

doi: 10.12194/j.ntu.20210714001

引文格式: 孙利军, 周佳婧, 韩笑, 等. 番茄抗逆相关 *NAC* 基因对非生物胁迫的响应[J]. 南通大学学报(自然科学版), 2022, 21(4):64-70.

番茄抗逆相关 *NAC* 基因对非生物胁迫的响应

孙利军¹, 周佳婧², 韩笑¹, 唐义舜¹, 奎秋宇¹, 徐松芝¹, 朱素琴^{1*}, 顾海鹰^{2*}

(1. 南通大学 生命科学学院, 江苏 南通 226019; 2. 南通大学 公共卫生学院, 江苏 南通 226019)

摘要: *NAC*(*NAM* / *ATAF* / *CUC*)转录因子是植物所特有的基因家族,在调控植物非生物胁迫的反应中具有重要的作用。为此,研究分析了 20 个与逆境相关的番茄 *NAC*(*SSLNACs*)基因在不同非生物胁迫下的表达模式。结果表明,相比于对照,13 个 *SSLNACs* 基因可以被干旱胁迫诱导表达,10 个 *SSLNACs* 基因可以被高盐诱导表达,17 个 *SSLNACs* 基因可以被低温诱导表达。在这些基因中,*SSLNAC1*、*SSLNAC6*、*SSLNAC7*、*SSLNAC9*、*SSLNAC14*、*SSLNAC15*、*SSLNAC17* 和 *SSLNAC20* 基因的表达可以被干旱、高盐和低温胁迫所诱导,表现出重叠的表达特性,这种重叠表达的特性预示其在不同非生物胁迫中的功能多效性。研究结果为番茄 *NAC* 转录因子家族抗逆基因的功能分析奠定了基础。

关键词: 番茄; 抗逆; *NAC* 基因; 非生物胁迫; 表达分析

中图分类号: S641.2; Q943.2

文献标志码: A

文章编号: 1673-2340(2022)04-0064-07

Stress relative *NAC* genes in tomato response to abiotic stresses

SUN Lijun¹, ZHOU Jiajing², HAN Xiao¹, TANG Yishun¹, KUI Qiuyu¹, XU Songzhi¹, ZHU Suqin^{1*}, GU Haiying^{2*}

(1. School of Life Sciences, Nantong University, Nantong 226019, China;

2. School of Public Health, Nantong University, Nantong 226019, China)

Abstract: *NAC* (*NAM* / *ATAF* / *CUC*) transcription factors are plant specific gene families, which play important roles in the response on abiotic stresses. The expression patterns of 20 stress relative tomato *NAC* (*SSLNACs*) genes under different abiotic stresses are studied. Compared with the control, 13 *SSLNACs* genes can be induced by drought stress, 10 *SSLNACs* genes can be induced by high salt, and 17 *SSLNACs* genes can be induced by low temperature. Among these genes, the expression of *SSLNAC1*, *SSLNAC6*, *SSLNAC7*, *SSLNAC9*, *SSLNAC14*, *SSLNAC15*, *SSLNAC17*, and *SSLNAC20* genes can be induced by drought, high salt, and cold, which indicate their functional pleiotropy in different abiotic stresses. This study has laid a foundation for the functional analysis of stress resistance genes of tomato *NAC* transcription factor family.

Key words: tomato; stress tolerance; *NAC* gene; abiotic stress; expression analysis

收稿日期: 2021-07-14

基金项目: 南通市科技项目(JC2020159); 国家自然科学基金项目(31770399); 江苏省自然科学基金项目(BK20130389)

第一作者简介: 孙利军(1979—), 男, 副教授, 博士。

* 通信联系人: 朱素琴(1969—), 女, 教授, 博士, 主要研究方向为植物生物学。E-mail: zhusuqin@ntu.edu.cn

顾海鹰(1963—), 男, 教授, 博士, 主要研究方向为分析化学。E-mail: hygu@ntu.edu.cn

植物在生长发育过程中经常受到干旱、高盐、病原菌等非生物和生物胁迫的影响。通常,这些外界的负面影响会引起植物内在细胞的损伤和植物外表的改变,从而破坏植物生长的规律和影响作物产量^[1]。在长期的进化过程中,植物形成了一系列的防御机制来适应和抵抗各种外界条件胁迫^[2]。在众多的机制中,以基因表达的转录调控作用最为明显,并且在植物的抗逆响应中起着重要作用。

NAC 转录因子是植物中最大且特有的一个转录因子家族^[1,3-5]。生物信息学分析表明,水稻基因组中有 149 个成员,拟南芥有 117 个,烟草和大豆有 152 个成员^[6-9]。NAC 家族已被发现在植物各个过程包括功能叶片衰老^[10-11]、细胞壁的形成^[12-13]等方面发挥着重要的作用。在多种生物和非生物胁迫响应中,NAC 转录因子同样也起着至关重要的作用^[14-15]。

NAC 基因家族的功能鉴定和分析研究目前主要集中在拟南芥和水稻^[14-15],番茄中大多数成员的生物学功能仍然未知。研究发现,番茄 SLNAC1、SLNAC3、SLNAM1 等转录因子有参与番茄抗逆反应功能^[16-17]。在前期研究中,我们利用植物转录因子数据库(<http://plantfdb.cbi.pku.edu.cn/index.php>)和 SOL 数据库(<http://solgenomics.net/>)鉴定了番茄 NAC 转录因子,并对 NAC 保守结构域进行分析,共获得了 101 个 NAC 保守结构域,分析了氨基酸序列及其氨基酸长度,cDNA 的分子量、等电点、不稳定指数、脂肪族氨基酸指数、总平均亲水性等^[18]。在此基础上,我们初步鉴定了 8 个番茄 NAC 基因可能与植物所参与的渗透胁迫和衰老有关,24 个番茄 NAC 基因可能与发育相关,20 个番茄 NAC 基因可能与植物抗逆相关,并命名为 Stress-SLNAC(SSLNAC)^[18]。本研究将对鉴定的 20 个 SSLNACs 基因对不同非生物胁迫的表达模式进行分析,旨在为番茄 NAC 转录因子家族抗逆基因功能的进一步分析提供信息基础,为番茄抗逆品种的选育提供候选基因。

1 材料与方法

1.1 植物生长

番茄品种选择苏红 2003。将番茄种子散布于湿润滤纸上,25 °C 培养 2~3 d,待发芽后转移至砾石、泥炭土、珍珠岩(体积比 6:2:1)的混合基质中,培养

温度为 20~25 °C,光照强度为 30 000 lux,光照 14 h/黑暗 10 h。

1.2 非生物胁迫处理

4 周龄番茄幼苗用于干旱、高盐和低温处理。干旱处理:对正常生长的番茄幼苗停止浇水,使其自然失水,根据番茄幼苗的干旱程度,分别于第 3 天(轻度干旱,番茄生长状态良好)、第 6 天(中度干旱,番茄部分叶片开始萎蔫)和第 9 天(重度干旱,番茄大部分叶片萎蔫)采集番茄叶片备用。高盐处理:对叶片喷施 200 mmol/L 的 NaCl,使幼苗叶片上充满了微小的液滴,分别在 3,6 和 12 h 采集番茄叶片备用。低温处理:将番茄置于 4 °C 的冰箱,分别在 3,6 和 12 h 采集番茄叶片备用。不经任何处理的番茄叶片作为对照组。采集不同时间的番茄叶片样品,液氮冷却后-70 °C 下保存备用。

1.3 RNA 提取

番茄叶片总 RNA 的提取主要采用 RNAiso 法。将 0.2 g 冰冻叶片磨成粉末,放入 1.5 mL 离心管中,在离心管中加入 1 mL RNAiso,盖上管盖,剧烈振荡 15 s,然后将其放置在室温下 10 min,4 °C 12 000 g 离心 10 min,取溶液于新的离心管加 200 μL 氯仿,剧烈振荡 15 s,放置在室温下 10 min,4 °C 12 000 g 离心 10 min,取上层水相加入新离心管重复上一步,之后再次取上层水相加入新的离心管,加异丙醇至 0.5 mL,室温下放置 10 min,4 °C 12 000 g 离心 10 min,收集 RNA 沉淀。用 0.5 mL 质量分数为 75% 的酒精洗涤沉淀,振荡,4 °C 7 500 g 离心 5 min,室温下放置 5 min 进行干燥,之后加入焦碳酸二乙酯(DEPC)水溶解 RNA 沉淀,-70 °C 下保存备用。

1.4 cDNA 合成

第一链 cDNA 合成试剂盒由 AMV Reverse kit (Takara)、0.25 mL PCR 管组成,反应体系为 20 μL,依次加入 1 μL Oligo(dT)18 primer、10 μL 2 × TS 反应混合、1 μL Trans Script RT/RI Enzyme、2 μL RNA、RNase-free 水至 20 μL 混合均匀。反应过程为:30 °C 10 min、50 °C 30 min、95 °C 5 min、5 °C 5 min,将新合成的 c-DNA 链-20 °C 下保存备用。

1.5 实时定量 PCR

为了研究胁迫相关 SSLNACs 基因在不同非生

物胁迫下的表达,设计了 20 个 *SSLNA Cs* 基因的引物,并以 β -*actin* 基因为内参^[17]。所用的实时定量引物序列详见表 1。qRT 采用 PCR 仪 cfx96 系统进行,采用 20 μ L 反应体系,包含 1 μ L cDNA 模板、10 μ L TransStart Tip green qPCR super mix、PCR 正反向引物(10 μ mol/L)各 0.5 μ L。反应程序为 95 $^{\circ}$ C 预变性 10 min、60 $^{\circ}$ C 15 s、72 $^{\circ}$ C 延伸 40 s,40 个循环后使用溶解曲线进行分析,采用公式 $2^{-\Delta\Delta CT}$ 计算基因的相对表达量。

1.6 方差分析

实验设置了对照组和处理组,每组处理 3 株,3 次生物学重复。采用的 RNA 样品来自于 3 个生物重复,每一个生物重复来自两株番茄叶位相同的两片叶片,技术重复 3 次。处理间的显著性差异分析采用 SPSS 软件的 *t* 检验进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 *SSLNA Cs* 基因对干旱胁迫的响应

研究了不同的干旱时间下,干旱胁迫对 *SSLNA Cs* 基因表达的影响(图 1)。与对照组相比,*SSLNA C1*、*SSLNA C4*、*SSLNA C5*、*SSLNA C6*、*SSLNA C8*、*SSLNA C9*、*SSLNA C13*、*SSLNA C14*、*SSLNA C15*、*SSLNA C17*、*SSLNA C18*、*SSLNA C19*、和 *SSLNA C20* 上调表达超过 3 倍,表达差异达到极显著水平。其中,*SSLNA C1*、*SSLNA C5*、*SSLNA C8*、*SSLNA C9*、*SSLNA C13*、*SSLNA C14* 和 *SSLNA C17* 在轻度干旱的条件下,就表现出较高的表达水平。

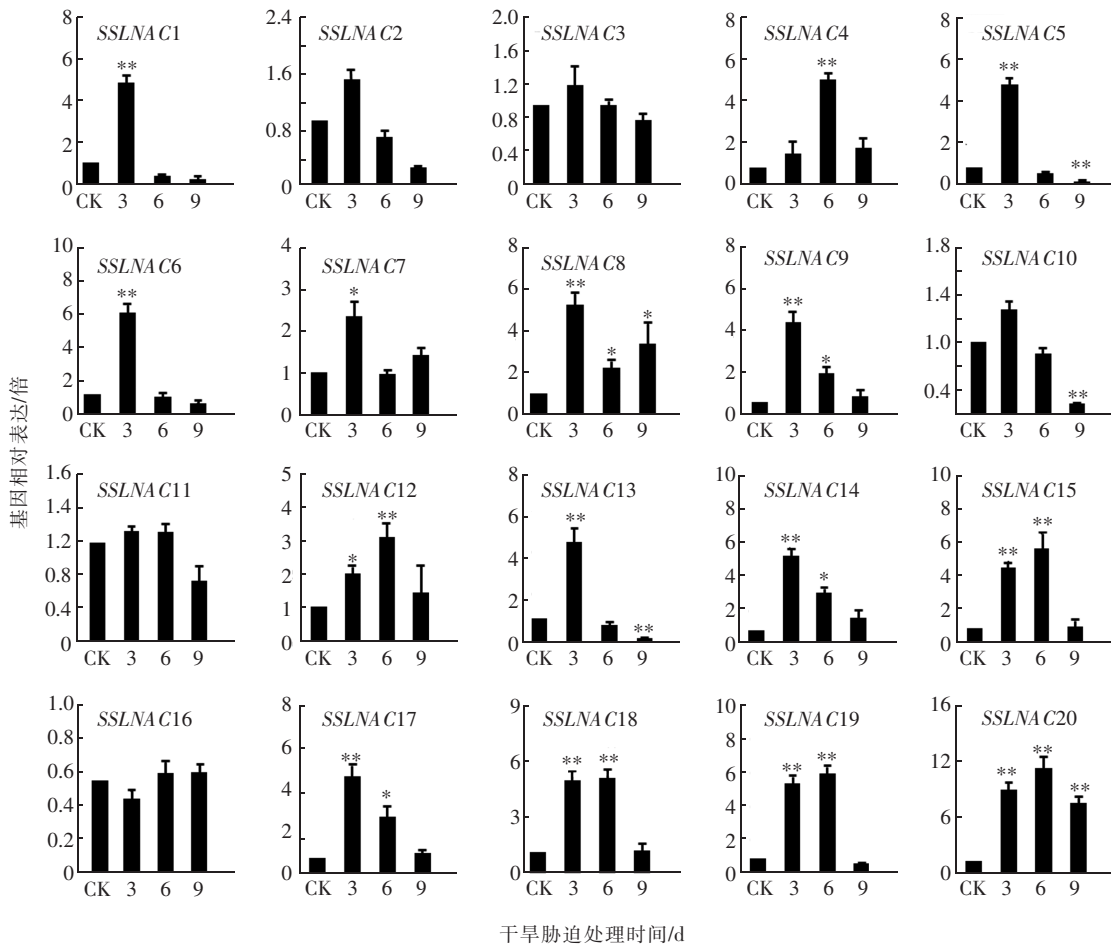
2.2 *SSLNA Cs* 基因对高盐胁迫的响应

用 0.15 mol/L NaCl 溶液喷施番茄叶片后,分别在 3、6 和 12 h 进行表达研究,结果如图 2 所示。

表 1 番茄胁迫相关 *SSLNA Cs* 基因的实时定量引物

Tab. 1 The qRT-PCR primers of *SSLNA C* genes

基因编号	基因名称	正向引物	反向引物
Solyc02g069960	<i>SSLNA C1</i>	TCCAAATAGTCCCAGAT	AGTTGCCATGTTCTAACC
Solyc02g087920	<i>SSLNA C2</i>	AAGACCTCCGAGTCCATA	TCCTCAGCCAAACTAAAA
Solyc04g005610	<i>SSLNA C3</i>	TGGCTTCTAATGGACAAC	ATGGCTTGATGAGGCATA
Solyc04g009440	<i>SSLNA C4</i>	TGTGACAAGGAGGTTTCAG	TGTCTTGAAATGTTGA
Soly05g007550	<i>SSLNA C5</i>	GTGGTGGTGGTGGTGTTC	CATCAGCAGCCATATTCA
Soly05g021090	<i>SSLNA C6</i>	TTGGGATGCAAGTTCTA	TTTGTGGTTCTCTGGTTT
Solyc05g007770	<i>SSLNA C7</i>	TGATGACCAAGGTTACAC	TGAGATTGAAATGTTGGA
Solyc06g060230	<i>SSLNA C8</i>	ATTCAGTTCCGAAGATGC	GCTATTATCCACCGTTGTG
Solyc07g006840	<i>SSLNA C9</i>	GGAGGTGATTATGGTGAG	CAAAGTTGTTCGAGGTAG
Soly07g045030	<i>SSLNA C10</i>	GTTACTACAATAATAGCCA	GGCTAAATCAACGACAGA
Solyc07g063420	<i>SSLNA C11</i>	TGAAGGTGGATCACAATA	TGAGAAGACTTACGATAGAT
Soly07g63410	<i>SSLNA C12</i>	AGTTAAGTTTGAAGGAGG	CATATTTACTGTTTGGGTC
Solyc08g007020	<i>SSLNA C13</i>	CTAAGGCTGGATACTGGA	GAACTCATAGCGAGGACA
Solyc08g077110	<i>SSLNA C14</i>	CTTTCCCAGTTTTAGAG	GATTTGGATTCTCTTTTG
Solyc06g061080	<i>SSLNA C15</i>	ATCCTTCAAAGGAATGTC	CGACTGAGAAGGGAGATA
Solyc10g06880	<i>SSLNA C16</i>	TGGAATAACGACGAAGCA	GAAATTGGCAATGGAGCT
Solyc10g083450	<i>SSLNA C17</i>	AAGACGAGTTGGAAGATG	TCGATAATTGGGAAAAGTG
Solyc11g017470	<i>SSLNA C18</i>	TCAACAAAACCCATCTTCG	TCGGCTTCGGCTCACTCT
Solyc11g065540	<i>SSLNA C19</i>	GGGCGGAGGTATGGAATC	CAAGAGGAAATGGTGGTG
Solyc12g013620	<i>SSLNA C20</i>	GTTCAGGGTCAGGCTCAG	CCCGCTTTCAACTTCTTC
β -actin	β -actin	GTCCTCTTCCAGCCATCCAT	ACCACTGAGCACAAATGTTACCG



平均值表示相对于对照(CK)的表达倍数;误差线表示标准差;
 *($P < 0.05$)和 **($P < 0.01$)表示干旱处理相对于对照(CK)差异显著水平; $n = 3$ 。

图1 *SSLNACs* 在干旱胁迫下的表达模式

Fig. 1 The expression pattern of the *SSLNAC* genes under the drought stress

与对照组相比, *SSLNAC1*、*SSLNAC2*、*SSLNAC6*、*SSLNAC7*、*SSLNAC9*、*SSLNAC14*、*SSLNAC15*、*SSLNAC16*、*SSLNAC17* 和 *SSLNAC20* 上调表达超过 3 倍, 表达差异达到极显著水平, 且这些基因对高盐处理较为敏感, 表达量在 3 h 就可以达到高峰。

2.3 *SSLNACs* 基因对低温胁迫的响应

对番茄进行低温处理, 分别在 3, 6 和 12 h 进行表达研究, 结果如图 3 所示。与对照组相比, *SSLNAC1*、*SSLNAC2*、*SSLNAC3*、*SSLNAC4*、*SSLNAC6*、*SSLNAC7*、*SSLNAC8*、*SSLNAC9*、*SSLNAC11*、*SSLNAC12*、*SSLNAC13*、*SSLNAC14*、*SSLNAC15*、*SSLNAC16*、*SSLNAC17*、*SSLNAC18* 和 *SSLNAC20* 上调表达超过 3 倍, 表达差异达到极显著水平。

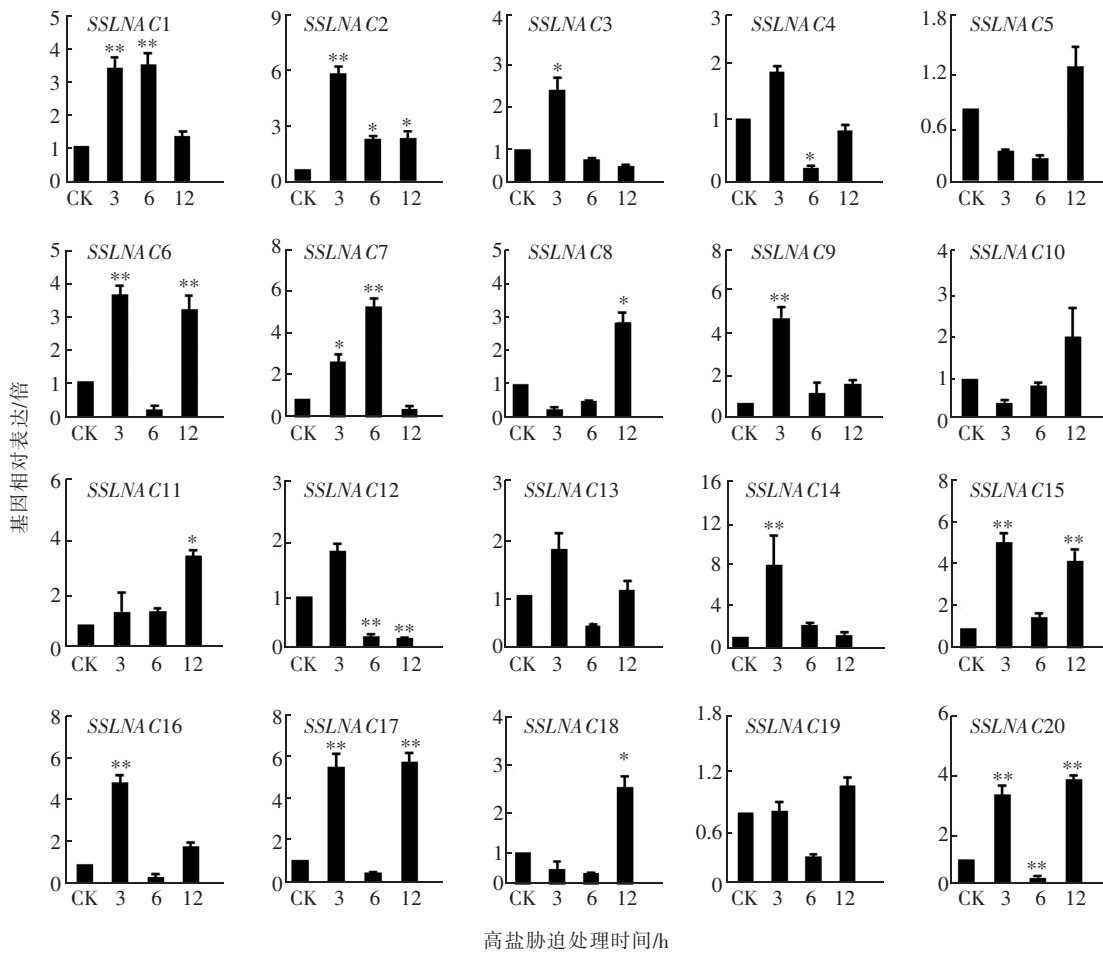
2.4 *SSLNACs* 重叠表达特性研究

研究发现, *SSLNAC1*、*SSLNAC6*、*SSLNAC7*、

SSLNAC9、*SSLNAC14*、*SSLNAC15*、*SSLNAC17* 和 *SSLNAC20* 基因对于干旱、高盐和低温的胁迫都有响应。*SSLNAC4*、*SSLNAC8*、*SSLNAC13* 和 *SSLNAC18* 对于干旱和低温胁迫都有响应, *SSLNAC2* 对高盐和低温胁迫都有响应。

3 讨论

基因的差异表达与其生物学功能有着紧密的联系。如我们前期利用水稻基因芯片数据库, 分析了水稻 *OsNACs* 家族基因在高盐、干旱、低温胁迫后的表达水平, 发现有 50, 45 和 44 个 *OsNACs* 基因分别对于干旱、高盐以及低温胁迫作出响应^[9]。在这些水稻胁迫响应基因中, *SNA C1*、*SLNAC2* (*OSNAC6*)、*OsNAC5*、*OsNAC10* (*ONAC122*) 或 *OsNAC045* 的转基因过量表达体, 显著增强了水稻对于干旱、高盐的



平均值表示相对于对照(CK)的表达倍数;误差线表示标准差;

*($P < 0.05$)和**($P < 0.01$)表示高盐胁迫处理相对于对照(CK)差异显著水平; $n = 3$ 。

图2 SSLNACs 在高盐胁迫下的表达模式

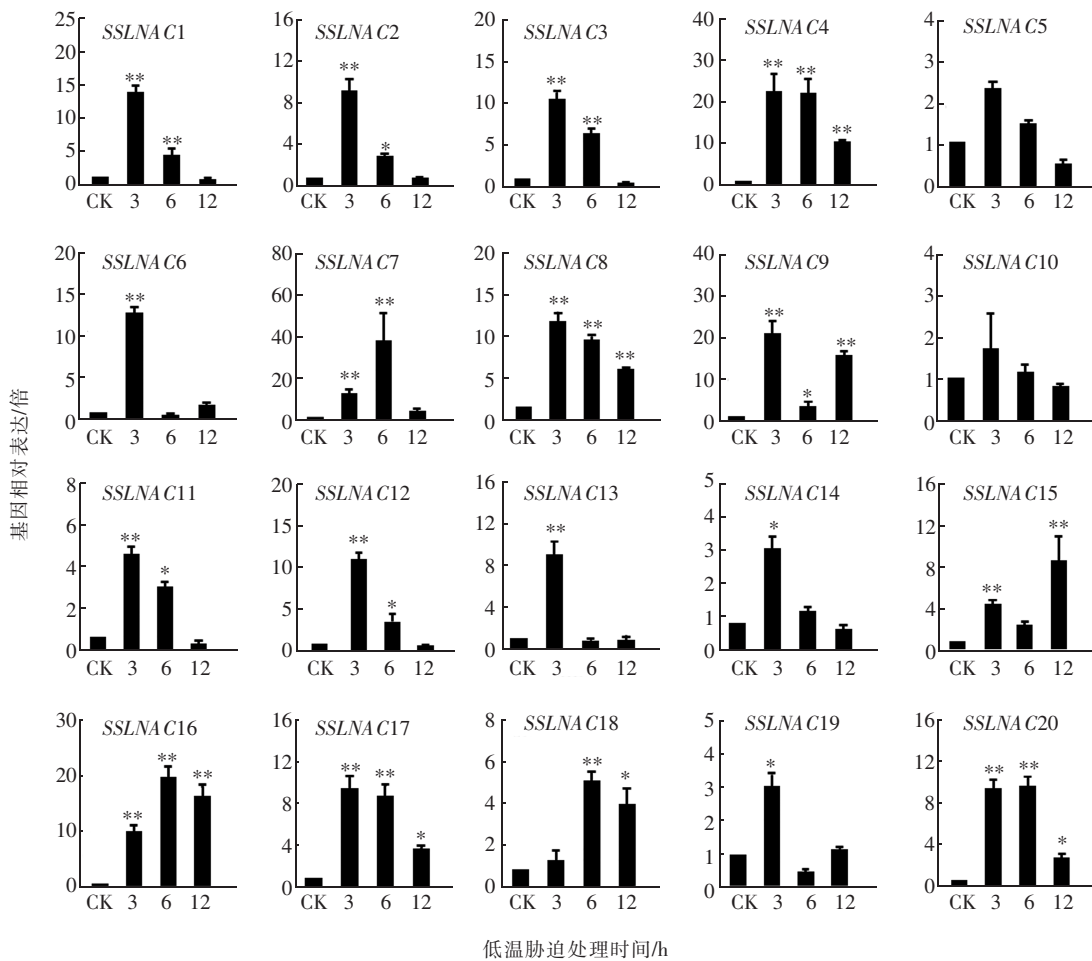
Fig. 2 The expression pattern of the SSLNAC genes under the high salinity stress

耐受性^[19-23]。此外,过表达水稻 *OsNAC6* 基因,可以增强植物对真菌病害稻瘟病菌的抗性^[20]。应用病毒诱导基因沉默(VIGS)系统证实了 *ONAC122* 和 *ONAC131* 基因在水稻抗稻瘟菌中的正向调控作用^[24]。Jiang 等^[25]分析了拟南芥 *NAC* 家族基因对盐胁迫的响应,从盐胁迫处理后的拟南芥根部组织中发现 33 个 *NAC* 基因的表达发生改变。在 *ANAC019*、*ANAC055*、*ANAC072/RD26* 或 *ATAF1* 的转基因过量表达体中,增加了拟南芥对干旱的耐受性^[26-27]。拟南芥中 *ATAF1* 和 *ATAF2* 基因已被证明是针对不同病原体防御反应的负调节因子^[27-28]。在本研究中,鉴定的 20 个与逆境相关的番茄 *SSLNACs* 基因中,13 个 *SSLNACs* 基因可以被干旱胁迫诱导表达,10 个 *SSLNACs* 基因可以被高盐诱导表达,17 个 *SSLNACs* 基因可以被低温诱导表达,预示其在应对

不同的非生物胁迫中具有重要的生物学功能。更为重要的是,*SSLNAC1*、*SSLNAC6*、*SSLNAC7*、*SSLNAC9*、*SSLNAC14*、*SSLNAC15*、*SSLNAC17* 和 *SSLNAC20* 基因的表达可以被干旱、高盐和低温胁迫所诱导,表现出重叠的表达特性,这种重叠表达的特性预示其在不同非生物胁迫中的功能多效性。

4 结论

尽管 *NAC* 转录因子在不同逆境胁迫中发挥了重要作用,但作为一个大的转录因子家族,只有少数几个 *NAC* 转录因子的作用是清晰的,大多数 *NAC* 转录因子在植物抗逆机制中的功能,仍需要进一步探讨。这也表现出 *NAC* 转录因子在转基因育种中的广泛应用前景。我们研究了 20 个与抗逆相关的 *SSLNACs* 基因在不同非生物胁迫作用下的表



平均值表示相对于对照(CK)的表达倍数; 误差线表示标准差;
 *($P < 0.05$)和**($P < 0.01$)表示高盐胁迫处理相对于对照(CK)差异显著水平; $n = 3$ 。

图3 *SSLNACs* 在低温下的表达特性

Fig. 3 The expression pattern of the *SSLNAC* genes under the cold stress

达模式, 结果表明, 这些基因对不同的非生物逆境表现出重叠的表达特性, 这种重叠的表达特性预示其在不同的非生物胁迫中的功能多效性, 为进一步的功能分析提供了依据。因此, 通过改变番茄抗逆相关 *NAC* 蛋白活性以及转基因技术有可能得到新的有价值的品种和转基因番茄新材料。

参考文献:

[1] LOBELL D B, SCHLENKER W, COSTA-ROBERTS J. Climate trends and global crop production since 1980[J]. *Science*, 2011, 333(6042):616-620.
 [2] AHUJA I, de VOS R C H, BONES A M, et al. Plant molecular stress responses face climate change[J]. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(12):664-674.
 [3] SOUER E, van HOUWELINGEN A, KLOOS D, et al. The no apical meristem gene of petunia is required for pat-

tern formation in embryos and flowers and is expressed at meristem and primordia boundaries[J]. *Cell*, 1996, 85(2): 159-170.

[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): 841-857.
 [5] OLSEN A N, ERNST H A, LEGGIO L L, et al. *NAC* transcription factors: structurally distinct, functionally diverse[J]. *Trends in Plant Science*, 2005, 10(2):79-87.
 [6] RUSHTON P J, BOKOWIEC M T, HAN S C, et al. Tobacco transcription factors: novel insights into transcriptional regulation in the Solanaceae[J]. *Plant Physiology*, 2008, 147(1):280-295.
 [7] NURUZZAMAN M, MANIMEKALAI R, SHARONI A M, et al. Genome-wide analysis of *NAC* transcription factor family in rice[J]. *Gene*, 2010, 465(1/2):30-44.

- [8] LE D T, NISHIYAMA R, WATANABE Y, et al. Genome-wide survey and expression analysis of the plant-specific NAC transcription factor family in soybean during development and dehydration stress[J]. *DNA Research*, 2011, 18(4):263-276.
- [9] SUN L J, HUANG L, HONG Y B, et al. Comprehensive analysis suggests overlapping expression of rice ONAC transcription factors in abiotic and biotic stress responses [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2015, 16(2):4306-4326.
- [10] PODZIMSKA-SROKA D, O'SHEA C, GREGERSEN P L, et al. NAC transcription factors in senescence: from molecular structure to function in crops[J]. *Plants*, 2015, 4(3):412-448.
- [11] KIM H J, NAM H G, LIM P O. Regulatory network of NAC transcription factors in leaf senescence[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 33:48-56.
- [12] NAKANO Y, YAMAGUCHI M, ENDO H, et al. NAC-MYB-based transcriptional regulation of secondary cell wall biosynthesis in land plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6:288.
- [13] MONNIAUX M, HAY A. Cells, walls, and endless forms [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 34:114-121.
- [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] NURUZZAMAN M, SHARONI A M, KIKUCHI S. Roles of NAC transcription factors in the regulation of biotic and abiotic stress responses in plants[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4:248.
- [16] YANG R C, DENG C T, OUYANG B, et al. Molecular analysis of two salt-responsive NAC-family genes and their expression analysis in tomato[J]. *Molecular Biology Reports*, 2011, 38(2):857-863.
- [17] HAN Q Q, ZHANG J H, LI H X, et al. Identification and expression pattern of one stress-responsive NAC gene from *Solanum lycopersicum*[J]. *Molecular Biology Reports*, 2012, 39(2):1713-1720.
- [18] 张亚莉, 张铖, 陈晓旭, 等. 番茄 NAC 家族基因的鉴定及其功能预测[J]. *安徽农业科学*, 2014, 42(20):6549-6552.
- ZHANG Y L, ZHANG C, CHEN X X, et al. Identification and function prediction analysis of NAC gene family in tomato[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2014, 42(20):6549-6552. (in Chinese)
- [19] HU H H, YOU J, FANG Y J, et al. Characterization of transcription factor gene SNAC2 conferring cold and salt tolerance in rice[J]. *Plant Molecular Biology*, 2008, 67(1/2):169-181.
- [20] TAKASAKI H, MARUYAMA K, KIDOKORO S, et al. The abiotic stress-responsive NAC-type transcription factor OsNAC5 regulates stress-inducible genes and stress tolerance in rice[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2010, 284(3):173-183.
- [21] JEONG J S, KIM Y S, BAEK K H, et al. Root-specific expression of OsNAC10 improves drought tolerance and grain yield in rice under field drought conditions[J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(1):185-197.
- [22] ZHENG X N, CHEN B, LU G J, et al. Overexpression of a NAC transcription factor enhances rice drought and salt tolerance[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2009, 379(4):985-989.
- [23] TRAN L S P, 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(9):2481-2498.
- [24] SUN L J, ZHANG H J, LI D Y, et al. Functions of rice NAC transcriptional factors, ONAC122 and ONAC131, in defense responses against *Magnaporthe grisea*[J]. *Plant Molecular Biology*, 2013, 81(1/2):41-56.
- [25] JIANG Y Q, DEYHOLOS M K. Comprehensive tional profiling of NaCl-stressed Arabidopsis roots reveals novel classes of responsive genes[J]. *BMC Plant Biology*, 2006, 6:25.
- [26] WU Y, DENG Z, LAI J, et al. Dual function of *Arabidopsis ATAF1* in abiotic and biotic stress responses[J]. *Cell Research*, 2009, 19:1279-1290.
- [27] WANG X E, BASNAYAKE B M V S, ZHANG H J, et al. The *Arabidopsis ATAF1*, a NAC transcription factor, is a negative regulator of defense responses against necrotrophic fungal and bacterial pathogens[J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2009, 22(10):1227-1238.
- [28] 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.

(责任编辑:张燕)