胁迫方面,现代月季 *RhNAC31* 启动子区含有一个低温反应 (LTR) 元件,过表达 *RhNAC31* 转基因植株中 SOD 和 POD 活性提高,MDA 和 ROS 含量下降,表现出更强的耐寒性,且 *RhNAC31* 能够调节 ABA 敏感性,可能通过 ABA 依赖性途径发挥作用。过表达卷丹 (*L. lancifolium* Thunb.) *LINAC2* 基因增强了转基因拟南芥植株的耐寒性,进一步分析发现 *LINAC2* 蛋白与卷丹的脱水反应结合蛋白 *LIDREB1* 和锌指同源结构域 *LIZFHD4* 存在物理相互作用,但这些蛋白在逆境条件下如何调控 *LINAC2* 的表达还有待进一步研究<sup>[93]</sup>。过表达山荆子 (*Malus baccata* (L.) Borkh.) *MbNAC25* 基因增强了转基因植株中叶绿素和脯氨酸含量,提高了抗氧化酶活性,通过增强 ROS 的清除能力来提高转基因植株的耐寒性<sup>[95]</sup>。此外,在梅<sup>[77,78]</sup>、桂花<sup>[16]</sup>、木茼蒿 (*Argyranthemum frutescens* (L.) Sch.-Bip)<sup>[90]</sup>、武当玉兰 (*Magnolia wufengensis* L. Y. Ma & L. R. Wang)<sup>[91]</sup>、蝴蝶兰<sup>[92]</sup>的转录组数据中也鉴定到了一些冷诱导 NAC 转录因子,其中蛋白激酶、泛素连接酶、SOD、可溶性糖和 ABA 相关基因在低温信号感受和传导过程中可能具有重要作用,但是它们如何响应冷胁迫的分子机制还尚不清楚。

热胁迫方面,ABA 可以增强观赏植物在各种胁迫下的热适应能力,使植物气孔关闭来降低水分蒸腾而抵挡热胁迫,已有研究表明 *NAC29* 和 *NAC72* 参与了海南杜鹃 (*Rhododendron hainanense* Merr.) 在热胁迫下 ABA 的信号转导<sup>[89]</sup>;在月季花耐热性研究中,发现 *NAC29* 和 *NAC72* 均上调,表明 ABA 信号很有可能也参与了月季花的热胁迫响应<sup>[73]</sup>。此外,部分植物也依赖于热应激转录因子 (HSF, heat stress transcription factor) 途径来增强耐热性,如在麝香百合 (*L. longiflorum* Thunb.) 中, *LINAC014* 在感应高温后转移到细胞核,与热反应基因 *LIHSA3A*、*LIHSA3B* 和 *LIDREB2B* 的启动子结合直接激活 DREB2-HSFA3 模块来增强转基因植株的耐热性<sup>[94]</sup>。高羊茅 (*Festuca arundinacea* Schreb.) *FaNAC74* 基因可通过调控多个 NAC 转录因子和热激蛋白 (HSP, heat shock protein) 基因的表达来影响质膜及内质网蛋白的加工过程,进而提高转基因拟南芥的高温耐受力<sup>[98]</sup>。

**2.2.4 重金属胁迫** 重金属可以改变植物生理代谢,破坏植物细胞结构和影响植物的光合作用,NAC 转录因子在这方面的报道一直比较少。木槿 (*Hibiscus syriacus* L.)<sup>[96]</sup>和草地早熟禾 (*Poa pratensis* L.)<sup>[97]</sup>在受到高浓度镉处理后,许多 NAC 家族基因和含有金属结合域的基因被上调,这意味着它们在镉胁迫反应中是必需的。

**2.2.5 生物胁迫** 生物胁迫主要包括昆虫、植物病原体 (包括细菌、真菌和病毒) 对植物引起的伤害,和非生物胁迫相比,在观赏植物中研究较少。已知 SA 是对病原菌产生抗性反应的信号分子,用黄瓜花叶病毒 (CMV, cucumber mosaic virus) 和 SA 分别处理岷江百合 (*L. regale* Wilson) 叶片后, *LrNAC* 在高抗病毒的

岷江百合中的表达量明显高于高感病毒的宜昌百合 (*L. leucanthum* (Baker) Baker), 表明 *LrNAC* 可以通过 SA 信号传导途径参与抗病毒反应<sup>[101]</sup>。近年也有研究对紫花苜蓿诱导性抗蓟马相关转录因子进行挖掘, 发现蓟马诱导 5 个 *NAC* 基因上调表达, 1 个 *NAC* 基因下调表达, 暗示了 *NAC* 家族成员对紫花苜蓿诱导性抗虫防御的复杂调控<sup>[102]</sup>。

上述研究表明, 观赏植物在受到非生物胁迫和生物胁迫时, 通过感知外界胁迫信号来引发信号级联反应, 并主要通过 ABA 依赖性途径和 ABA 非依赖性途径 (如 DRE/CBF-COR 途径、HSF 途径、SA 信号转导途径等) 来激活 *NAC* 转录因子, 进而调控下游胁迫相关应激反应基因的表达 (如 *HSP*、*DREB*、*EXPA* 等), 使植物体产生一系列生理变化来恢复细胞和组织稳态, 如叶绿素含量、脯氨酸含量增加, SOD、POD、CAT 活性提高, MDA、ROS 含量减少等, 从而介导植物体对胁迫的耐受性和适应性 (图 3)。

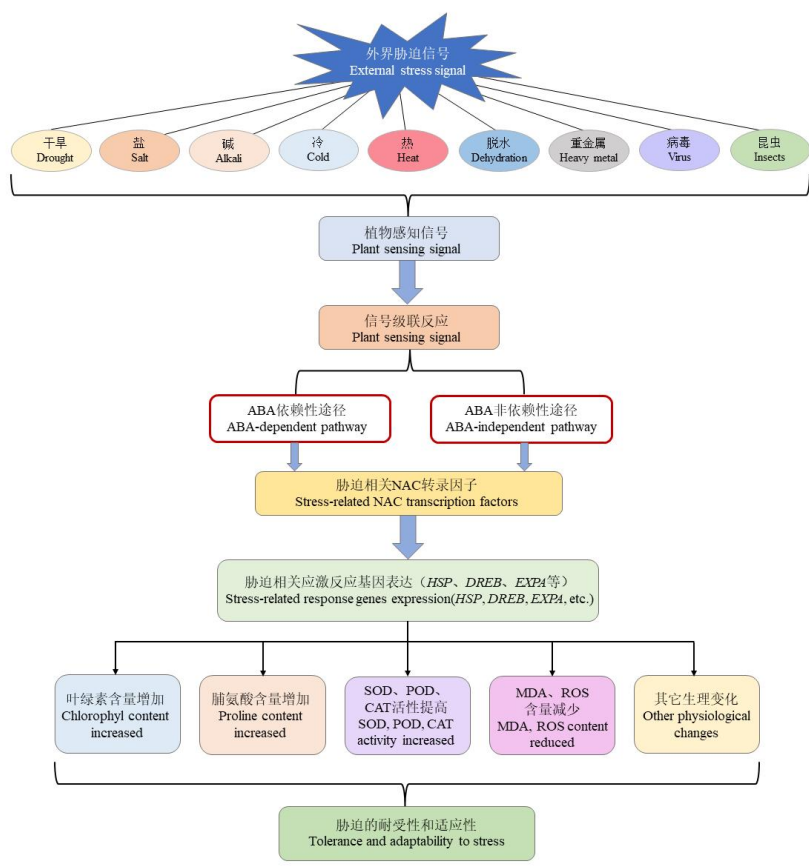


图 3 *NAC* 转录因子在观赏植物胁迫响应中的调控机制

Fig.3 Regulatory mechanism of *NAC* transcription factor in ornamental plant stress response

### 3 总结与展望

虽然 *NAC* 转录因子在 1996 年首次发现后已经历了近 30 年的研究历程, 但是其在观赏植物中的研究在近 10 年才开始逐渐增多, 且大部分都还停留在生物信息学分析以及表达模式分析等功能初探阶段, 在观赏植物中的调控机制还非常模糊, 未来还需要经历长久的深入探索。本文介绍了 *NAC* 转录因子的结构和分类,

并着重梳理了近20年NAC转录因子在观赏植物器官生长发育和胁迫响应上的生物学功能，其中观赏植物器官生长发育主要集中在叶缘形态建成、花器官发育、叶片衰老、花瓣衰老、种球休眠5个方面，胁迫响应则集中在干旱、盐、碱、冷、热等非生物胁迫，在生物胁迫中报道较少。但是囿于NAC转录因子在观赏植物中的作用较为广泛，个别研究未能涵盖其中，例如，有研究表明NAC转录因子还可能参与月季花不同苗龄的阶段变化<sup>[103]</sup>、甘菊木质素合成<sup>[104]</sup>、铁皮石斛体胚发育<sup>[105]</sup>和紫薇（*Lagerstroemia indica* L.）垂枝性状<sup>[106]</sup>的调控，但其具体功能还有待进一步验证。

未来可以从以下4个方面展开观赏植物NAC转录因子的研究：1）结合观赏植物全基因组测序继续开展NAC转录因子鉴定研究。目前很多观赏植物还没有发布全基因组数据，对了解其NAC家族成员造成了阻碍，只有更多的观赏植物NAC家族成员被鉴定，才能通过生物信息学手段分析预测其可能发挥的功能；2）挖掘观赏植物中与模式植物存在不同作用机制的NAC转录因子。相较于模式植物和作物，观赏植物NAC基因的挖掘严重不足，通过包括多组学分析在内的多种方法发掘观赏植物中与模式植物存在不同作用机制的NAC转录因子，对于解析不同物种中相同的NAC基因或某些冗余的NAC基因在调控中发挥相反作用的原因以及研究NAC转录因子与植物进化的关系具有重要意义；3）解析NAC转录因子与观赏植物其他转录因子间的调控网络。参与植物生长发育和胁迫反应的NAC调控网络不是静态的，而是高度动态和复杂的，在NAC调控网络中，NAC转录因子和其他转录因子（MYB、WRKY、KNOX、TCP等）之间是否存在层级关系尚不明确，是一个重要的研究切入点；4）加快推进基因工程或编辑技术开展观赏植物的分子育种工作。一方面，观赏植物需要培育出更多新优品种来满足人们对美的追求；另一方面，全球气候变化造成的极端气候等环境灾害对观赏植物生长发育带来了极大的挑战，NAC转录因子在这两方面尤其是增强植株抗逆性上存在较大的潜力，具有极高的应用价值。

## 参考文献

- [1] Guo Y F, Gan S S. AtNAP, a NAC family transcription factor, has an important role in leaf senescence. *The Plant Journal*, 2006, 46: 601-612.
- [2] Souer E, van Houwelingen A, Kloos D, Mol J, Koes R. The no apical meristem gene of *Petunia* is required for pattern formation in embryos and flowers and is expressed at meristem and primordia boundaries. *Cell*, 1996, 85(2): 159-170.
- [3] Aida M, Ishida T, Fukaki H, Fujisawa H, Tasaka M. Genes involved in organ separation in *Arabidopsis*: an analysis of the cup-shaped cotyledon mutant. *The Plant cell*, 1997, 9(6): 841-857.
- [4] Han K J, Zhao Y, Sun Y H, Li Y. NACs, generalist in plant life. *Plant biotechnology journal*. 2023:1-25.
- [5] Mohanta T K, Yadav D, Khan A, Hashem A, Tabassum B, Khan A L, Abd Allah E F, Al-Harrasi A. Genomics, molecular and evolutionary perspective of NAC transcription factors. *Plos One*, 2020, 15(4): e0231425.
- [6] Bian Z Y, Gao H H, Wang C Y. NAC Transcription factors as positive or negative regulators during ongoing battle between pathogens and our food crops. *International journal of molecular sciences*, 2021, 22(1): 81.
- [7] Singh S, Koyama H, Bhati K K, Alok A. The biotechnological importance of the plant-specific NAC transcription factor family in crop improvement. *Journal of Plant Research*, 2021, 134(3): 475-495.
- [8] Liu G S, Li H L, Grierson D, Fu D Q. NAC Transcription factor family regulation of fruit ripening and quality: a review. *Cells*, 2022, 11(3): 525.

- [9] Liu J F, Qiao Y Y, Li C, Hou B Z. The NAC transcription factors play core roles in flowering and ripening fundamental to fruit yield and quality. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1095967.
- [10] Kumar R, Das S, Mishra M, Choudhury D R, Sharma K, Kumari A, Singh R. Emerging roles of NAC transcription factor in medicinal plants: progress and prospects. *3 Biotech*, 2021, 11(10): 425.
- [11] 李良建. 铁皮石斛 NAC 转录因子家族全基因组鉴定与 NAC-DNA 结合机制研究及 *FCA* 基因的表达分析. 成都: 西南交通大学, 2019.  
Li L J. A Genome-wide identification of the NAC transcription factor, a survey of NAC-DNA interaction and expression analysis of *FCA* gene in *Dendrobium officinale* Kimura et Migo. Chengdu: Southwest Jiaotong University, 2019.
- [12] 肖姗姗, 赵虎, 孙叶芳, 戴余有. 小兰屿蝴蝶兰(*Phalaenopsis equestris*) NAC 转录因子家族的全基因组序列鉴定及其进化分析. *浙江农业学报*, 2016, 28(7): 1156-1163.  
Xiao S S, ZHAO H, SUN Y F, DAI Y Y. Identification, characterization and evolution of NAC transcription factors in *Phalaenopsis equestris*. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2016, 28 (7): 1156-1163.
- [13] Trupkin S A, Astigueta F H, Baigorria A H, Garcia M N, Delfosse V C, Gonzalez S A, Perez de la Torre M C, Moschen S, Lia V V, Fernandez P, Heinz R A. Identification and expression analysis of NAC transcription factors potentially involved in leaf and petal senescence in *Petunia hybrida*. *Plant Science*, 2019, 287: 110195.
- [14] Min X Y, Jin X Y, Zhang Z S, Wei X Y, Ndayambaza B, Wang Y R, Liu W X. Genome-wide identification of NAC transcription factor family and functional analysis of the abiotic stress-responsive genes in *Medicago sativa* L. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2020, 39(1): 324-337.
- [15] Zhang L, Jia X, Zhao J, Hasi A, Niu Y. Molecular characterisation and expression analysis of NAC transcription factor genes in wild *Medicago falcata* under abiotic stresses. *Functional Plant Biology*, 2020, 47(4): 327-341.
- [16] Yue Y Z, Li L, Li Y L, Li H Y, Ding W J, Shi T T, Chen G W, Yang X L, Wang L G. Genome-wide analysis of NAC transcription factors and characterization of the cold stress response in Sweet Osmanthus. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2020, 38(2): 314-330.
- [17] 温小蕙. 甘菊头状花序上舌状花和管状花发育调控网络的构建. 北京: 北京林业大学, 2020.  
Wen X H. The construction of genetic network underlying ray and disc florets on capitulum in *Chrysanthemum lavandulifolium*. Beijing: Beijing Forestry University, 2020.
- [18] Wang H, Li T, Li W, Wang W, Zhao H E. Identification and analysis of *Chrysanthemum nankingense* NAC transcription factors and an expression analysis of OsNAC7 subfamily members. *Peerj*, 2021, 9: e11505.
- [19] Li W H, Zheng Y L, Yin F L, Wei R, Mao X F. Genome-wide identification and comprehensive analysis of the NAC transcription factor family in sunflower during salt and drought stress. *Scientific Reports*, 2021, 11: 19865.
- [20] Geng L F, Su L, Fu L F, Lin S, Zhang J M, Liu Q H, Jiang X Q. Genome-wide analysis of the rose (*Rosa chinensis*) NAC family and characterization of *RcNAC091*. *Plant Molecular Biology*, 2022, 108: 605-619.
- [21] Song H Y, Liu Y L, Dong G Q, Zhang M H, Wang Y X, Xin J, Su Y Y, Sun H, Yang M. Genome-wide characterization and comprehensive analysis of NAC transcription factor family in *Nelumbo nucifera*. *Frontiers in Genetics*, 2022, 13: 901838.
- [22] 冯策婷, 江律, 刘鑫颖, 罗乐, 潘会堂, 张启翔, 于超. 单叶蔷薇 NAC 基因家族鉴定及干旱胁迫响应分析. *生物技术通报*, 2023: 1-14. DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0531.  
Feng C T, Jiang L, Liu X Y, Luo L, Pan H T, Zhang Q X, Yu C. Genome-wide identification and expression analysis of the NAC gene family in *Rosa persica* under drought stress. *Biotechnology bulletin*, 2023: 1-14, DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0531.
- [23] Olsen A N, Ernst H A, Lo Leggio L, Skriver K. DNA-binding specificity and molecular functions of NAC transcription factors. *Plant Science*, 2005, 169(4): 785-797.
- [24] Pereira-Santana A, David Alcaraz L, Castano E, Sanchez-Calderon L, Sanchez-Teyer F, Rodriguez-Zapata L. Comparative genomics of NAC transcriptional factors in angiosperms: implications for the adaptation and diversification of flowering plants. *Plos One*, 2015, 10(11): e0141866.
- [25] 李耀琪, 王志恒. 植物叶片形态的生态功能、地理分布与成因. *植物生态学报*, 2021, 45(10): 1154-1172.  
Li Y Q, Wang Z H. Ecological function, geographical distribution and origin of plant leaf morphology. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45 (10): 1154-1172.
- [26] 柯锦秀, 陈多, 郭延平. 植物叶缘形态的发育调控机理. *生物多样性*, 2018, 26(9): 988-997.  
Ke J X, Chen D, GUO Y P. Designing leaf marginal shapes: Regulatory mechanisms of leaf serration or dissection. *Biodiversity Science*, 2018, 26

(9): 988-997.

- [27] Bilsborough G D, Runions A, Barkoulas M, Jenkins H W, Hasson A, Galinha C, Laufs P, Hay A, Prusinkiewicz P, Tsiantis M. Model for the regulation of *Arabidopsis thaliana* leaf margin development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(8): 3424-3429.
- [28] Vroemen C W, Mordhorst A P, Albrecht C, Kwaaitaal M, de Vries S C. The *CUP-SHAPED COTYLEDON3* gene is required for boundary and shoot meristem formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2003, 15(7): 1563-1577.
- [29] Hasson A, Plessis A, Blein T, Adroher B, Grigg S, Tsiantis M, Boudaoud A, Damerval C, Laufs P. Evolution and diverse roles of the *CUP-SHAPEDCOTYLEDON* genes in *Arabidopsis* leaf development. *The Plant Cell*. 2011;23(1):54-68. doi: 10.1105/tpc.110.081448.
- [30] Weir I, Lu J P, Cook H, Causier B, Schwarz-Sommer Z, Davies B. *CUPULIFORMIS* establishes lateral organ boundaries in *Antirrhinum*. *Development*, 2004, 131(4): 915-922.
- [31] Blein T, Pulido A, Viallette-Guiraud A, Nikovics K, Morin H, Hay A, Johansen I E, Tsiantis M, Laufs P. A conserved molecular framework for compound leaf development. *Science*, 2008, 322(5909): 1835-1839.
- [32] Cheng X F, Peng J L, Ma J Y, Tang Y H, Chen R J, Mysore K S, Wen J Q. *NO APICAL MERISTEM (MtNAM)* regulates floral organ identity and lateral organ separation in *Medicago truncatula*. *New Phytologist*, 2012, 195: 71-84.
- [33] Sha S, Chen D, Liu M, Li K L, Jiang C K, Wang D H, Guo Y P. To be serrate or pinnate: diverse leaf forms of yarrows (*Achillea*) are linked to differential expression patterns of *NAM* genes. *Annals of Botany*, 2018, 121(2): 255-266.
- [34] 夏伟康. 菊花转录因子 *CmCUC2* 和 *CmCUC3* 的功能分析. 南京: 南京农业大学, 2020.
- Xia W K. Functional analysis of transcription factors *CmCUC2* and *CmCUC3* in chrysanthemum. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2020.
- [35] Shan H Y, Cheng J, Zhang R, Yao X, Kong H Z. Developmental mechanisms involved in the diversification of flowers. *Nature Plants*, 2019, 5(9): 917-923.
- [36] 盖若男. 小兰屿蝴蝶兰 *PeNAC67* 基因克隆以及调控唇瓣发育的分子机理研究. 上海: 上海师范大学, 2021.
- Gai R N. Cloning of *PeNAC67* gene from *Phalaenopsis equestris* and molecular mechanism of regulation of lip valve development. Shanghai: Shanghai Normal University, 2021.
- [37] Valoroso M C, Lucibelli F, Aceto S. Orchid NAC transcription factors: a focused analysis of *CUPULIFORMIS* genes. *Genes*, 2022, 13(12): 2293.
- [38] 李骏倬, 戴思兰. *CINAM* 影响甘菊小花身份决定过程的分子机制研究. 首届植物科学前沿学术大会摘要集 (二), 南京: 中国植物学会, 2022.
- Li J Z, Dai S L. Study on the molecular mechanism of *CINAM* affecting the identity determination process of *Chrysanthemum lavandulifolium*. Abstract Collection of the First Frontier Academic Conference of Plant Science (2), Nanjing: Botanical Society of China, 2022.
- [39] Luo J, Wang H, Chen S J, Ren S J, Fu H S, Li R R, Wang C Y. *CmNAC73* mediates the formation of green color in *Chrysanthemum* flowers by directly activating the expression of chlorophyll biosynthesis genes *HEMA1* and *CRD1*. *Genes*, 2021, 12(5): 704.
- [40] Pei H X, Ma N, Tian J, Luo J, Chen J W, Li J, Zheng Y, Chen X, Fei Z J, Gao J P. An NAC transcription factor controls ethylene-regulated cell expansion in flower petals. *Plant Physiology*, 2013, 163(2): 775-791.
- [41] 缪云锋, 周丹, 董彬, 赵宏波. 桂花 *OfNAC* 转录因子鉴定及在花开放阶段的表达分析. *浙江农林大学学报*, 2021, 38(3): 433-444.
- Miao Y F, Zhou D, Dong B, ZHAO H B. Identification and expression analysis of *OfNAC* transcription factors in *Osmanthus fragrans* during flower opening stage. *Journal of Zhejiang A & F University*, 2021, 38 (3): 433-444.
- [42] Luoni S B, Astigueta F H, Nicosia S, Moschen S, Fernandez P, Heinz R. Transcription factors associated with leaf senescence in crops. *Plants-Basel*, 2019, 8(10): 411.
- [43] Kim J H, Woo H R, Kim J, Lim P O, Lee I C, Choi S H, Hwang D, Nam H G. Trifurcate feed-forward regulation of age-dependent cell death involving *miR164* in *Arabidopsis*. *Science*, 2009, 323(5917): 1053-1057.
- [44] Balazadeh S, Siddiqui H, Allu A D, Matallana-Ramirez L P, Caldana C, Mehrnia M, Zanoor M-I, Koehler B, Mueller-Roeber B. A gene regulatory network controlled by the NAC transcription factor ANAC092/AtNAC2/ORE1 during salt-promoted senescence. *Plant Journal*, 2010, 62(2): 250-264.
- [45] Moschen S, Bengoa Luoni S, Paniego N B, Esteban Hopp H, Dosio G A A, Fernandez P, Heinz R A. Identification of candidate genes associated with leaf senescence in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plos One*, 2014, 9(8): e104379.
- [46] 姚丹. 梅 *NAC* 基因的分离鉴定及移动性分析. 南京: 南京农业大学, 2019.
- Yao D. Isolation and mobility analysis of *NAC* gene family in Japanese apricot. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2019.
- [47] Shibuya K. Molecular mechanisms of petal senescence in ornamental plants. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 2012, 81(2): 140-149.



- [48] Shibuya K, Watanabe K, Ono M. CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of the *EPHEMERAL1* locus that regulates petal senescence in Japanese morning glory. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 131: 53-57.
- [49] Takahashi S, Yoshida C, Takahashi H, Nishihara M. Isolation and functional analysis of *EPHEMERAL1-LIKE* (*EPHIL*) genes involved in flower senescence in cultivated Japanese Gentians. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(10): 5608.
- [50] Luo J, Li R R, Xu X T, Niu H R, Zhang Y J, Wang C Y. SMRT and illumina RNA sequencing and characterization of a key NAC gene *LoNAC29* during the flower senescence in *Lilium oriental* 'Siberia'. *Genes*, 2021, 12(6): 869.
- [51] Meng L, Yang H P, Xiang L, Wang Y P, Chan Z L. NAC transcription factor TgNAP promotes tulip petal senescence. *Plant Physiology*, 2022, 190(3): 1960-1977.
- [52] Liu W X, Yin H F, Feng Y, Yu S H, Fan Z Q, Li X L, Li J Y. Comparative transcriptome analysis of flower senescence of *Camellia lutchuensis*. *Current Genomics*, 2022, 23(1): 66-76.
- [53] 马广莹, 史小华, 詹蓓, 朱开元. 萱草 *HhNAC1* 基因序列特征及在花朵衰老进程中的表达分析. *植物生理学报*, 2021, 57(9): 1799-1807.  
Ma G Y, SHI X H, Zhan J, Zhu K Y. Sequence characteristics of daylily *HhNAC1* and expression analysis during flower senescence. *Plant Physiology*, 2021, 57 (9): 1799-1807.
- [54] Wu J, Jin Y J, Liu C, Vonapartis E, Liang J H, Wu W J, Gazzarrini S, He J N, Yi M F. *GhNAC83* inhibits corm dormancy release by regulating ABA signaling and cytokinin biosynthesis in *Gladiolus hybridus*. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(4): 1221-1237.
- [55] Fan X Y, Yang Y, Li M, Fu L L, Zang Y Q, Wang C X, Hao T Y, Sun H M. Transcriptomics and targeted metabolomics reveal the regulatory network of *Lilium davidii* var. unicolor during bulb dormancy release. *Planta*, 2021, 254(3): 59.
- [56] 申玉华, 徐振军, 唐立红, 杨晓坡, 黄文婕, 武小斌, 张文波. 紫花苜蓿 NAC 类转录因子基因 *MsNAC2* 的克隆及其功能分析. *中国农业科学*, 2015, 48(15): 2925-2938.  
Shen Y H, XU Z J, Tang L H, Yang X P, Huang W J, Wu X B, Zhang W B. Cloning and function analysis of the *MsNAC2* gene with NAC transcription factor from Alfalfa. *Chinese Journal of Agricultural Sciences*, 2015, 48 (15): 2925-2938.
- [57] 申玉华, 李雪梅, 乔晓慧, 苗晓娟, 孟振晗, 刘欣泽. 紫花苜蓿逆境响应转录因子 *MsNAC3* 基因克隆及表达分析. *西北植物学报*, 2017, 37(10): 1919-1925.  
Shen Y H, Li X M, Qiao X H, Miao X J, Meng Z H, Liu X Z. Clone and expression of the NAC transcription factor gene *MsNAC3* in *Medicago sativa* L. *Acta Botanica Sinica*, 2017, 37(10): 1919-1925.
- [58] 杨紫贻. 紫花苜蓿耐盐评价体系的建立及耐盐机理研究. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2021.  
Yang Z Y. Establishment of salt tolerance evaluation system of *Medicago sativa* L. and analysis on salt tolerance mechanism. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2021.
- [59] 孙雪, 宋婷婷, 巩皓, 项继红, 袁玉莹, 喻金秋, 李佳玮, 崔国文. 紫花苜蓿 MtNAC51 转录因子生物信息学和表达特性分析. *分子植物育种*, 2020, 18(22): 7395-7403.  
Sun X, Song T T, Gong H, Xiang J H, Yuan Y Y, Yu J Q, Li J W, Cui G W. Bioinformatics and expression specificity analysis of MtNAC51 transcription factor in *Medicago sativa* L. *Molecular plant breeding*, 2020, 18 (22): 7395-7403.
- [60] Duan M, Zhang R, Zhu F, Zhang Z, Gou L, Wen J, Dong J, Wang T. A Lipid-anchored nac transcription factor is translocated into the nucleus and activates *Glyoxalase I* expression during drought stress. *Plant Cell*, 2017, 29(7): 1748-1772.
- [61] 张立全, 贾旭慧, 赵静玮, 刘雨欣, 哈斯阿古拉. 黄花苜蓿 *MfNAC37* 基因的克隆及盐胁迫下的表达分析. *中国草地学报*, 2019, 41(3): 10-14.  
Zhang L Q, Jia X H, Zhao J W, Liu Y X, Hasiagula. Cloning and expression analysis of *MfNAC37* gene from *Medicago falcata* under salt stress. *Chinese Journal of Grassland*, 2019, 41 (3): 10-14.
- [62] 赵静玮. 黄花苜蓿 *MfNAC48*、*MfWRKY3* 和 *MfWRKY22* 基因的克隆及特性分析. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2021.  
Zhao J W. Cloning and characterization of *MfNAC48*, *MfWRKY3* and *MfWRKY22* genes in *Medicago falcata*. Hohhot: Inner Mongolia University, 2021.
- [63] 贾旭慧. 黄花苜蓿 *MfNAC87* 和 *MfNAC63* 基因的功能分析. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2021.  
Jia X H. Functional analysis of *MfNAC87* and *MfNAC63* genes in *Medicago falcata*. Hohhot: Inner Mongolia University, 2021.
- [64] 张立全, 贾旭慧, 赵静玮, 王庭吉, 哈斯阿古拉. 黄花苜蓿 *MfNAC95* 基因鉴定及其应答盐胁迫的表达分析. *中国草地学报*, 2020, 42(1): 1-6.  
Zhang L Q, Jia X H, Zhao J W, Wang J J, Hasiagula. Identification of *Medicago falcata* *MfNAC95* and expression analysis under salt stress. *Chinese*

Journal of Grassland, 2020, 42 (1): 1-6.

- [65] 王营. 过表达细叶百合 *LpNAC5* 和 *LpNAC13* 转基因烟草的抗逆性研究. 哈尔滨: 东北林业大学, 2020.
- Wang Y. Study on the stress resistance of tobacco of transgenic *LpNAC5* and *LpNAC13* from *Lilium pumilum*. Harbin: Northeast Forestry University, 2020.
- [66] 曹尚杰. 细叶百合 *LpNAC6* 和 *LpNAC20* 基因的克隆及其在烟草中的抗盐功能分析. 哈尔滨: 东北林业大学, 2019.
- Cao S J. Cloning and salt-resistant function analysis in tobacco of *LpNAC6* and *LpNAC20* genes from *Lilium pumilum*. Harbin: Northeast Forestry University, 2019.
- [67] Yan H, Liu B, Cui Y, Wang Y, Sun S Y, Wang J W, Tan M M, Wang Y P, Zhang Y N. *LpNAC6* reversely regulates the alkali tolerance and drought tolerance of *Lilium pumilum*. Journal of Plant Physiology, 2022, 270: 153635.
- [68] Wang Y, Cui Y, Liu B, Wang Y, Sun S, Wang J, Tan M, Yan H, Zhang Y. *Lilium pumilum* stress-responsive NAC transcription factor *LpNAC17* enhances salt stress tolerance in tobacco. Frontiers in Plant Science, 2022,13: 993841.
- [69] Dai F, Zhang C, Jiang X, Kang M, Yin X, Lu P, Zhang X, Zheng Y, Gao J. *RhNAC2* and *RhEXPA4* are involved in the regulation of dehydration tolerance during the expansion of Rose petals. Plant Physiology, 2012, 160(4): 2064-2082.
- [70] Jiang G M, Jiang X Q, Lu P T, Liu J T, Gao J P, Zhang C Q. The Rose (*Rosa hybrida*) NAC transcription factor 3 gene, *RhNAC3*, involved in ABA signaling pathway both in Rose and Arabidopsis. Plos One, 2014, 9(10): e109415.
- [71] 丁爱琴, 李绍翠, 刘庆超, 王奎玲, 李伟, 刘庆华, 姜新强. 月季 *RhATAF1* 基因的克隆及表达特性分析. 植物生理学报, 2018, 54(11): 1711-1718.
- Ding A Q, Li S C, Liu Q C, Wang K L, Li W, Liu Q H, Jiang X Q. Cloning and expression analysis of *RhATAF1* gene in *Rosa hybrida*. Chinese Journal of Plant Physiology, 2018, 54 (11): 1711-1718.
- [72] Ding A Q, Li S C, Li W, Hao Q, Wan X L, Wang K L, Liu Q C, Liu Q H, Jiang X Q. *RhNAC31*, a novel rose NAC transcription factor, enhances tolerance to multiple abiotic stresses in *Arabidopsis*. Acta Physiologiae Plantarum, 2019, 41(6): 75.
- [73] Li Z Q, Xing W, Luo P, Zhang F J, Jin X L, Zhang M H. Comparative transcriptome analysis of *Rosa chinensis* 'Slaters' crimson China' provides insights into the crucial factors and signaling pathways in heat stress response. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 142: 312-331.
- [74] Jia X, Zeng Z, Lyu Y M, Zhao S W. Drought-responsive NAC transcription factor *RcNAC72* is recognized by *RcABF4*, interacts with *RcDREB2A* to enhance drought tolerance in Arabidopsis. International journal of molecular sciences, 2022, 23(3): 1755.
- [75] 包颖. 月季 *RcNAC72* 基因的克隆及表达分析. 唐山师范学院学报, 2022, 44(3): 44-49.
- Bao Y. Gene Cloning and Expression Analysis of *Renac72* in *Rosa chinensis*. Journal of Tangshan Normal University, 2022, 44 (3): 44-49.
- [76] Geng L F, Su L, Fu L F, Lin S, Zhang J M, Liu Q H, Jiang X Q. Genome-wide analysis of the rose (*Rosa chinensis*) NAC family and characterization of *RcNAC091*. Plant Molecular Biology, 2022, 108: 605-619.
- [77] Zhuo X K, Zheng T C, Zhang Z Y, Zhang Y C, Jiang L B, Ahmad S, Sun L D, Wang J, Cheng T R, Zhang Q X. Genome-wide analysis of the NAC transcription factor gene family reveals differential expression patterns and cold-stress responses in the woody plant *Prunus mume*. Genes, 2018, 9(10): 494.
- [78] 丁安琪. 梅花抗寒性比较分析及关键差异基因的功能研究. 北京: 北京林业大学, 2021.
- Ding A Q. Comparison analysis of cold tolerance and key differential genes function of *Prunus mume*. Beijing: Beijing Forestry University, 2021.
- [79] 陈严. 蜡梅 *CpNAC8* 转录因子基因的克隆及功能初步鉴定. 重庆: 西南大学, 2017.
- Chen Y. Cloning and functional identification of transcription factor *CpNAC8* in Wintersweet(*Chimonanthus praecox*(L.)Link). Chongqing: Southwest University, 2017.
- [80] Lin J, Liu D F, Wang X, Ahmed S, Li M Y, Kovinich N, Sui S Z. Transgene *CpNAC68* from Wintersweet (*Chimonanthus praecox*) improves Arabidopsis survival of multiple abiotic stresses. Plants-Basel, 2021, 10(7): 1403.
- [81] Dong F L, Huang H, Liu J, Zhang M, Zhou Y W, Dai S L. Cloning and function analysis of *CINAC9* from *Chrysanthemum lavandulifolium*. Canadian Journal of Plant Science, 2018, 98(6): 1265-1279.
- [82] Liu Y, He M, Dong F, Cai Y, Gao W, Zhou Y, Huang H, Dai S. The *Chrysanthemum lavandulifolium* *CINAC9* gene positively regulates saline, alkaline, and drought stress in transgenic *Chrysanthemum grandiflora*. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2019, 144(4): 280-288.
- [83] Yang Y F, Zhu K, Wu J, Liu L Q, Sun G L, He Y B, Chen F D, Yu D Y. Identification and characterization of a novel NAC-like gene in chrysanthemum (*Dendranthema lavandulifolium*). Plant Cell Reports, 2016, 35(8): 1783-1798.
- [84] 朱凯, 武剑, 杨艳芳, 陈发棣, 喻德跃. 甘菊 *DINAC1* 转录因子基因提高烟草耐高温能力. 植物研究, 2017, 37(3): 432-439.

- Zhu K, Wu J, Yang Y F, Chen F D, Yu D Y. Overexpression of *DINAC1* gene isolated from *Dendranthema lavandulifolium* in enhancing heat stress tolerance in transgenic tobacco. *Plant Research*, 2017, 37 (3): 432-439.
- [85] Liu Q L, Xu K D, Zhao L J, Pan Y Z, Jiang B B, Zhang H Q, Liu G L. Overexpression of a novel Chrysanthemum NAC transcription factor gene enhances salt tolerance in tobacco. *Biotechnology Letters*, 2011, 33(10): 2073-2082.
- [86] Zhao Q, Zhong M, He L, Wang B, Liu Q L, Pan Y Z, Jiang B B, Zhang L. Overexpression of a Chrysanthemum transcription factor gene *DgNAC1* improves drought tolerance in Chrysanthemum. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, 2018, 135(1): 119-132.
- [87] 肖瑶宇. ‘云香’水仙 NAC 转录因子的克隆及抗逆功能分析. 福州: 福建农林大学, 2019.
- Xiao Y Y. Cloning and abiotic stresses functional analysis of *Narcissus tazetta* ‘Yunxiang’ NAC transcription factor. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2019.
- [88] 翟允汝. 荷花关键转录因子 NAC35 响应盐碱胁迫的调控功能研究. 郑州: 河南农业大学, 2023.
- Zhai Y R. Study on the regulatory function of lotus key transcription factor NAC35 in response to saline-alkali stress. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2023.
- [89] Zhao Y, Yu W G, Hu X Y, Shi Y H, Liu Y, Zhong Y F, Wang P, Deng S Y, Niu J, Yu X D. Physiological and transcriptomic analysis revealed the involvement of crucial factors in heat stress response of *Rhododendron hainanense*. *Gene*, 2018, 660: 109-119.
- [90] Xu H Y, Li J J, Wang L J, Li X Y, Liu Y Q, Wang X, Gao T T, Ma Y P. Integrated transcriptomic and metabolomics analysis reveals abscisic acid signal transduction and sugar metabolism pathways as defense responses to cold stress in *Argyranthemum frutescens*. *Environmental and Experimental Botany*, 2023, 205: 105115.
- [91] Deng S X, Ma J, Zhang L L, Chen F J, Sang Z Y, Jia Z K, Ma L Y. De novo transcriptome sequencing and gene expression profiling of *Magnolia wufengensis* in response to cold stress. *Bmc Plant Biology*, 2019, 19: 321.
- [92] 梁芳, 张燕, 牛苏燕, 袁秀云, 崔波. 蝴蝶兰 *PhNAC1* 基因序列分析及对低温胁迫的响应. 广西植物, 2020, 40(6): 845-853.
- Liang F, Zhang Y, Niu S Y, Yuan X Y, Cui B. Sequence analysis of *Phalaenopsis PhNAC1* gene and its response to low temperature stress. *Botany of Guangxi*, 2020, 40 (6): 845-853.
- [93] Yong Y B, Zhang Y, Lyu Y M. A Stress-Responsive NAC Transcription factor from tiger Lily (LINAC2) interacts with LIDREB1 and LIZHFD4 and enhances various abiotic stress tolerance in *Arabidopsis*. *International journal of molecular sciences*, 2019, 20(13): 3225.
- [94] Wu Z, Li T, Xiang J, Teng R D, Zhang D H, Teng N J. A lily membrane-associated NAC transcription factor LINAC014 is involved in thermotolerance via activation of the DREB2-HSFA3 module. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(3): 945-963.
- [95] Han D G, Du M, Zhou Z Y, Wang S, Li T M, Han J X, Xu T L, Yang G H. Overexpression of a *Malus baccata* NAC transcription factor gene *MbNAC25* increases cold and salinity tolerance in *Arabidopsis*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(4): 1198.
- [96] Li X, Liu L L, Sun S X, Li Y M, Jia L, Ye S L, Yu Y X, Dossa K, Luan Y P. Physiological and transcriptional mechanisms associated with cadmium stress tolerance in *Hibiscus syriacus* L. *Bmc Plant Biology*, 2023, 23(1): 286.
- [97] 朱瑞婷, 牛奎举, 张然, 马晖玲. 草地早熟禾 NAC 基因鉴定及非生物胁迫下表达模式分析. 草原与草坪, 2021, 41(4): 26-35.
- Zhu R T, Niu K J, Zhang R, Ma H L. Identification of NAC gene in *Poa pratensis* and analysis of expression patterns under abiotic stress. *Grassland and Turf*, 2021, 41 (4): 26-35.
- [98] 纪康. 高羊茅高温响应转录因子 FaNAC74 的功能鉴定及耐高温种质筛选应用. 武汉: 中国科学院大学 (中国科学院武汉植物园), 2020.
- Ji K. Functional identification of high temperature responsive transcription factor FaNAC74 and application of high temperature tolerant Germplasm screening in *Festuca arundinacea*. Wuhan: University of Chinese Academy of Sciences (Wuhan Botanical Garden), 2020.
- [99] 华雅洁, 胡蝶, 丁文杰, 王良桂, 杨秀莲. 海州常山 *CtNAC2* 基因克隆及盐胁迫下特异性表达分析. 分子植物育种, 2020, 18(18): 5975-5981.
- Hua Y J, Hu D, Ding W J, WANG L G, Yang X L. Cloning and specific expression analysis of *CtNAC2* gene in *Clerodendrum trichotomum* under salt stress. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18 (18): 5975-5981.
- [100] 王俭珍, 刘倩, 高妮妮, 柳旭. 植物对盐碱胁迫的响应机制研究进展. 生态学报, 2017, 37(16): 5565-5577.
- Wang W Z, Liu Q, Gao Y N, Liu X. Research progress on plant response mechanisms to saline-alkali stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(16): 5565-5577.
- [101] 张响玲. 岷江百合 *LrPRI0* 基因和 *LrNAC* 转录因子基因的克隆及表达分析. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014.
- Zhang X L. Cloning and expression analysis of *LrPRI0* gene and *LrNAC* transcription factor gene from *Lilium regale*. Yang Ling: Northwest A&F

University, 2014.

- [102] 张志强, 代蕊, 特木尔布和, 谭瑶, 爽爽, 陈崎. 基于转录组测序的苜蓿诱导性抗蓟马相关转录因子挖掘. 分子植物育种, 2022: 1-12, URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220608.0924.002.html>.  
Zhang Z Q, Dai R, Temuer B, Tan Y, Shuang S, Chen Q. Exploration of the transcription factor in response to thrips-induced defense in Alfalfa by transcriptome sequencing. Molecular plant breeding, 2022: 1-12, URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220608.0924.002.html>.
- [103] Tan J R, Yi X W, Luo L, Yu C, Wang J, Cheng T R, Zhang Q X, Pan H T. RNA-seq and sRNA-seq analysis in lateral buds and leaves of juvenile and adult roses. Scientia Horticulturae, 2021, 290: 110513.
- [104] 王海. 甘菊木质素合成相关 NAC 转录因子功能及其基因编辑. 北京: 北京林业大学, 2021.  
Wang H. Function and gene editing of NAC transcription factors related to lignin synthesis in *Chrysanthemum lavandulifolium*. Beijing: Beijing Forestry University, 2021.
- [105] 崔毅慧. 铁皮石斛体胚发育及其 NAC 家族基因克隆与特性分析. 成都: 西南交通大学, 2016.  
Cui Y H. Molecular cloning and characteristic analysis of NAC family genes and somatic of *Dendrobium candidum* Wall. ex Lindl. Chengdu: Southwest Jiaotong University, 2016.
- [106] Gu C H, Shang L X, Zhang G Z, Wang Q, Ma Q Q, Hong S D, Zhao Y, Yang L Y. Identification and expression analysis of NAC gene family in weeping trait of *Lagerstroemia indica*. Plants-Basel, 2022, 11(16): 2168.