

网络出版时间:2025-10-20

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20251017.1422.002

小麦 NAC 转录因子的生物学功能研究进展

陈昕钰^{1,2}, 朱玉², 丁媛², 王可丹², 陈思², 胡天宇², 熊飞^{1,2}

(1. 扬州大学江苏省作物遗传生理重点实验室/江苏省作物栽培生理重点实验室, 江苏扬州 225009;

2. 扬州大学生物科学与技术学院, 江苏扬州 225009)

摘要: NAC(NAM/ATAF/CUC)转录因子是一个大型的植物特异性转录因子家族,由高度保守的 N 端和多变的 C 端组成,参与多种生物学过程并调控植物的各种性状。本文总结了近年来小麦 NAC 转录因子的研究进展,系统概述了其在小麦生长发育和环境适应中的生物学功能,主要涉及根系生长、叶片衰老、籽粒发育以及生物和非生物胁迫响应等方面,以期丰富 NAC 转录因子的调控网络,为小麦的产量和品质改良以及分子育种提供理论依据。

关键词: 小麦; NAC 转录因子; 生长发育; 胁迫响应

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)11-1510-11

Advances in Biological Functions of NAC Transcription Factors in Wheat

CHEN Xinyu^{1,2}, ZHU Yu², DING Yuan², WANG Kedan², CHEN Si², HU Tianyu², XIONG Fei^{1,2}

(1. Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Jiangsu Key Laboratory of Crop Cultivation and Physiology,

Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China; 2. College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University,

Yangzhou, Jiangsu 225009, China)

Abstract: NAC(NAM/ATAF/CUC) transcription factors are a large family of plant-specific transcription factors, consisting of highly conserved N-terminus and variable C-terminus. They are involved in a variety of biological processes and can regulate various plant traits. In this paper, the research progresses of NAC transcription factors in wheat in recent years were summarized, and their biological functions in wheat growth and environmental adaptation were systematically reviewed, mainly involving root growth, leaf senescence, grain development, and biotic and abiotic stress response. The result can enrich the regulatory network of NAC transcription factors, and provide theoretical basis for yield and quality improvement and molecular breeding in wheat.

Keywords: Wheat; NAC transcription factor; Growth and development; Stress response

转录因子是一类调节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,其通过与靶标基因启动子中特定的 DNA 序列结合,激活或抑制靶标基因的转录表达。转录因子在基因调控网络中起着核心作用,植物的生长发育和环境适应依赖于转录因子介导的转录调控。部分基因的转录调控网络高度保守,而有些基因的转录网络

则随着时间的推移而进化^[1]。转录因子约占总转录组的 7%,在植物中已经报道了超过 30 万个转录因子,主要家族包括 NAC、WRKY、MYB、bZIP 和 bHLH^[2]。NAC 转录因子是近年来新发现的一类植物特异性转录因子,广泛分布于陆生植物的基因组中,被认为是迄今为止发现的植物基因组中最大的转录因子家族之一。NAC 为 NAM

收稿日期:2025-03-27 修回日期:2025-05-06

基金项目:江苏省基础研究计划自然科学基金项目(BK20240899);中国博士后科学基金面上资助项目(2024M762741);江苏省卓越博士后计划项目(2024ZB502)

第一作者 E-mail:008565@yzu.edu.cn(陈昕钰)

通讯作者 E-mail:feixiong@yzu.edu.cn(熊飞)

(non apical meristem)、ATAF(arabidopsis transcription activation factor)和 CUC(cup-shaped cotyledon)的缩写,分别来源于矮牵牛和拟南芥^[3-4]。

NAC 转录因子的结构具有显著特征,通常由两个部分组成:一个保守的 N 端 DNA 结合域和一个可变的 C 端转录调控区^[5]。其中,N 端由约 150 个氨基酸组成,可进一步细分为 A、B、C、D 和 E 共 5 个亚结构域。亚结构域 A 在各个物种之间高度保守,参与蛋白二聚体的形成,而亚结构域 B 和 E 相对不太保守,使 NAC 蛋白具有不同的功能^[6-7]。亚结构域 C 和 D 带有正电荷且含有核定位信号,可能与 DNA 结合和启动子区域顺式元件的识别有关。此外,亚结构域 E 可能参与发育时期调控和组织特异性,并协同亚结构域 D 与 DNA 发生相互作用^[8]。NAC 蛋白的 C 端调控部分具有 1 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,这是植物转录激活结构域的典型特征。由于其固有无序化,C 端无法形成独立的稳定三维立体结构,但可以调节 NAC 转录因子与相应靶基因相互作用,与转录的激活或抑制有关,增加了其功能的多样性^[9]。C 端序列由于包含简单的重复氨基酸而更具多样性,这使得 C 端能与各种靶标相互作用^[10]。N 端 DNA 结合域的靶标结合特异性以及 C 端内在无序结构域与其他蛋白质的动态相互作用,使得 NAC 转录因子能够通过各种信号通路广泛参与调控植物生长发育和环境适应的各个阶段^[11-12]。

NAC 转录因子通过与各种基因启动子区的顺式元件相互作用,参与调节植物的许多生物学和生理功能,包括根、茎、叶、花、果实的生长发育、形态发生、衰老,生物和非生物胁迫以及植物激素稳态等生理生化反应过程^[13-15]。小麦(*Triticum aestivum* L.)是重要的粮食作物之一,由于其庞大而复杂的六倍体基因组 AABBDD,使得功能基因的研究较为困难。大麦是二倍体物种,作为小麦的近缘种属,两者的同源染色体之间存在广泛而保守的共线性,可能控制着许多农艺性状的趋同进化^[16-17]。因此,大麦被认为是研究多倍体小麦的理想模型,部分功能基因的研究先在大麦中被报道^[18]。近年来,随着小麦全基因组信息的深入解析,其功能基因组学的研究取得“井喷式”的发展,其中有关 NAC 转录因子的研究不断涌现。

在植物转录因子数据库中,小麦 NAC 转录因子已经有 4 263 个,是除大豆外具有植物特异性 NAC 蛋白最大个体代表之一。越来越多的研究表明,NAC 转录因子是小麦产量和品质相关性状的重要调控因子,其一方面对种子相关性状等产量和品质参数进行直接调控,另一方面也会通过调节植物激素稳态间接参与产量和品质的调控^[19]。本文系统梳理近年来小麦 NAC 转录因子的相关研究,重点总结其在生长发育和环境适应中的生物学功能,并探讨其在小麦性状改良的前景,以期丰富 NAC 转录因子的调控网络,为小麦的产量和品质改良以及分子育种提供理论依据。

1 小麦 NAC 转录因子参与调控生长发育

1.1 调控根系生长

根系是植物中的重要器官,负责吸收水分和养分。在特定环境条件下,如土壤缺水时,具有庞大且深入土壤的根系往往被视为在干旱环境下保障旱地作物产量形成的重要特征。与其他作物相似,小麦健全的根系结构对产量和品质形成具有重要意义^[20]。据报道,多种转录因子对植物的根系性状有显著影响。*TaRNAC1* 在小麦根中特异表达并能激活根中的赤霉素信号,过表达该基因能提高植株的根长和地上部生物量,这可能是由于过表达植株根系扩大,能比野生型植株吸收更多的养分所致。同时,转基因株系在 PEG 处理条件下表现出更强的抗旱能力^[21]。此外,过表达 *TaSNAC8-6A* 能激活各种干旱响应基因和生长素信号基因,进而促进根系发育,增加侧根数目,从而提高水分利用效率并增强小麦的抗旱能力^[22]。在小麦中 *tae-miR164* 可靶向下调 *TaNAC14* 基因,与野生型相比,过表达 *miR164* 的转基因小麦植株的根发育受到抑制,而过表达 *TaNAC14* 的小麦植株初生根数量增多,主根加长,根毛数增加^[23]。这表明,*tae-miR164/TaNAC14* 显著影响了小麦幼苗根系的生长发育。目前,包括小麦在内的谷类作物中调控根系性状的基因和转录因子的相关研究仍然有限,未来对更多 NAC 转录因子的鉴定与功能解析,将有助于进一步改良小麦根系结构,提升其对环境胁迫的适应性,增加产量潜力。

1.2 调控叶片衰老

叶片衰老是叶片发育的最终阶段,其作为一种复杂的数量性状,主要受遗传和环境因素控

制^[24]。衰老过程中,叶片同化能力逐渐丧失并伴随着大分子物质的降解与转运,从而引发多方面的变化,如养分再分配,这对作物产量和品质具有重要影响。在小麦中,叶片衰老伴随着其中大多数营养物质以及近 80% 的氮素从叶片重新运输到籽粒中。虽然氮素从叶片到籽粒的再动员效率低时可使衰老延迟,有助于植株获得较高的生产潜力,而氮素的高效动员会加速叶片衰老,有利于提高籽粒蛋白质含量,但会引起产量下降^[25]。叶片衰老直接影响了作物的同化物积累和最终产量,深入研究小麦叶片衰老机制具有重要的理论价值和意义^[26]。NAC 转录因子在麦类作物叶片衰老中发挥重要的调控作用。Christiansen 等^[27]发现,大麦 HvNAC005 是一种强正向衰老调节因子。在小麦中,调控叶片衰老的 NAC 转录因子有两种类型。其中, TaNAC-S 是一种调控小麦叶片衰老的转录因子,主要在叶片和叶鞘中表达并在叶片衰老过程中发挥负调控作用^[28]。在小麦中过表达 *TaNAC-S* 能抑制衰老基因的表达,诱导叶绿体合成相关基因 *JUB-1* 和 *VNI2* 的表达,最终使衰老延缓,并且提高了籽粒产量和蛋白质含量。*TaNAC-S* 有 3 个同源拷贝,分别于 A、B、D 亚基因组上。*TaNAC-S-7A1* 在开花期间优先表达,主要与籽粒产量和较高的叶绿素含量相关,而 *TaNAC-S-7B2* 与籽粒蛋白质含量相关^[29]。

Uauy 等^[30]在野生二粒小麦中克隆到一个正向调控叶片衰老的主效基因,该基因编码 NAC 转录因子 NAM-B1,能加速叶片的衰老,促进营养物质的重新活化,从而调控籽粒锌、铁含量。*NAM-B1* 在灌浆期调节叶片向穗部养分的分配,促进旗叶的衰老,而敲除 *NAM-B1* 基因引起叶片衰老延迟,增加旗叶营养物质,使籽粒营养物质减少。在六倍体普通小麦中, *TaNAM-B1* 是一个无功能的拷贝或者完全缺失的状态,但其同源等位基因 *TaNAM-A1* 和 *TaNAM-D1* 已被证实具有调控叶片衰老以及籽粒锌、铁和蛋白质含量的功能^[31-32]。利用 RNA 干扰技术沉默所有 *NAM-1* 同源基因的表达,发现该基因通过延长叶绿体结构的维持时间和高抗氧化酶活性显著延缓小麦的衰老,但会降低籽粒蛋白质和微量营养元素的含量^[33-35]。此外,在大麦中也发现了小麦 *NAM-B1* 的两个同源基因 *HvNAM-1* 和 *HvNAM-2*,二者主要与籽粒蛋白含量相关,但在调控大麦叶片衰老方面未有研究报道^[36-37]。目前的研究重点主要集

中在 *TaNAM-A1* 的功能及其在现代小麦品种中的自然变异上。研究表明,仅 *TaNAM-A1* 单拷贝的功能丧失突变足以导致叶片衰老的显著延迟^[38]。Chapman 等^[39]报道, *TaNAM-A1* 在延缓叶片衰老、延长籽粒灌浆时间方面发挥着重要作用;Harrington 等^[40]通过对 *TaNAM-A1* 突变体的转录组分析揭示了其控制叶片衰老和营养物质再动员的可能机制;Zhou 等^[41]的研究进一步表明, *TaNAM-A1* 不仅可直接调控参与叶片中生物大分子物质降解途径以及锌和铁再分配途径下游靶基因的表达,还可调控衰老相关转录因子 TaNAC-S-7A 和 TaNAC016-3A 的表达,而 TaNAC016-3A 通过蛋白之间的相互作用增强了 *TaNAM-A1* 的转录激活能力,从而推动衰老进程。因此, *TaNAM-A1* 可作为一个核心成员,在由多个转录因子组成的衰老调控网络中起到了承前启后的关键作用。TaSNAC11-4B 是另一个正向调节叶片衰老的 NAC 转录因子,其受干旱胁迫和 ABA 诱导上调表达^[42]。*TaNAC69-B* 也被证实小麦叶片衰老过程中表达升高,并且过表达 *TaNAC69-B* 导致小麦叶片早熟。同时小麦中的 ABA 合成基因 *AAO3* 及其直系同源基因 *Ta-AO3-B* 因 *TaNAC69-B* 的过表达而上调,从而导致 ABA 诱导的叶片衰老^[43]。

综上所述,小麦 NAC 转录因子在叶片衰老中发挥着双向调控作用。通过对小麦叶片衰老基因调控网络的分析,发现至少 61 个 NAC 基因在叶片衰老早期和晚期表达差异显著^[26]。其中,仅有少数小麦 NAC 基因的功能被报道,更多 NAC 基因调控叶片衰老的功能有待进一步研究。

1.3 调控籽粒发育

籽粒作为小麦重要的营养器官,其发育状况对小麦的产量和品质至关重要。籽粒的发育主要涉及到胚乳细胞的发育及其中储藏物质的积累,而储藏物质主要为淀粉和蛋白质。其中,淀粉约占籽粒干重的 70%,是决定籽粒重量和小麦产量的主要因素之一。淀粉合成是一个复杂的生物过程,涉及到蔗糖合酶(SuS)、ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、淀粉磷酸化酶(PHO)、颗粒型淀粉结合酶(GBSS)、淀粉合成酶(SS)、淀粉分支酶(SBE)、淀粉去分支酶(DBE)等多种酶的催化^[44]。在谷物中已经报道了许多调节淀粉合成的转录因子,包括水稻 *bZIP58*、*NF-YB1*、*NF-YC12* 以及玉米 *ZmaNAC36*^[45-48]。在小麦中,转

录因子 NAC019-A1 被报道通过与 AGPase 小亚基编码基因 *TaAGPSI-A1* 和 *TaAGPSI-B1* 启动子的顺式元件结合,负向调控籽粒胚乳淀粉的合成,从而降低淀粉含量^[49]。蛋白质作为胚乳中另一种主要储藏物质,对小麦品质及面粉用途具有决定性作用。对调控种子储藏蛋白转录因子的全基因组研究表明,乌拉尔图小麦中 TuNAC74 与种子储藏蛋白相关基因启动子上的顺式元件结合并增加其活性,而在小麦中敲低 *TaNAC74* 的表达使籽粒蛋白质含量下降了 24%^[50]。*TuSPR* 是乌拉尔图小麦中另一个编码 NAC 转录因子的基因,该基因的过表达使籽粒蛋白质含量下降 15.97%,而在小麦中敲低其同源基因 *TaSPR* 的表达使得蛋白质含量从 7.07% 增加到 20.34%^[51]。此外,*TaNAM* 也被证实通过调控氮素再动员影响籽粒蛋白积累,*TaNAM* 敲除突变体表现出明显的衰老延迟和较低的籽粒蛋白质含量,而 *TaNAM-6A* 的过表达则导致过早衰老并提升籽粒蛋白质含量。进一步分析发现,*TaNAM* 直接激活了参与氮素再动员的基因 *TaNRT1.1* 和 *TaNPF5.5s*,从而促进氮素向籽粒的转运^[52]。

部分 NAC 转录因子还能同时调控籽粒中淀粉和蛋白质的合成。过表达 *TaNAC100* 降低籽粒中高分子量谷蛋白和储藏蛋白含量,但提高了两个淀粉合成基因 *TaGBSS1* 和 *TaSUS2* 的表达,使得籽粒淀粉含量显著升高,并改善籽粒大小、千粒重等性状^[53]。Gao 等^[54]发现 *TaNAC019* 不仅能与高分子量谷蛋白调控因子 *TaGAMyb* 相互作用,共同调控储藏蛋白的表达,还能与 *TaSuSy1* 和 *TaSS II a* 的启动子结合调控淀粉的合成。Wang 等^[55]研究认为,*NAC-A18* 是小麦籽粒淀粉贮藏蛋白合成的调控因子,主要在小麦籽粒发育过程中表达,转录后定位于细胞核,具有转录激活和抑制结构域,能够降低淀粉合成基因 *TaGBSSI-A1* 和 *TaGBSSI-A2* 的表达,增强低分子量谷蛋白基因 *TaLMW-D6* 和 *TaLMW-D1* 的表达。在水稻中异源表达小麦 *NAC-A18* 后,籽粒淀粉积累量显著降低,储藏蛋白含量、籽粒大小和粒重显著增加。

此外,NAC 转录因子也可通过调控小麦根系氮吸收以及转运和代谢,改善籽粒性状,进而提高籽粒产量。研究发现,*TaNAC2-5A* 能直接结合启动子,激活 *TaNRT2.1-6B*、*TaNRT2.5-3B* 和 *TaGS2-2A* 的表达,影响小麦种子活力。过表达

TaNAC2-5A 促进了氮素在地上部的积累及向籽粒中的分配,使小麦籽粒 NO_3^- 含量、种子活力和籽粒产量均有所提高^[56-57]。进一步研究表明, NO_3^- 诱导的转录因子 *TaNAC2* 能与 LBD 类转录因子 *TaLBD41* 互动,通过与下游靶基因 *TaNRT2.1*、*TaNRT1.2* 和 *TaNADH-GOGAT* 的竞争性结合,从而调控小麦 NO_3^- 吸收和同化的平衡,提高籽粒产量和氮肥利用效率^[58]。

国内外研究针对重要的小麦 NAC 转录因子在生长发育发面的功能主要涉及到一些重要的器官如根系、叶片、籽粒等(图 1),这些器官特异性的 NAC 转录因子将在小麦性状改良方面发挥重要作用,可以作为小麦产量和品质改善的潜在基因资源。

2 小麦 NAC 转录因子参与调控环境适应性

由于小麦的生长周期较长,增加了其受环境胁迫的风险,因此成为气候变化影响下最易受威胁的主要粮食作物之一^[59]。热害与干旱是导致小麦年际间产量波动的主要因素。研究结果显示,约 40% 的小麦年际间产量变化归因于这两种胁迫,超过 92% 的小麦种植区每一生长季节至少经历一次干旱或热害^[60]。此外,全球气候变化和不合理的灌溉导致耕地盐碱化也对小麦生产构成严峻挑战^[61]。高温环境会加剧病原体的增殖和扩散,其中由柄锈菌和布氏白粉菌引起的锈病和白粉病是小麦生产中最具破坏性的真菌性病害,对小麦的稳定生产造成严重威胁^[62]。极端气候带来的环境胁迫对小麦产量形成巨大考验,探究小麦响应胁迫的机制,培育耐逆的小麦品种,对于保障全球粮食安全具有重要意义。生物和非生物胁迫触发植物从转录到代谢水平的各种变化,从而影响其生长与发育。NAC 转录因子家族被认为在生物和非生物胁迫下的信号传导和基因表达调控中扮演关键角色,通过与胁迫相关基因启动子区域的功能顺式元件相互作用,调节不同胁迫响应途径上的功能基因表达,从而增强植物对外界不良环境的适应性,以实现对各种生物和非生物胁迫的耐受。在小麦中,已有大量研究报道了 NAC 转录因子在生物和非生物胁迫中的重要作用(图 2)。这些研究结果不仅揭示了 NAC 转录因子在应答不同逆境条件下的多样化功能,也为利用分子育种提高小麦耐逆性提供了潜在基因资源。

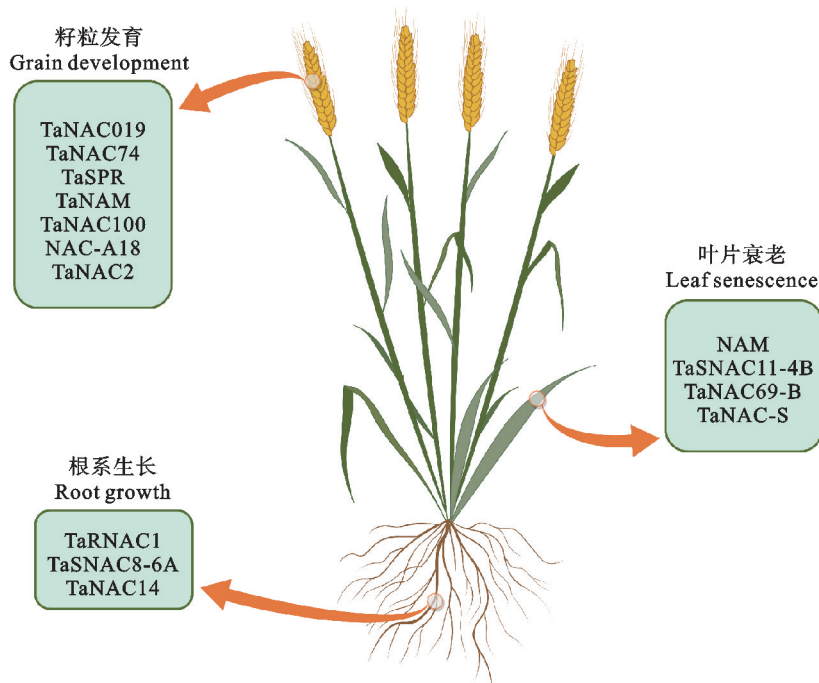


图 1 参与调控小麦生长发育的主要 NAC 转录因子

Fig. 1 Major wheat NAC transcription factors involved in regulating growth and development

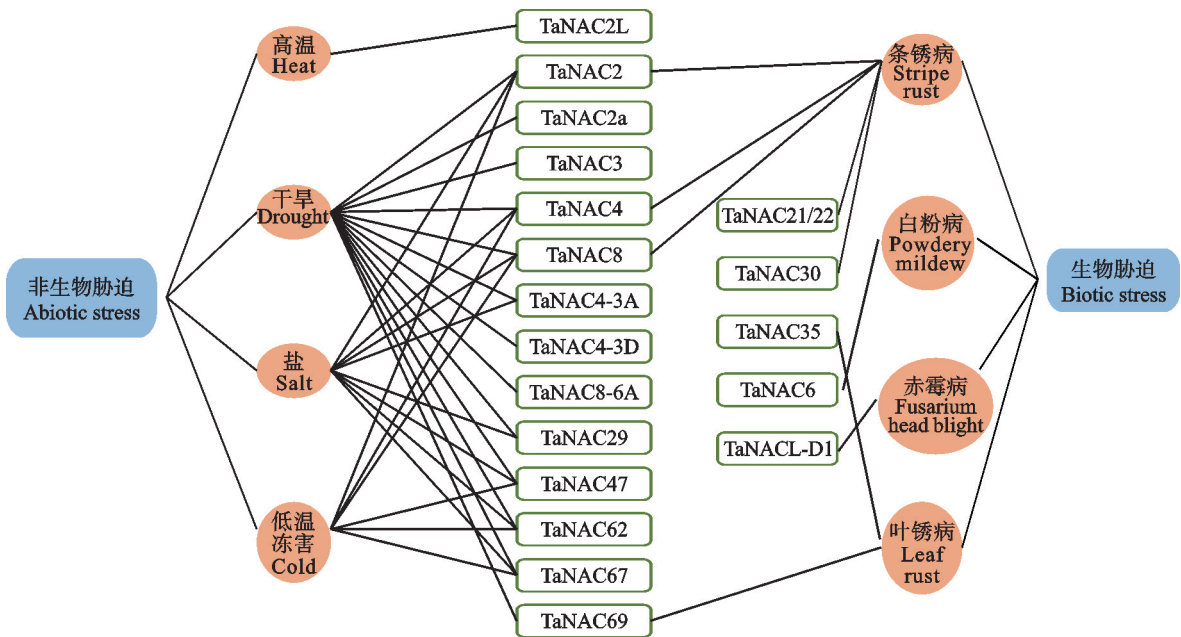


图 2 小麦 NAC 转录因子参与胁迫响应的调控网络

Fig. 2 Regulatory network of wheat NAC transcription factors involved in stress response

2.1 调控非生物胁迫响应

研究表明,小麦中许多 NAC 转录因子受干旱、盐、高/低温等一种或多种逆境胁迫诱导表达。例如 *TaNAC29* 基因表达受高盐、干旱、ABA 以及 H_2O_2 的诱导, *TaNAC4* 和 *TaNAC8* 基因表达受干旱、盐、低温等非生物胁迫因子的诱导^[63-65]。同时,相应 NAC 转录因子编码基因的过量表达能

显著增强转基因植物对逆境的耐受性。*TaNAC2* 与干旱、盐和温度等多种非生物胁迫有关,其在拟南芥中过表达可增强对干旱、盐胁迫和冻害抗性^[66]。Tang 等^[67]发现,在干旱条件下,过表达 *TaNAC2a* 的转基因烟草植株比野生型具有较高的鲜重和干重,表明 *TaNAC2a* 提高了烟草对干旱的耐受性。*TaNAC2L* 的调控功能依赖温度,该

基因的表达在高温下显着增加,过表达 *TaNAC2L* 的拟南芥对高温的耐受性增强^[68]。任易婕^[69]报道,干旱和 ABA 诱导的 *TaNAC3* 能通过增强 ABA 通路以促进气孔关闭、降低蒸腾速率,从而提高抗旱性。过表达 *TaNAC29* 的拟南芥转基因植物 ROS 积累减少, CAT 和 SOD 活性升高,抗氧化能力增强,对干旱和盐胁迫表现出较强的耐受性^[65]。Xu 等^[70]进一步证实,在盐胁迫下, *TaNAC29* 过表达的拟南芥株系通过提高 SOD、POD、APX 和 CAT 的活性来减少体内 ROS 的积累,减轻细胞膜的损伤程度。 *TaNAC47* 在小麦植株不同组织中差异表达以应对各种非生物胁迫,其作为转录因子与 ABA 响应元件 ABRE 结合,激活多个下游基因的表达。在拟南芥中, *TaNAC47* 过表达增加了转基因植株对低温、盐、PEG 等非生物胁迫的耐受性^[71]。 *TaNAC62* 基因受多种逆境胁迫的诱导表达,过表达可提高转基因拟南芥抗旱、盐和冻害的能力^[72]。 *TaNAC67* 过表达的转基因拟南芥增强了对干旱、盐和冷冻胁迫的耐受性,同时改善细胞膜稳定性、 Na^+ 外排、光合潜力及保水能力^[73]。 *TaNAC69* 被认为是一个典型的抗旱相关转录因子,其在 PEG 诱导的脱水条件下显著增强了小麦的抗旱性^[74]。

在 NAC 转录因子家族中,有一类与胁迫应答相关联的 NAC 被称为 SNAC^[75]。在小麦中,一些 SNAC 转录因子的功能也得到验证。 *TaSNAC4-3D* 编码一种与干旱胁迫相关的 NAC 转录因子,能负调控 ABA 诱导小麦干旱胁迫响应,增加叶片组织中 H_2O_2 和超氧阴离子的积累,导致植物细胞氧化损伤,进而促进程序性细胞死亡^[76]。 *TaSNAC4-3A* 在拟南芥中过表达后显著上调胁迫响应基因,转基因株系的水分流失率显著低于野生型,并且表现出更高水平的 SOD 和 CAT 活性以及更低的丙二醛水平^[77]。同时,过表达 *TaSNAC4-3A* 会刺激盐胁迫下植株发芽和根系生长,从而减轻盐胁迫对根伸长的抑制作用。此外,在小麦和拟南芥中过表达 *TaSNAC8-6A*, 均能通过生长素诱导的反应增加两种转基因植物品系对干旱的耐受性^[22]。

2.2 调控生物胁迫响应

植物在整个生长发育过程中会持续受到病毒、细菌和真菌等多种病原体的侵染。植物在遭受病原体侵袭时,通常通过水杨酸、茉莉酸、乙烯等植物激素信号传导途径来激活免疫反应基因的

协同表达,从而激活并协调植物抗病的免疫反应。NAC 转录因子在植物中的作用并不局限于非生物胁迫,前人在其在生物胁迫下的功能特征进行了广泛的研究^[78]。据报道,许多 NAC 转录因子作为正向或负向调节因子,在植物免疫中发挥关键作用。Lü 等^[79]利用基因组和转录组数据,从抗性小麦 N9134 中获得了 186 个响应条锈病和白粉病胁迫的 *TaNAC* 转录本,为了解 NAC 转录因子在小麦抗生物胁迫中的作用提供了重要的信息来源。小麦锈病是生产上毁灭性病害,包括条锈病、叶锈病和秆锈病,其中条锈病由条锈菌引起,而叶锈病由叶锈菌引起。 *TaNAC35* 被报道可能通过水杨酸通路参与小麦对叶锈菌的胁迫响应,沉默表达 *TaNAC35* 抑制了叶锈菌的侵染,表明 *TaNAC35* 在小麦抗叶锈病方面具有负调控作用^[80-81]。Zhang 等^[82]研究发现, *TaNAC069* 在小麦抗叶锈病防御反应中起正调控作用,沉默表达 *TaNAC069* 的小麦植株对叶锈菌抗性明显减弱。在小麦与条锈菌互作过程中,研究人员克隆到 2 个受条锈菌诱导的小麦 NAC 转录因子基因 *TaNAC4* 和 *TaNAC8*, *TaNAC4* 在根中高表达, *TaNAC8* 在种子中优先表达,这两个基因的表达均受乙烯、茉莉酸甲酯、茉莉酸等外源激素的诱导^[63-64]。 *TaNAC2* 被证明是一个在小麦抗条锈病中通过介导 ABA 信号途径发挥作用的负调控因子,抑制 *TaNAC2* 的表达不仅降低了条锈菌菌丝的侵染,还导致 H_2O_2 的积累,从而提高了小麦发育早期对条锈病的抗性^[83]。同样, *TaNAC30* 是另一个小麦抗条锈病的负调节因子,其表达受条锈菌诱导,沉默表达 *TaNAC30* 后小麦对条锈病的抗性增强,同时 H_2O_2 的积累增加^[84]。此外, Feng 等^[85]对 *TaNAC21/22* 进行了分离,发现该转录因子作为 *tae-miR164* 的靶基因在小麦抗条锈病中发挥负调控作用。白粉病是另一种小麦生产中常见的病害,其致病病原体是白粉菌。 *TaNAC6* 的 3 个同源拷贝 *TaNAC6-A*、*TaNAC6-B* 和 *TaNAC6-D* 在抗白粉病中的作用被报道,并且每个同源拷贝对白粉菌感染的反应不同。过量表达这 3 个拷贝均能提高小麦对白粉病的抗性,而沉默表达后的离体叶片接种白粉菌表现出抗性下降,并且 *TaNAC6-A* 过表达植株通过茉莉酸途径增加其对白粉病的抗性^[86]。镰刀菌引起的赤霉病也是小麦中常见的病害,过表达 *TaNAC1-D1* 的小麦株系对赤霉病的抗性增强。该转录因

子的 C 端是小麦族特有结构域,可通过与 TaF-ROG 互作激活下游信号通路,提高小麦对赤霉病的抗性^[87]。总的来说,小麦病害等生物胁迫对其生产构成严重威胁,而小麦中的 NAC 转录因子具有应对这些挑战的巨大潜力。

3 讨论与展望

NAC 转录因子家族是植物较为庞大的基因家族之一,已在大量物种中被研究。前人对 NAC 转录因子在物种间的进化进行了分析,发现 NAC 转录因子仅存在于陆地植物中,并且数量从裸子植物向被子植物扩展^[9]。六倍体小麦是由乌拉尔图小麦(*Triticum urartu*, AA)与拟斯卑尔脱山羊草(*Aegilops spetoides*, SS)天然远缘杂交产生的四倍体二粒小麦(*Triticum turgidum*, AABB)与二倍体节节麦(*Aegilops tauschii*, DD)杂交并经过染色体自然加倍形成的^[88]。前人围绕不同类型小麦中 NAC 转录因子家族进行了研究。Borrill 等^[89]利用小麦 TGAC 参考基因组鉴定了 454 个 *TaNACs* 基因,而 Guérin 等^[90]利用 RefSeq v1.0 参考基因组挖掘出 488 个 NAC 家族成员,它们集中分布于 4B、4D 和 5A 染色体。Gong 等^[91]在四倍体二粒小麦中鉴定到 249 个 NAC 家族成员,大多与普通小麦中的 NAC 基因同源,但部分基因因驯化丢失功能。Ma 等^[9]对 NAC 转录因子从二倍体到六倍体小麦的进化过程进行了研究,在二倍体乌拉尔图小麦、节节麦、四倍体二粒小麦和六倍体小麦中分别鉴定出 112、137、243 和 462 个 NAC 转录因子,NAC 转录因子的数量在多倍体化过程中呈增加趋势,并且大部分单拷贝和基因簇被保留了下来,表明在小麦多倍体化过程中串联重复是 NAC 家族扩张的重要事件。基因复制是植物多倍体发育过程中的重要事件,而功能分化使得重复基因通常具有不同的功能^[92]。新功能化支持了基因复制后一个基因保持原有功能而另一个基因获得新功能的观点,是植物进化的重要推动力^[93]。在小麦进化过程中,NAC 转录因子的新功能化使得其在产量、品质和抗逆方面具有多种功能,是维持六倍体小麦作为全球主食的重要基础。总的来说,不同小麦类型中 NAC 家族的研究揭示了其在进化、抗逆和品质调控中的核心作用,普通小麦的 NAC 转录因子因多倍化而功能多样化,而野生小麦保留了独特的抗逆和营养相关等位基因^[91]。未来

研究需进一步挖掘野生资源,结合分子育种和基因编辑技术,推动小麦抗逆性和营养品质的协同改良。

NAC 转录因子作为植物生长发育的关键调控因子,在各种胁迫响应中不可或缺的作用表明其是开发抗逆作物的必要候选基因。小麦的生长发育和环境适应受多种因素调控,其中转录因子在调节这些生物学过程中起着关键作用。随着小麦功能基因组学的发展,NAC 转录因子在小麦中的研究也日益增加。本文对现有研究中小麦 NAC 转录因子及其相关功能进行了综述,总结了 NAC 转录因子在提高小麦籽粒产量、改善根系构型、延缓衰老以及非生物和生物抗性方面的转录调控作用。虽然在小麦中已经报道了许多 *TaNAC* 基因,但只有部分基因的作用和功能得到了验证。水稻、玉米和大麦中已知的具有重要功能的 NAC 同源基因,可以作为未来寻找小麦新 NAC 的指标。目前,大多数关于小麦 NAC 转录因子的进展都是在核心启动子区域找到顺式元件并阐明其相关功能,但少有研究涉及寻找分布在靶基因邻近位置(近端或远端)的顺式元件,小麦 NAC 转录因子与邻近基因的调控相互作用将为完善和揭示基因调控网络的潜在机制铺平道路。另外,由于气候变化以干旱、盐胁迫和热胁迫的形式对小麦的生产力构成严重威胁,探索小麦 NAC 转录因子在逆境胁迫中的作用,了解 NAC 转录因子与其他基因的共调控,将为联合利用相关基因实现小麦抗逆育种提供新的策略。

小麦 NAC 转录因子具有巨大的潜力,未来可以从以下几个方面深入开展相关的研究。(1) 小麦 NAC 转录因子家族成员数量众多,不同成员可能具有不同的功能,需要进一步研究不同成员之间的互作关系,探究其在小麦生长发育和环境适应中的协同调控作用;(2) 挖掘小麦 NAC 转录因子的上游信号和下游靶基因,并探究其调控的分子机制,特别是某一个 NAC 家族成员在多个生物学过程中的调控机制;(3) 整合不同小麦种质及近缘物种的基因组、表达谱和表型数据信息,从泛基因组的角度研究小麦 NAC 转录因子的功能演化;(4) 利用基因编辑等基因工程技术对潜在的小麦 NAC 靶标基因进行定向改造,同时结合时空特异性启动子,实现组织特异性调控;(5) 结合全基因组关联分析和分子标记辅助选择,筛选 NAC 基因的优异等位变异,将其应用于小麦的品

质、产量和抗逆性状育种改良,加快推进分子育种工作;(6)挖掘同时影响多个性状的 NAC 转录因子作为分子设计育种的重要靶点,同时利用基因叠加整合多个 NAC 基因的有利效应,突破单一性状改良的局限性。综上所述,小麦 NAC 转录因子的研究将从单一基因功能解析迈向多性状协同调控的系统生物学阶段,通过整合多组学、基因编辑、人工智能等技术,未来有望在基于 NAC 调控网络的智能育种平台开发以及兼具高产、抗逆和优质的小麦新品种培育等方面实现突破,这对于提升小麦的气候适应能力和保障全球粮食安全具有重要的现实意义。

参考文献:

- [1]ROMANI F, MORENO J E. Molecular mechanisms involved in functional macroevolution of plant transcription factors [J]. *New Phytologist*, 2021, 230(4):1345.
- [2]BAILLO E H, KIMOTHOR R N, ZHANG Z B, *et al.* Transcription factors associated with abiotic and biotic stress tolerance and their potential for crops improvement [J]. *Genes*, 2019, 10(10):771.
- [3]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.
- [4]AIDA M, ISHIDA T, FUKAKI H, *et al.* Genes involved in organ separation in *Arabidopsis*: An analysis of the cup-shaped cotyledon mutant [J]. *The Plant Cell*, 1997, 9(6):841.
- [5]SINGH S, KOYAMA H, BHATI K K, *et al.* The biotechnological importance of the plant-specific NAC transcription factor family in crop improvement [J]. *Journal of Plant Research*, 2021, 134(3):475.
- [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.
- [7]ERNST H A, OLSEN A N, LARSEN S, *et al.* Structure of the conserved domain of ANAC, a member of the NAC family of transcription factors [J]. *EMBO Reports*, 2004, 5(3):297.
- [8]OLSEN A N, ERNST H A, LO LEGGIO L, *et al.* Preliminary crystallographic analysis of the NAC domain of ANAC, a member of the plant-specific NAC transcription factor family [J]. *Acta Crystallographica, Section D, Biological Crystallography*, 2004, 60(Pt 1):112.
- [9]MA J H, YUAN M, SUN B, *et al.* Evolutionary divergence and biased expression of NAC transcription factors in hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plants*, 2021, 10(2):382.
- [10]JENSEN M K, KJAERGAARD T, NIELSEN M M, *et al.* The *Arabidopsis thaliana* NAC transcription factor family: Structure-function relationships and determinants of ANAC019 stress signalling [J]. *Biochemical Journal*, 2010, 426(2):183.
- [11]SUN H, HU M L, LI J Y, *et al.* Comprehensive analysis of NAC transcription factors uncovers their roles during fiber development and stress response in cotton [J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18(1):150.
- [12]MOHANTA T K, YADAV D, KHAN A, *et al.* Genomics, molecular and evolutionary perspective of NAC transcription factors [J]. *PLoS One*, 2020, 15(4):e0231425.
- [13]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.
- [14]SHAO H B, WANG H Y, TANG X L. NAC transcription factors in plant multiple abiotic stress responses: Progress and prospects [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6:902.
- [15]陆海芹, 李娜, 蒋凯旋, 等. NAC 转录因子调控植物生长发育和胁迫应答的研究进展 [J]. *植物生理学报*, 2024, 60(2):271.
- LU H Q, LI N, JIANG K X, *et al.* Research advances on NAC transcription factors regulating plant development and stress responses [J]. *Plant Physiology Journal*, 2024, 60(2):271.
- [16]KOBA T, HANDA T, SHIMADA T. Efficient production of wheat-barley hybrids and preferential elimination of barley chromosomes [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1991, 81(3):285.
- [17]MAYER K F X, MARTIS M, HEDLEY P E, *et al.* Unlocking the barley genome by chromosomal and comparative genomics [J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(4):1249.
- [18]LÜ B, WU J J, FU D L. Constructing the barley model for genetic transformation in Triticeae [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2015, 14(3):453.
- [19]IQBAL A, BOCIAN J, HAMEED A, *et al.* Cis-regulation by NACs: A promising frontier in wheat crop improvement [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(23):15431.
- [20]WASSON A P, RICHARDS R A, CHATRATH R, *et al.* Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(9):3485.
- [21]CHEN D D, CHAI S C, MCINTYRE C L, *et al.* Overexpression of a predominantly root-expressed NAC transcription factor in wheat roots enhances root length, biomass and drought tolerance [J]. *Plant Cell Reports*, 2018, 37(2):225.
- [22]MAO H D, LI S M, WANG Z X, *et al.* Regulatory changes in *TaSNAC8-6A* are associated with drought tolerance in wheat seedlings [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(4):1078.
- [23]CHI Q, DU L Y, MA W, *et al.* The miR164-*TaNAC14* module regulates root development and abiotic-stress tolerance in wheat seedlings [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2023, 22(4):981.

- [24]叶红,王玉昆. WRKY 转录因子在调控叶片衰老中的作用 [J]. 植物生理学报, 2024, 60(6): 905.
YE H, WANG Y K. Roles of WRKY transcription factors in regulating leaf senescence [J]. *Plant Physiology Journal*, 2024, 60(6): 905.
- [25]GREGERSEN P L, HOLM P B, KRUPINSKA K. Leaf senescence and nutrient remobilisation in barley and wheat [J]. *Plant Biology*, 2008, 10(Suppl 1): 37.
- [26]SULTANA N, ISLAM S, JUHASZ A, *et al.* Wheat leaf senescence and its regulatory gene network [J]. *The Crop Journal*, 2021, 9(4): 703.
- [27]CHRISTIANSEN M W, MATTHEWMAN C, PODZIMSKA-SROKA D, *et al.* Barley plants over-expressing the NAC transcription factor gene *HvNAC005* show stunting and delay in development combined with early senescence [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(17): 5259.
- [28]ZHAO D, DERKX A P, LIU D C, *et al.* Overexpression of a NAC transcription factor delays leaf senescence and increases grain nitrogen concentration in wheat [J]. *Plant Biology*, 2015, 17(4): 904.
- [29]SULTANA N. Characterization of *TaNAC-S* gene in Australian wheat cultivars in relation to senescence and nitrogen stress response [D]. Perth: Murdoch University, 2020: 3.
- [30]UAUY C, DISTELFELD A, FAHIMA T, *et al.* A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat [J]. *Science*, 2006, 314(5803): 1298.
- [31]BREVIS J C, MORRIS C F, MANTHEY F, *et al.* Effect of the grain protein content locus *Gpc-B1* on bread and pasta quality [J]. *Journal of Cereal Science*, 2010, 51(3): 357.
- [32]CANTUD, PEARCE S P, DISTELFELD A, *et al.* Effect of the down-regulation of the high *Grain Protein Content (GPC)* genes on the wheat transcriptome during monocarpic senescence [J]. *BMC Genomics*, 2011, 12: 492.
- [33]WATERS B M, UAUY C, DUBCOVSKY J, *et al.* Wheat (*Triticum aestivum*) NAM proteins regulate the translocation of iron, zinc, and nitrogen compounds from vegetative tissues to grain [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(15): 4263.
- [34]GUTTIERI M J, STEIN R J, WATERS B M. Nutrient partitioning and grain yield of *TaNAM*-RNAi wheat under abiotic stress [J]. *Plant and Soil*, 2013, 371(1): 573.
- [35]CHECOVICH M L, GALATRO A, MORICONI J I, *et al.* The stay-green phenotype of *TaNAM*-RNAi wheat plants is associated with maintenance of chloroplast structure and high enzymatic antioxidant activity [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 104: 257.
- [36]CAI S G, YU G, CHEN X H, *et al.* Grain protein content variation and its association analysis in barley [J]. *BMC Plant Biology*, 2013, 13: 35.
- [37]HAGENBLAD J, VANHALA T, MADHAVAN S, *et al.* Protein content and *HvNAM* alleles in Nordic barley (*Hordeum vulgare*) during a century of breeding [J]. *Hereditas*, 2022, 159(1): 12.
- [38]PEARCE S, TABBITA F, CANTU D, *et al.* Regulation of Zn and Fe transporters by the *GPC1* gene during early wheat monocarpic senescence [J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14: 368.
- [39]CHAPMAN E A, ORFORD S, LAGE J, *et al.* Delaying or delivering: Identification of novel *NAM-1* alleles that delay senescence to extend wheat grain fill duration [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(22): 7710.
- [40]HARRINGTON S A, BACKHAUS A E, SINGH A, *et al.* The wheat GENIE3 network provides biologically-relevant information in polyploid wheat [J]. *G3*, 2020, 10(10): 3675.
- [41]ZHOU L X, CHANG G W, SHEN C C, *et al.* Functional divergences of natural variations of *TaNAM-A1* in controlling leaf senescence during wheat grain filling [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2024, 66(6): 1242.
- [42]ZHANG Z L, LIU C, GUO Y F. Wheat transcription factor TaSNAC11-4B positively regulates leaf senescence through promoting ROS production in transgenic *Arabidopsis* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(20): 7672.
- [43]LI J K, QIAO H L, YIN P C, *et al.* Increasingly amplified stimulation mediated by TaNAC69-B is crucial for the leaf senescence in wheat [J]. *The Plant Journal*, 2023, 114(3): 570.
- [44]张青, 孟杉杉, 陈梓春, 等. 谷物胚乳淀粉合成相关酶的调控机制研究进展 [J]. 植物生理学报, 2021, 57(1): 1.
ZHANG Q, MENG S S, CHEN Z C, *et al.* Progress of regulation mechanism of starch biosynthesis related enzymes in cereal endosperm [J]. *Plant Physiology Journal*, 2021, 57(1): 1.
- [45]WANG J C, XU H, ZHU Y, *et al.* OsbZIP58, a basic leucine zipper transcription factor, regulates starch biosynthesis in rice endosperm [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(11): 3453.
- [46]BAI A N, LU X D, LI D Q, *et al.* NF-YB1-regulated expression of sucrose transporters in aleurone facilitates sugar loading to rice endosperm [J]. *Cell Research*, 2016, 26(3): 384.
- [47]XIONG Y F, REN Y, LI W, *et al.* NF-YC12 is a key multifunctional regulator of accumulation of seed storage substances in rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(15): 3765.
- [48]ZHANG Z Y, DONG J Q, JI C, *et al.* NAC-type transcription factors regulate accumulation of starch and protein in maize seeds [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(23): 11223.
- [49]LIU Y C, HOU J, WANG X L, *et al.* The NAC transcription factor NAC019-A1 is a negative regulator of starch synthesis in wheat developing endosperm [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(19): 5794.
- [50]LUO G B, SHEN L S, ZHAO S C, *et al.* Genome-wide iden-

- tification of seed storage protein gene regulators in wheat through coexpression analysis [J]. *The Plant Journal*, 2021, 108(6):1704.
- [51] SHEN L S, LUO G B, SONG Y H, *et al.* A novel NAC family transcription factor *SPR* suppresses seed storage protein synthesis in wheat [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(5):992.
- [52] MENG X H, LOU H Y, ZHAI S S, *et al.* TaNAM-6A is essential for nitrogen remobilisation and regulates grain protein content in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2024, 47(6):2310.
- [53] LI J H, XIE L N, TIAN X L, *et al.* TaNAC100 acts as an integrator of seed protein and starch synthesis exerting pleiotropic effects on agronomic traits in wheat [J]. *The Plant Journal*, 2021, 108(3):829.
- [54] GAO Y J, AN K X, GUO W W, *et al.* The endosperm-specific transcription factor TaNAC019 regulates glutenin and starch accumulation and its elite allele improves wheat grain quality [J]. *The Plant Cell*, 2021, 33(3):603.
- [55] WANG X L, LIU Y C, HAO C Y, *et al.* Wheat *NAC-A18* regulates grain starch and storage proteins synthesis and affects grain weight [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2023, 136(6):123.
- [56] HE X, QU B Y, LI W J, *et al.* The nitrate-inducible NAC transcription factor TaNAC2-5A controls nitrate response and increases wheat yield [J]. *Plant Physiology*, 2015, 169(3):1991.
- [57] LIW J, HE X, CHEN Y, *et al.* A wheat transcription factor positively sets seed vigour by regulating the grain nitrate signal [J]. *New Phytologist*, 2020, 225(4):1667.
- [58] JING Y F, SHEN C C, LI W J, *et al.* TaLBD41 interacts with TaNAC2 to regulate nitrogen uptake and metabolism in response to nitrate availability [J]. *New Phytologist*, 2024, 242(2):641.
- [59] MAO H D, JIANG C, TANG C L, *et al.* Wheat adaptation to environmental stresses under climate change: Molecular basis and genetic improvement [J]. *Molecular Plant*, 2023, 16(10):1564.
- [60] HE Y, FANG J Y, XU W, *et al.* Substantial increase of compound droughts and heatwaves in wheat growing seasons worldwide [J]. *International Journal of Climatology*, 2022, 42(10):5038.
- [61] ISMAIL A M, HORIE T. Genomics, physiology, and molecular breeding approaches for improving salt tolerance [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2017, 68:405.
- [62] GUPTA P K, BALYAN H S, SHARMA S, *et al.* Genetics of yield, abiotic stress tolerance and biofortification in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(5):1569.
- [63] XIA N, ZHANG G, LIU X Y, *et al.* Characterization of a novel wheat NAC transcription factor gene involved in defense response against stripe rust pathogen infection and abiotic stresses [J]. *Molecular Biology Reports*, 2010, 37(8):3703.
- [64] XIA N, ZHANG G, SUN Y F, *et al.* TaNAC8, a novel NAC transcription factor gene in wheat, responds to stripe rust pathogen infection and abiotic stresses [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2010, 74(5-6):394.
- [65] HUANG Q J, WANG Y, LI B, *et al.* TaNAC29, a NAC transcription factor from wheat, enhances salt and drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15:268.
- [66] MAO X G, ZHANG H Y, QIAN X Y, *et al.* TaNAC2, a NAC-type wheat transcription factor conferring enhanced multiple abiotic stress tolerances in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(8):2933.
- [67] TANG Y M, LIU M Y, GAO S Q, *et al.* Molecular characterization of novel TaNAC genes in wheat and overexpression of TaNAC2a confers drought tolerance in tobacco [J]. *Physiologia Plantarum*, 2012, 144(3):210.
- [68] GUO W W, ZHANG J X, ZHANG N, *et al.* The wheat NAC transcription factor TaNAC2L is regulated at the transcriptional and post-translational levels and promotes heat stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *PLoS One*, 2015, 10(8):e0135667.
- [69] 任易婕. 小麦耐逆基因 TaNAC3 和 TaSIRT6 功能研究 [D]. 济南: 山东大学, 2015:10.
- REN Y J. The functional analysis of stress resistance genes TaNAC3 and TaSIRT6 [D]. Jinan: Shandong University, 2015:10.
- [70] XU Z Y, GONGBUZHAXI, WANG C Y, *et al.* Wheat NAC transcription factor TaNAC29 is involved in response to salt stress [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 96:356.
- [71] ZHANG L N, ZHANG L C, XIA C, *et al.* The novel wheat transcription factor TaNAC47 enhances multiple abiotic stress tolerances in transgenic plants [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6:1174.
- [72] 张丽娜. 小麦抗逆相关转录因子 bZIP 和 NAC 基因的功能研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2014:1.
- ZHANG L N. Functional study of wheat transcription factors bZIP and NAC genes involved in abiotic stress tolerances [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2014:1.
- [73] MAO X G, CHEN S S, LI A, *et al.* Novel NAC transcription factor TaNAC67 confers enhanced multi-abiotic stress tolerances in *Arabidopsis* [J]. *PLoS One*, 2014, 9(1):e84359.
- [74] XUE G P, WAY H M, RICHARDSON T, *et al.* Overexpression of TaNAC69 leads to enhanced transcript levels of stress up-regulated genes and dehydration tolerance in bread wheat [J]. *Molecular Plant*, 2011, 4(4):697.
- [75] NAKASHIMA K, TAKASAKI H, MIZOI J, *et al.* NAC transcription factors in plant abiotic stress responses [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Regulatory Mechanisms*, 2012, 1819(2):97.

- [76] MA J H, ZHANG M Q, LV W M, *et al.* Overexpression of *TaSNAC4-3D* in common wheat (*Triticum aestivum* L.) negatively regulates drought tolerance [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 945272.
- [77] MEI F M, CHEN B, LI F F, *et al.* Overexpression of the wheat NAC transcription factor *TaSNAC4-3A* gene confers drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 160: 37.
- [78] 孙利军, 李大勇, 张慧娟, 等. NAC 转录因子在植物抗病和抗非生物胁迫反应中的作用[J]. *遗传*, 2012, 34(8): 993.
- SUN L J, LI D Y, ZHANG H J, *et al.* Functions of NAC transcription factors in biotic and abiotic stress responses in plants [J]. *Hereditas*, 2012, 34(8): 993.
- [79] LÜ S K, GUO H, ZHANG M, *et al.* Large-scale cloning and comparative analysis of TaNAC genes in response to stripe rust and powdery mildew in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Genes*, 2020, 11(9): 1073.
- [80] ZHANG N, YUAN S L, ZHAO C G, *et al.* TaNAC35 acts as a negative regulator for leaf rust resistance in a compatible interaction between common wheat and *Puccinia triticina* [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2021, 296(2): 279.
- [81] 赵晨光, 张娜, 温晓蕾, 等. 小麦与叶锈病菌互作过程中转录因子基因 *TaNAC35* 的功能分析[J]. *农业生物技术学报*, 2022, 30(1): 15.
- ZHAO C G, ZHANG N, WEN X L, *et al.* Functional analysis of transcription factor gene *TaNAC35* in the interaction between wheat (*Triticum aestivum*) and *Puccinia triticina* [J]. *Journal of Agricultural Biotechnology*, 2022, 30(1): 15.
- [82] ZHANG Y J, GENG H M, CUI Z C, *et al.* Functional analysis of wheat NAC transcription factor, *TaNAC069*, in regulating resistance of wheat to leaf rust fungus [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 604797.
- [83] ZHANG X M, ZHANG Q, PEI C L, *et al.* TaNAC2 is a negative regulator in the wheat-stripe rust fungus interaction at the early stage [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2018, 102: 144.
- [84] WANG B, WEI J P, SONG N, *et al.* A novel wheat NAC transcription factor, *TaNAC30*, negatively regulates resistance of wheat to stripe rust [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2018, 60(5): 432.
- [85] FENG H, DUAN X Y, ZHANG Q, *et al.* The target gene of *tae-miR164*, a novel NAC transcription factor from the NAM subfamily, negatively regulates resistance of wheat to stripe rust [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2014, 15(3): 284.
- [86] ZHOU W H, QIAN C, LI R C, *et al.* *TaNAC6s* are involved in the basal and broad-spectrum resistance to powdery mildew in wheat [J]. *Plant Science*, 2018, 277: 218.
- [87] PEROCHON A, KAHLA A, VRANIĆ M, *et al.* A wheat NAC interacts with an orphan protein and enhances resistance to Fusarium head blight disease [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17(10): 1892.
- [88] LEVY A A, FELDMAN M. Evolution and origin of bread wheat [J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(7): 2549.
- [89] BORRILL P, HARRINGTON S A, UAUY C. Genome-wide sequence and expression analysis of the NAC transcription factor family in polyploid wheat [J]. *G3*, 2017, 7(9): 3019.
- [90] GUÉRIN C, ROCHE J, ALLARD V, *et al.* Genome-wide analysis, expansion and expression of the NAC family under drought and heat stresses in bread wheat (*T. aestivum* L.) [J]. *PLoS One*, 2019, 14(3): e0213390.
- [91] GONG F Y, ZHANG T, WANG Z, *et al.* Genome-wide survey and functional verification of the NAC transcription factor family in wild emmer wheat [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(19): 11598.
- [92] HE X L, ZHANG J Z. Rapid subfunctionalization accompanied by prolonged and substantial neofunctionalization in duplicate gene evolution [J]. *Genetics*, 2005, 169(2): 1157.
- [93] SCHILLING S, KENNEDY A, PAN S R, *et al.* Genome-wide analysis of MIKC-type MADS-box genes in wheat: Pervasive duplications, functional conservation and putative neofunctionalization [J]. *New Phytologist*, 2020, 225(1): 511.