

· 综 述 ·

植物 NAC 转录因子的研究进展

刘 旭, 李 玲*

(华南师范大学 生命科学学院 广东省植物发育生物工程重点实验室, 中国广东 广州 510631)

摘 要: NAC 转录因子是特异存在于植物中的具有多种生物功能的新型转录因子。其家族成员 N 端含有保守 NAC 结构域 (约 150 个氨基酸), C 端为高度变异的转录激活区。NAC 基因表达特异, 功能涉及植物生长发育、激素调控和胁迫响应等重要方面。现综述植物 NAC 转录因子的基本结构、生物功能及新型膜相关转录因子的研究。

关键词: NAC; 生物功能; 膜相关转录因子

中图分类号: Q786

文献标识码: A

文章编号: 1007-7847(2008)04-0297-06

Progresses on Plant NAC Transcription Factors

LIU Xu, LI Ling*

(Guangdong Key Lab of Biotechnology for Plant Development, College of Life Science, South China Normal University, Guangzhou 510631, Guangdong, China)

Abstract: NAC (NAM / ATAF / CUC) transcription factors that are unique to plants are the new type transcription regulatory factors that have multiple biological functions. Their family proteins contain a conserved NAC domain about 150 amino acids in N terminal ends and highly different transcription regulatory domain in C terminal ends. The NAC transcription factors play a role in regulation of plant growth and development, hormone level and responses to various kinds of stresses. The NAC basic structure, biological function and the recent research progress about new type membrane-associated NAC transcription factor are reviewed.

Key words: NAC; biological function; membrane-associated transcription factor

(Life Science Research, 2008, 12(4) 297~302)

转录因子(transcription factor)又称反式作用因子,是一群能与真核基因启动子区域中的顺式作用元件(cis-acting element)发生特异性结合,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。高等植物自身生长发育和对环境变化响应等许多生理现象都是通过其转录因子调控目的基因表达的结果^[1]。

自 1996 年 Souer^[11]最早在矮牵牛中克隆得到第一个 NAC(NAM/ATAF/CUC)基因后,在拟南芥^[2]、小麦^[3]、水稻^[4]、大麦^[5]、马铃薯^[6]、油菜^[7]、南

瓜^[8]、甘蔗^[9]等物种中相继发现,目前已在大约 20 种植物中发现 NAC 基因,功能涉及植物体的生长发育、激素调控、生物与非生物胁迫等重要方面。NAC 转录因子是特异性存在于植物中的一类转录因子,在其他的真核生物中还未发现^[10-12]。已知模式植物中,拟南芥有 110 多个 NAC 家族成员,水稻中预测有 75 个 NAC 基因^[4]。NTM1(NAC with transmembrane motif 1)等新 NAC 基因的发现,在了解 NAC 基因转录调节的功能和作用的分子机理上有了发展。本文主要介绍了 NAC 研

收稿日期:2008-03-24;修回日期:2008-06-02

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30771297)

作者简介:刘旭(1983-)男,湖南长沙人,华南师范大学研究生;*通讯作者:李玲(1958-)女,湖南桂阳人,华南师范大学教授,博士生导师,主要从事植物生理和植物激素研究。(Tel.:020-85211378, E-mail:lling@scnu.edu.cn)

究的最新进展.

1 NAC 转录因子的结构及其分类

在矮牵牛 *NAM* 基因、拟南芥 *ATAF 1/2* 和 *CUC2* 基因编码的蛋白包含一段保守的氨基酸序列^[2], 其主要结构特点是 N 端含有高度保守的 NAC 结构域, 由约 150 个氨基酸残基组成, 可结合 DNA 和其它蛋白^[13]. 拟南芥 ANAC019 的 NAC 结构域是一种未知的由多个螺旋环绕一个反向平行 β -折叠的结构基序^[14]; NAC 结构域可通过盐桥等作用形成 NAC 蛋白二聚体, 该二聚体表面的一侧富含正电荷, 与 DNA 结合有关; NAC 的结构域可与其他蛋白结合, 如与拟南芥中保守的 RING 家族蛋白结合^[13], 调节 NAC 的转录活性; NAC 转录因子 C 端是转录激活区(transcriptional activation region 简称 TAR), 具有高度的多样性, 该区的共同特点是一些氨基酸重复出现的频率

较高, 如丝氨酸、苏氨酸、脯氨酸、谷氨酸等^[15].

Ooka 等^[4]将 NAC 转录因子家族分成 2 组和 3 组, 其中 2 组分为 14 个亚组, 其包括 TERN、ONAC022、SENU5、NAP、AtNAC3、ATAF2、OsNAC3、NAC2、ANAC011、TIP、OsNAC8、OsNAC7、NAC1 和 NAM, 3 组分为 4 个亚组, 分别是 ANAC001、ONAC003、ONAC001 和 ANAC063(图 1 B), 2 组成员的 ANAC001 和 ANAC063 完全由拟南芥 NAC 转录因子构成, 而 OsNAC3 和 ONAC001 亚组由单子叶植物水稻和小麦的 NAC 转录因子组成^[4]. 另外, 在其保守结构分析中, 将 NAC 保守结构域划分为 5 个子结构域 (A、B、C、D、E), 其中子结构域 A、C、D 高度保守 B 和 E 保守性不强^[4], B 和 E 子结构域在 2 组中不保守, 而在 3 组的 NAP、AtNAC3、ATAF 和 OsNAC3 亚组中保守 (图 1 A).

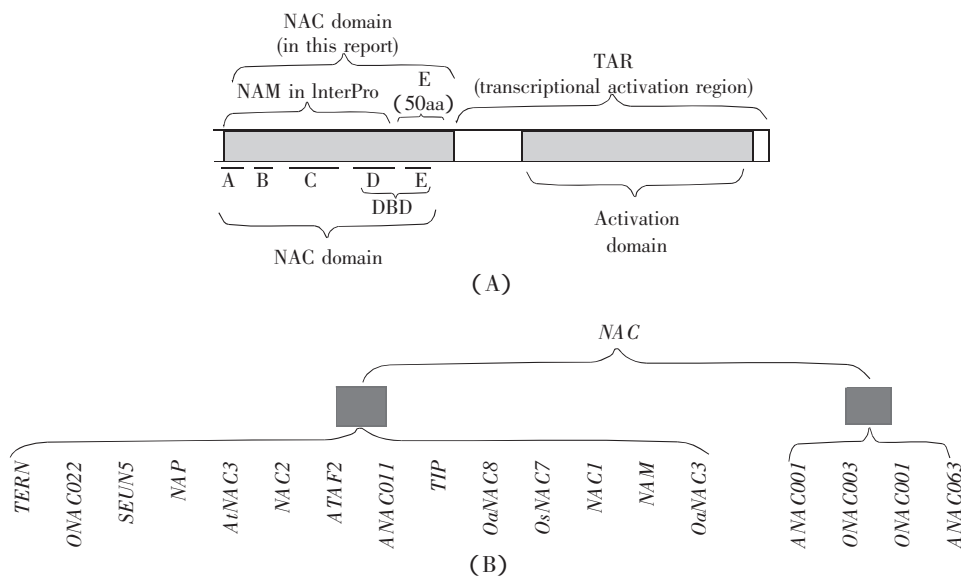


图 1 NAC 转录因子基本结构与分类^[4]

(A) NAC 家族蛋白中存在 NAC 与 TAR 结构域, NAC 蛋白通过透明的方框显示, 已知区域和得到预测的结构域显示如图. 条纹代表 NAC 结构域; 阴影区域代表 TAR 激活结构域; NAC 结构域中的 A 至 E 子结构域以实线表示. NAC 中的 DBD (DNA 结合结构域) 包含在子结构 D 和 E 中. 在 InterPro 中的 NAM 结构域由 A 到 D 的子结构域组成; E 子域的 50 个 aa (氨基酸) 被填充到 NAM 结构域后面, TAR 为 NAC 家族蛋白的 C 端区域; (B) NAC 基因家族分为两大组, 2 组分为 14 个亚组, 3 组分为 4 个亚组.

Fig.1 Basic structure and classification NAC transcription factors^[4]

(A) NAC domains and TAR in a NAC family protein. The NAC family protein is shown by the transparent rectangles, and the locations of various known and predicted domains are shown as follows. NAC domain: striped region; Activation domain hatched region. Subdomains A to E are shown by solid lines in the NAC domain. The DBD (DNA-binding domain) is contained within the subdomains D and E. The NAM domain in InterPro consists of subdomains A to D. The subdomain E of 50 aa (amino acids) was added to the NAM domain in InterPro. The TAR (transcriptional activation region) is the C-terminal region of the NAC family protein. (B) NAC gene family are divided into two groups, group I and group II contain 14 subgroups and 4 subgroups respectively.

2 NAC 转录因子的功能

NAC 家族成员众多,其在不同发育时期和多种环境因素诱导下,激活特定目的蛋白发挥着各种重要生物功能,主要涉及对植物体生长发育的调控和环境胁迫影响^[12].

2.1 调控生长发育

NAC 转录因子成员 NAM、CUC1/2/3、AtNAP、AtNAC2、NAC1、SND1 和 NST1/3 等在植物生长发育中起调节作用,转录调控植物的根、茎、叶、花等器官与组织的相关基因表达。

在顶端分生组织和花器官发育研究中,发现矮牵牛 *nam* 突变体不能正常形成顶端分生组织,幼苗大部分死亡,器官发育异常;这种无顶端分生组织突变体在次级轮生体中形成比正常多出 5 个的器官原基,暗示 NAM 基因在花器官原基发育中起作用;原位杂交证明 NAM 的 mRNA 主要分布在分生组织和器官原基边界的细胞内,说明 NAM 基因可能在决定分生组织和原基的位置上起作用^[11]。*cuc1cuc2* 缺失突变体不能正常发生子叶、萼片和雄蕊的分离,顶端分生组织难以形成;克隆证实拟南芥 CUC2 蛋白与矮牵牛 NAM 蛋白属于同一基因家族。CUC1 主要在胚胎的顶端分生组织和花器官原基的边界处表达,超表达 CUC1 能诱导子叶近轴的表面产生新茎^[17]。诱导缺失 *cuc1*、*cuc2* 和 *cuc1cuc2* 突变体能抑制茎顶端分生组织发生,诱导生长 17 d 后,野生型植物茎顶端分生组织数目为 110 个,*cuc1* 和 *uc2* 突变体分别为 47 个和 10 个,*cuc1cuc2* 突变体的抑制效果最高,说明两者功能是互补^[2,16]。后续克隆的 *CUC3* 基因的原位杂交显示其主要定位于花器官原基边界,超表达能促进顶端分生组织的形成^[18]。

拟南芥 *NAC1* 基因受生长素诱导并且介导生长素信号以促进侧根发育,过量表达 *NAC1* 促进侧根发育,而反义表达 *NAC1* 则抑制侧根发育^[19]。拟南芥 *NAC2* 基因也具有促进植物侧根发育和响应环境与内源刺激的多种作用^[20]。1998 年 Sablowski 和 Meyerowitz 通过激活 AP3 / PI 功能并抑制下游蛋白翻译方法检测下游基因的 mRNA 水平,克隆了 *AtNAP* 基因并发现其能调控花器官发育,超表达植株的花瓣和雄蕊的细胞膨胀增加,反义表达植株缺失雄蕊^[21]。2006 年再次发现 *AtNAP* 影响叶片的衰老,超量表达 *AtNAP* 造成叶片衰老^[22]。

NAC 与植物的次生壁合成有关^[23,24]。*SND1* 基因控制拟南芥中茎的次生壁合成,是其转录调控关键因子。超表达 *SND1* 能使纤维细胞中次生壁物质累积,敲除 *SND1* 基因不能明显抑制次级纤维壁的加厚,可能存在其他因子补偿了 *SND1* 的作用;在对 *SND1* 的同源基因 *NST1* 的研究中,*nst1*、*snd1* 和 *nst1snd1* 的 T-DNA 敲除与 RNA 干扰突变体能抑制次生壁的生长,使细胞中纤维素、木聚糖、木质素等成分含量降低,*nst1snd1* 抑制最明显,说明 *SND1* 和 *NST1* 同时调控次生壁成分合成和次生壁的生长;*NST3* 被证实是次级细胞壁合成调控的关键基因,它们特异表达于茎器官中维管束间纤维和木质部维管束细胞中。

2.2 响应生物与非生物胁迫

NAC 转录因子成员 ATAF1/2、ANAC019、ANAC055、ANAC072 和 SNAC1、SNAC2、CaNAC1、GRAB1/2、BnNAC 等在多种生物胁迫和非生物胁迫的诱导下表达。

XIONG 和 HU 研究小组^[25]克隆了水稻抗旱耐盐基因 *SNAC1*,转基因植株具强抗旱性。*ATAF1* 表达受干旱和 ABA 处理诱导,*ATAF1* 作为负调控因子,通过调节渗透胁迫反应基因的表达在抗旱反应中起作用^[26]。拟南芥中分离到 3 个不同的 NAC 基因^[27](*ANAC019*、*ANAC055* 和 *ANAC072*),它们的表达受干旱、高盐和 ABA 的诱导,超量表达能显著增强转基因植株的耐旱能力,其中 *ANAC072*(RD26)参与 ABA 介导的逆境信号传导途径^[28]。水稻 *SNAC2* 基因能被冷和盐胁迫诱导,其超表达显著提高植株的对冷和盐胁迫的抗性,并对 ABA 敏感^[29]。

生物胁迫中,病原菌感染研究较多。拟南芥转录因子 *ATAF2* 在叶片损伤部位高度诱导表达,能抑制一些病原相关蛋白的表达,说明 *ATAF2* 作为病原相关蛋白的负调控子在防御反应中起作用^[30]。酵母双杂交试验中用小麦矮缩病毒复制蛋白 A (wheat dwarf geminivirus,WDV) RepA 蛋白作饵,从大麦中分离到了 2 个 GRAB 蛋白,它们属于 NAC 基因家族蛋白,并发现其能有效抑制 WDV 的 DNA 复制,起到了病毒防御作用^[31]。Hegedus 等^[7]构建了油菜叶片受机械损伤、甲虫噬啮和冷害处理的混合 cDNA 文库,并从该文库中筛选出 8 个 BnNAC 转录因子。另外,辣椒的 NAC 类转录因子 *CaNAC1*,受病原菌、外源水杨酸和乙烯的诱导^[32]。NAC 家族的新成员 *IDEF2*

属于一个未知功能的分支,最近发现其与水稻和 大麦细胞内的铁稳态有关^[39].

表 1 相关 NAC 基因的生物学功能
Table 1 Biological function of related NAC genes

生物功能 Biological function	相关 NAC 基因 Relative NAC genes	植物材料 Plant materials
分生组织发育 (Meristem development)	<i>CUC1/2, NAM</i>	拟南芥 ^[2,16,17] , 牵牛花 ^[11] (<i>Arabidopsis</i> , <i>Petunia</i>)
花叶的器官发育 (Organ development of flower and leaf)	<i>NAP, LOV1, NTL8</i>	拟南芥 ^[21-23] (<i>Arabidopsis</i>)
侧根发育 (Lateral root development)	<i>NAC1, AtNAC2, BnNAC14</i>	拟南芥 ^[19] , 油菜 ^[7] (<i>Arabidopsis</i> , <i>Brassicnapus</i>)
细胞周期调控 (Regulation in cell cycle)	<i>NTM1</i>	拟南芥 ^[34] (<i>Arabidopsis</i>)
次级细胞壁合成 (Secondary wall synthesis)	<i>NST1, NTS3, SND1, NAC012</i>	拟南芥 ^[23-25] (<i>Arabidopsis</i>)
干旱、高盐、低温、生物激素的响应 (Response to drought, high salt, low temperature and hormone)	<i>AtNAC072(RD26), SNA1/2, AtNAC019/055, OsNAC6, ATAF1, AtNAC2, NTL6</i>	拟南芥 ^[20,26,27,33] , 水稻 ^[25,29,36] (<i>Arabidopsis</i> , <i>Oryza sativa</i>)
病害与组织损伤防御 (Response to viral infection and damage)	<i>ATAF2, CaNAC1, StNAC, GRAB1/2, HvNAC6</i>	拟南芥 ^[30,31] , 辣椒 ^[32] , 马铃薯 ^[6] , 大麦 ^[5] (<i>Arabidopsis</i> , pepper, potato, barley)
加速植株衰老,促进叶片营养物质流动、mRNA 运输、调控铁元素生物稳态 (Accelerate leaf senescence, nutrition flow and transport mRNA, regulation of iron homeostasis)	<i>NAM-B1, CmNACP, JDEF2</i>	小麦 ^[3] , 南瓜 ^[8] , 水稻 ^[39] , 大麦 ^[39] (<i>Arabidopsis</i> , pepper, <i>Oryza sativa</i> , barley)

3 NAC 膜相关转录因子(NTL)及其相关调控

膜相关转录因子(membrane-associated transcription factors 简称 MTFs)的特点是转录因子翻译后被转运到质膜上,当细胞受到刺激便会从膜上被释放并转运到核中行使调控功能. 已知在酵母、原核生物和动物中存在 MTFs,转录激活目的基因表达行使多种功能^[37,38].

2006年,韩国 Kim 和 Park 的研究小组发现拟南芥 NAC 转录因子中存在 MTFs 的类型,并通过一个 *ntm1* 基因突变体证实这种具有跨膜特性的转录因子(NAC with transmembrane motif 1, NTM1)参与植物细胞周期调控,其功能激活需要特异蛋白酶将其从膜上释放^[34]. 对拟南芥的全基因组分析证实,NAC 基因中至少有 13 个成员具有跨膜功能,其 C 端含有多 a 螺旋的跨膜基序(transmembrane motifs 简称 TMs),将 C 端含有跨膜基序的 NAC 基因称为 NTL(NTM1-like). *NTM1* 转录活性激活需要其从膜上释放,敲除含 TMs 区

域得到的 NTLs 的转基因植物生长矮小,延迟开花. 几乎所有的 NTLs 都分布在 I 组的 NAC2、TIP、OsNAC8 中(图 1 B),定位在不同的染色体上^[33]. 模式植物水稻含有 6 个跨膜相关的 NAC 基因(OsNTLs),其功能有待继续研究.

NTL 基因表达被各种胁迫条件诱导,参与胁迫响应(图 2). *NTL1* 和 *NTL11* 转基因拟南芥植株为热胁迫诱导表达,冷胁迫诱导 *NTL4* 和 *NTL7* 表达,*NTL3* 和 *NTL6* 在盐胁迫条件下表达上调,*NTL2*、*NTL3* 被冷、干旱和盐胁迫诱导表达;植物激素脱落酸(abscisic acid 简称 ABA)诱导 *NTL1*、*NTL4* 和 *NTL6* 表达,*NTL1* 在根部表达量最高,*NTL10* 被苄基腺嘌呤(6-benzyladenine 简称 6-BA)诱导^[34]. 酵母杂交实验证明了 *NTL8* 转录活性区位于 C 端,不具有 TMs 的 C 端部分具有转录活性;超表达 myc-NTLs 融合蛋白,通过反义 myc 抗体对转基因植株的细胞提取物等分进行 Western blotting 分析,结果显示 *NTM1*, *NTL8* 和 *OsNTL3* 转基因植株含有酶解 TMs 部分的 54 kD 蛋白. ABA 处理的转基因植株中,释放

54 kD 被激活的 NTL6 转录因子蛋白表达上调,进一步说明 ABA 激活 NTL6 活性,促进其从膜上释放(图 3)。NTL6 被 ABA 诱导在根部高度表达,可能参与植物干旱防御响应和激素的下游的调节过程,有待深入研究。NTL8 转基因拟南芥推迟开花时间^[34],NTM1 基因促进拟南芥细胞分裂,推测是细胞分裂关键因子^[35],它们的功能涉及植物的生长发育、激素调控和胁迫响应。

4 结语

目前确认的拟南芥 110 多个 NAC 基因中,只是少数明确功能,其证据主要来自对拟南芥、水稻等模式植物的研究,有关农作物的研究比较少。本实验室正从花生中克隆 NAC 基因,进行功能分析,探讨 NAC 基因在 ABA 提高花生抗旱性中的机制。

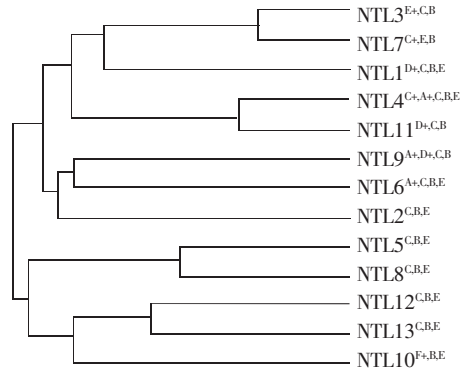


图 2 拟南芥 NTLs 的分类与诱导条件^[34]

A: ABA 诱导; B: 干旱诱导; C: 低温诱导(4 °C); D: 高温诱导(37 °C); E: 盐(NaCl)诱导; F: 6-BA 诱导; ‘+’表示相关诱导的基因表达显著上调。

Fig.2 Classification and induction conditions of *Arabidopsis thaliana* NTLs

A : Induction by ABA (abscisic acid) ; B : Induction by drought ; C : Induction by low temperature (4°C) ; D : Induction by high temperature (37 °C) ; E : Induction by salt stress; F : Induction by 6-BA(6-benzyladenine) ; ‘+’ represents genes are highly expressed by related induction.

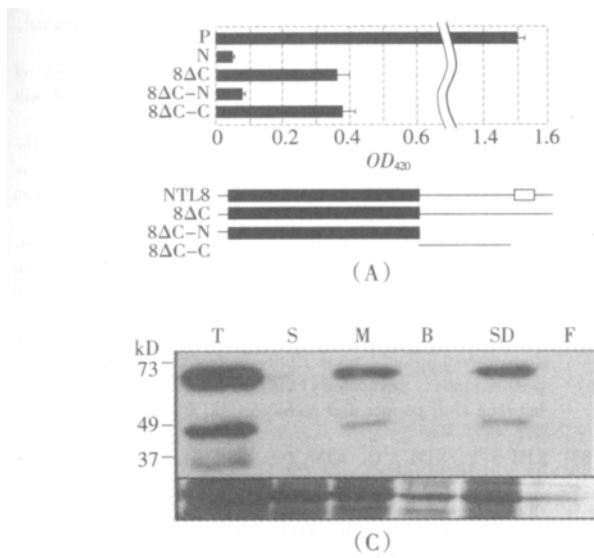


图 3 拟南芥和水稻 NTLs 蛋白的加工作用^[33]

(A) 转录活性分析. P:正对照(全长 GAL4); N:负对照(DNA 结合结构域); 8ΔC-N 和 8ΔC-C:8ΔC 的 N 端与 C 端区域. 3 个独立数据平均结果($P < 0.01$); (B) NTL 蛋白的加工作用. 将 myc-NTL 融合基因载体转入烟草(*N.benthamiana*)的叶片中,通过反义 myc 抗体对全长(◀ 箭头)和加工中的 NTLs(← 箭)进行免疫检测; (C) 按照前面的免疫检测方法将细胞提取物分成各等分进行 Western blotting 分析(上板面),膜总蛋白的考马斯染色(下板面). T: 总提取物部分; S: 胞质部分; M: 膜部分; B: 缓冲液提取部分; SD: SDS 提取部分; F: 终膜部分; (D) ABA 对 NTL6 蛋白加工的影响. 100 mmol/L 的 ABA 处理植物体 6 d. 考马斯染色的蛋白胶显示于下板面。

Fig.3 Processing activities of *Arabidopsis* and rice NTLs^[33]

(A) Analysis of transcriptional activities. P, positive control(full-size GAL4); N, negative control (DNA-binding domain); 8ΔC-N and 8ΔC-C, N-terminal and C-terminal regions of 8ΔC, respectively. Three independent measurements were averaged ($P < 0.01$) ; (B) NTL processing. The myc-NTL gene fusion constructs were infiltrated into *N.benthamiana* leaves. The full-size (arrow heads) and the processed (arrows) NTLs were immunologically detected using an anti-myc antibody (C) Membrane-association of NTL8. Aliquots of each fraction, which have been processed as described previously, were subject to Western blotting analysis(upper panel) using an anti-myc antibody. The Commassie-stained membrane is displayed at the bottom. T, total extract; S, soluble fraction; M, membrane fraction; B, buffer-extracted fraction; SD, SDS-extracted fraction; F, final membrane fraction ; (D) ABA effects on NTL6 processing. Plants were treated with 100 mmol / L ABA for 6 h. A part of Commassie-stained gel is shown at the bottom.

参考文献 (References):

- [1] SINGH K, FOLEY R C, ONATE-SANCHEZ L. Transcription factors in plant defense and stress response[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, 5(5): 430-436.
- [2] AIDA M, ISHIDA T, FU KA KI H, *et al.* Genes involved in organ separation in Arabidopsis, analysis of the cup-shaped cotyledon mutant [J]. *The Plant Cell*, 1997, 9(6): 841-857.
- [3] UAUV C, DISTELFELD A, FAHIMA T, *et al.* NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat[J]. *Science*, 2006, 314(1298): 1298-1301.
- [4] OOKA H, SATOH K, DOI K, *et al.* Comprehensive analysis of NAC family genes in *Oryza sativa* and *Arabidopsis thaliana* [J]. *DNA Res*, 2003, 10: 239-247.
- [5] JENSEN M K, RUNG J H, GREGERSEN P L. The HvNAC6 transcription factor: a positive regulator of penetration resistance in barley and Arabidopsis[J]. *Plant Mol Biol*, 2007, 65: 137-150.
- [6] COLLINGE M, BOLLER T. Differential induction of two potato genes, Stprx2 and StNAC, in response to infection by *Phytophthora infestans* and to wounding[J]. *Plant Mol Biol*, 2001, 46(5): 521-529.
- [7] HEGEDUS D, YU M, BALDWIN D, *et al.* Molecular characterization of Brassicaceae NAC domain transcriptional activators induced in response to biotic and abiotic stress[J]. *Plant Mol Biol*, 2003, 53: 383-397.
- [8] RUIZ M R, XOCONOSTLE-CAZARES B, LUCAS W J. Phloem long distance transport of CmNACP mRNA: implications for supracellular regulation in plants[J]. *Development*, 1999, 126(20): 4405-4419.
- [9] NOGUEIRA F S, SCHLOGL P S, CAMARGO S R, *et al.* SsNAC23, a member of the NAC domain protein family, is associated with cold, herbivory and water stress in sugarcane [J]. *Plant Science*, 2005, 169: 93-106.
- [10] JIN H, MARTIN C. Multifunctionality and diversity within the plant MYB-gene family[J]. *Plant Molecular Biology*, 1999, 41: 577-585.
- [11] SOUER E, HOUWELINGEN V 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 primordial boundaries[J]. *Cell*, 1996, 85(2): 159-170.
- [12] 柳展基, 邵凤霞, 唐桂英. 植物 NAC 转录因子的结构功能及其表达调控研究进展[J]. *西北植物学报* (LIU Zhan-ji, SHAO Feng-xia, TANG Gui-ying. The research progress of structure, function and regulation of plant NAC transcription factors[J]. *Acta Bot Boreal*), 2007, 27(9): 1915-1920.
- [13] GREVE K, COUR T L, MICHAEL K. Interactions between plant RING-H2 and plant-specific NAC (NAM/ATAF1/2/CUC2) proteins: RING-H2 molecular specificity and cellular localization[J]. *Biochem J*, 2003, 371: 97-108.
- [14] ERNST H A, OLSEN A N, SKRIVER K, *et al.* Structure of the conserved domain of ANAC, a member of the NAC family of transcription factors[R]. *Embo Reports*, 2004, 5(3): 297-303.
- [15] OLSENA N, ERNST H A, L EGGIO L L, *et al.* NAC transcription factors: structurally distinct, functionally diverse [J]. *Trends in Plant Science*, 2005, 10(2): 79-87.
- [16] TAKADA S, HIBARA K, ISHIDA T, *et al.* The CUP SHAPED COTYLEDON1 gene of Arabidopsis regulates shoot apical meristem formation[J]. *Development*, 2001, 128(7): 1127-1135.
- [17] HIBARA K, TAKADA S, TASAKA M. CUC1 gene activates the expression of SAM related genes to induce adventitious shoot formation[J]. *Plant J*, 2003, 36(5): 687-696.
- [18] VROEMEN C W, MORDHORST A P, ALBRECHT C, *et al.* The Cup-shaped Cotyledon 3 gene is required for boundary and shoot meristem formation in Arabidopsis[J]. *The Plant Cell*, 2003, 15(7): 1563-1577.
- [19] XIE Q, FRUGIS G, COLGAN D, *et al.* Arabidopsis NAC1 transduces auxin signal downstream of TIR1 to promote lateral root development [J]. *Genes Dev*, 2000, 14: 3024-3036.
- [20] HE X J, MU R L, CHEN S Y, *et al.* AtNAC2, a transcription factor downstream of ethylene and auxin signaling pathways, is involved in salt stress response and lateral root development [J]. *Plant J*, 2005, 44(6): 903-916.
- [21] SABLONSKI R W, MEYEROWITZ E M. A homolog of NO APICAL MERISTEM is an immediate target of the floral homeotic genes APETALA3/PISTILLATA[J]. *Cell*, 1998, 92: 93-103.
- [22] GUO Y F, GAN S S. AtNAP, a NAC family transcription factor, has an important role in leaf senescence [J]. *Plant J*, 2006, 46(4): 601-612.
- [23] ZHONG R Q, DEMURA T, YE Z H. SND1, a NAC domain transcription factor, is a key regulator of secondary wall synthesis in fibers of Arabidopsis[J]. *The Plant Cell*, 2006, 18: 3158-3170.
- [24] NOBUTAKA M, AKIRA I, HIROYUKI Y, *et al.* NAC transcription factors, NST1 and NST3, are key regulators of the formation of secondary walls in woody tissues of Arabidopsis[J]. *The Plant Cell*, 2007, 19: 270-280.
- [25] HU H H, DAI M Q, YAO J L, *et al.* Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(35): 12987-12992.
- [26] LU P L, CHEN N Z, AN R, *et al.* A novel drought-inducible gene, ATAF1, encodes a NAC family protein that negatively regulates the expression of stress-responsive genes in Arabidopsis[J]. *Plant Mol Biol*, 2007, 63: 289-305.
- [27] TRAN L S, NAKASHIMA K, SAKUMA Y, *et al.* Isolation and functional analysis of Arabidopsis stress-inducible NAC transcription factors that bind to a drought-responsive cis-element in the early responsive to dehydration stress 1 promoter[J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 2481-2498.
- [28] MIKI F, YASUNARI F, KYONOSHIN M, *et al.* A dehydration-induced NAC protein, RD26, is involved in a novel ABA-dependent stress-signaling pathway[J]. *The Plant Journal*, 2004, 39: 863-876.
- [29] HU H H, JUN Y, YU J F, *et al.* Characterization of transcription factor gene SNAC2 conferring cold and salt tolerance in rice[J]. *Plant Mol Biol*, 2008, 10: 1007.
- [30] DELESSERT C, KAZAN K, WILSON I W, *et al.* The transcription factor ATAF2 represses the expression of pathogenesis related genes in Arabidopsis[J]. *The Plant Journal*, 2005, 43(5): 745-757.
- [31] XIE Q, ANDRES P S, GUO H H, *et al.* GRAB proteins, novel members of the NAC domain family, isolated by their interaction with a geminivirus protein[J]. *Plant Molecular Biology*, 1999, 39: 647-656.
- [32] OH S K, LEE S, YU S H, *et al.* Expression of a novel NAC domain-containing transcription factor (CaNAC1) is preferentially associated with incompatible interactions between chili pepper and pathogens[J]. *Planta*, 2005, 222: 876-887.
- [33] KIM S Y, KIM S G, KIM Y S, *et al.* Exploring membrane-associated NAC transcription factors in Arabidopsis: implications for membrane biology in genome regulation[J]. *Nucleic Acids Research*, 2007, 35(1): 203-213.
- [34] KIM Y S, KIM S G, PARK J E, *et al.* A membrane-bound NAC transcription factor regulates cell division in Arabidopsis [J]. *The Plant Cell*, 2006, 18: 3132-3144.
- [35] KO J H, YANG S H, ANDREW H, *et al.* ANAC012, a member of the plant-specific NAC transcription factor family, negatively regulates xylary fiber development in Arabidopsis thaliana[J]. *The Plant Journal*, 2007, 50: 1035-1048.
- [36] NAKASHIMA K, TRAN L S, NGUYEN D V, *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: 617-630.
- [37] HOPPE T, RAPE M, JENTSCH S. Membrane-bound transcription factors: regulated release by RIP or RUP[J]. *Cell Biol*, 2001, 13: 344-348.
- [38] GHOSH S, MAY M J, KOPP E B. NF- κ B and Rel proteins: evolutionarily conserved mediators of immune responses [J]. *Annu Rev Immunol*, 1998, 16: 225-260.
- [39] OGO Y, KOBAYASHI T, REIKO N. A novel NAC transcription factor, IDEF2, that recognizes the iron deficiency-responsive element 2 regulates the genes involved in iron homeostasis in plants[J]. *J Biol Chem*, 2008, 283(19): 13407-13419.