

DOI:10.11937/bfyy.201523056

NAC 转录因子在植物非生物胁迫相关抗性中的作用

蔡英杰, 张雨, 刘彧, 田忠平, 周蕴薇

(东北林业大学 园林学院, 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘 要: NAC 转录因子是近十几年发现的植物特有的转录因子, 其 N 端独特的 DNA 结合域及 C 端的转录激活域在植物非生物胁迫应答中发挥重要的调控作用, 从而使植物发生一系列生理生化变化, 增强植物对非生物胁迫的抗性。基因表达的转录调控在植物适应环境和抵御逆境胁迫中起重要作用。现从 NAC 转录因子的结构特点和分类、在非生物胁迫相关抗性中的作用及其调控机理等方面总结前人的研究进展, 提出存在的问题与未来发展趋势。

关键词: NAC; 非生物胁迫; 抗逆性; 调控机理

中图分类号: Q 943.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2015)23-0206-05

环境是植物生长发育必不可少的前提要素之一, 干旱、盐碱、低温等非生物胁迫对植物光合作用、呼吸作用乃至整个生长发育过程都有严重的迫害作用。前几十年的树木乱砍滥伐、过度放牧、毁草毁林种田等环境破坏, 使得土地的沙漠化盐渍化日益严重, 植物承受非生物胁迫的可能性也随之增加, 成为亟待解决的重要问题。植物应对环境中各种非生物胁迫的途径与方式复杂而有序, 转录因子(Transcription factor, TF)调控是一种重要的途径。NAC 转录因子家族是转录因子中的一大类, 是高等植物特有的转录因子, 名字来源于矮牵牛(*Petunia hybrid*) NAM 基因、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) ATAF 1/2 和 CUC1/2 基因的首字母^[1]。NAC 转录因子自在矮牵牛中首次发现^[2] 到目前为止, 除在拟南芥、矮牵牛、水稻(*Oryza sativa*)^[3]、大豆(*Glycine max*)^[4]、烟草(*Nicotiana tabacum*)^[5]、小麦(*Triticum aestivum*)、白杨(*Populus tomentosa*)^[6-7] 等植物中发现了大量的 NAC 转录因子, 还在对陆地棉(*Gossypium hirsutum*)、月季(*Rosa chinensis*)^[8]、中国白菜(*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis*)^[9] 等植物中的 NAC 转录因子有了更进一步的研究。庞大的 NAC 转录因子家族对植物响应并抵抗非生物胁迫起着重要作用。

1 NAC 转录因子的结构特点和分类

NAC 转录因子最显著特点是其 N 端有一段特有的

保守氨基酸序列, 由 150~160 个氨基酸残基组成^[10], 被称为 NAC 结构域, 也是 NAC 转录因子的结合域, 负责与 DNA 和其它蛋白结合; NAC 转录因子的 C 端是具有高度多样性的转录激活区域, 它既有激活域又有抑制域, 即既能激活转录又可以在一定条件下抑制基因的转录活性, 由一些重复出现的简单氨基酸组成, 同时富含谷氨酸、脯氨酸、丝氨酸、脯氨酸、苏氨酸或酸性氨基酸残基等, 这也是植物转录激活结构域的典型特征。

NAC 转录因子是植物基因组最大的转录因子家族之一, 因此该家族的分类相对复杂。2003 年通过同源进化分析^[11], 将小麦、玉米、拟南芥和水稻 NAC 基因分成 Group I 和 Group II。第 I 大类又可分为 14 个亚类, 包括 TERN、ONAC022、SENU5、NAP、AtNAC3、ATAF、OsNAC3、NAC2、ANAC011、TIP、OsNAC8、OsNAC7、NAC1 和 NAM; 第 II 大类分为 4 个亚类, 分别为 ANAC001、ONAC003、ONAC001 和 ANAC063。2012 年又进一步通过系统进化分析, 将 NAC 转录因子分成了 6 大功能类群: NAM/CUC3、SND、TIP、SNAC、ANAC034 和 ONAC4^[12]。

2 NAC 转录因子对植物非生物胁迫相关抗性的作用

当植物的生存环境中出现低温、盐、干旱等非生物胁迫时, 植物会本能的做出适应、抵抗等一系列反应。当然, 这些表型下植物内在的植物信号传导过程、基因表达的变化以及生理生化变化等反应机制是一个复杂的过程, 而 NAC 转录因子在这个过程中充当着重要的角色, 调控着多种基因或者酶的作用。近几年关于 NAC 转录因子参与逆境胁迫的研究越来越多, 部分研究见表 1。

第一作者简介: 蔡英杰(1989-), 女, 河北唐山人, 硕士研究生, 研究方向为园林植物种质资源。E-mail: dlcaijj@126.com.

责任作者: 周蕴薇(1970-), 女, 吉林九台人, 博士, 教授, 博士生导师, 现主要从事园林植物等研究工作。E-mail: dlzhyw@126.com.

基金项目: 林业公益性行业科研专项资助项目(201404202)。

收稿日期: 2015-08-19

表 1 近 6 年关于 NAC 转录因子非生物胁迫相关功能的文献

Table 1 References of functional analysis relating abiotic stress of NAC transcription factors in the past six years

基因 Genes	植物种类 Plant species	功能 Functions	年份 Year	作者 Author
ATAF 1, PR1	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	增强植物对干旱、盐和氧化等非生物胁迫和生物胁迫的抗性	2009	WU 等
ONAC045	水稻 Rice	增强植物对干旱和盐胁迫的抗性	2009	ZHENG 等
ONAC063	水稻 Rice	增强植物对干旱和高温胁迫的抗性	2009	YOKOTANI 等
GmNACs	大豆 Soya bean	增强植物对干旱胁迫的抗性	2009	TRAN 等
OsNAC5/OsNAC6	水稻 Rice	增强植物对干旱胁迫的抗性	2009	SPEROTTO 等
ANAC092	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	响应盐胁迫	2010	BALAZADEH 等
OsNAC10	水稻 Rice	增强植物对干旱、高盐和低温胁迫的耐受性	2010	JEONG 等
TaNAC4	小麦 Wheat	响应生物和非生物胁迫	2010	XIA 等
TaNAC8	小麦 Wheat	增强植物对干旱、高盐和低温等非生物胁迫的抗性	2010	XIA 等
NTL6	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	增强植物对干旱胁迫的抗性	2010	SEO 等
ANAC078	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	增强植物对高光胁迫的抗性	2012	KIM 等
VNI2	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	增强植物对多种非生物胁迫的抗性	2011	YUKINORI 等
TaNAC69	小麦 Wheat	增强植物对干旱胁迫的抗性	2011	YANG 等
GmNAC6	大豆 Soya bean	响应干旱、盐和低温等非生物胁迫	2011	XUE 等
GmNAC11	大豆 Soya bean	增强植物对盐胁迫的抗性	2011	FARIA 等
GmNAC20	大豆 Soya bean	增强植物对干旱和盐胁迫的抗性	2011	HAO 等
AhNAC2	花生 Peanut	增强植物对干旱胁迫的抗性	2011	HAO 等
SINAC1	番茄 Tomato	响应低温胁迫	2011	LIU 等
GsNAC20	野生大豆 <i>Glycine soja</i>	响应干旱、高盐和低温胁迫	2011	YANG 等
ANAC042/JUB1	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	增强植物对高温胁迫的抗性	2011	才华等
Os07g04560, Os10g38834	水稻 Rice	增强植物对干旱胁迫的抗性	2012	SHAHNEJAT-BUSHEHRI 等
TaNAC2	小麦 Wheat	增强植物对干旱、高盐、和低温胁迫的抗性	2012	WU 等
TaNAC2a	烟草 Tobacco	增强植物对干旱胁迫的抗性	2012	NU 等
CNAC	甘菊 <i>Chrysanthemum lavandulifolium</i>	响应干旱、盐、低温和高温等非生物胁迫	2012	MAO 等
ZmSNAC1	玉米 Corn	响应干旱、高盐和低温胁迫, 增强植物对干旱胁迫的抗性	2012	TANG 等
RhNAC2, RhEXPA4	月季 Rose	增强植物对干旱胁迫的抗性	2012	HUANG 等
BnNAC2, BnNAC5	甘蓝型油菜 <i>Brassica napus</i>	增强植物对高盐胁迫的抗性	2012	LU 等
CsNAM	茶花 Citrus	增强植物对干旱、盐和高温胁迫的抗性	2012	DAI 等
PeNAC1	胡杨 <i>Populus euphratica</i>	增强植物对盐胁迫的抗性	2012	ZHONG 等
AhNAC3	花生 Peanut	增强植物对干旱胁迫的抗性	2013	PAUL 等
AsNAC60	匍匐剪股颖 <i>Agrostis stolonifera</i>	响应干旱和盐胁迫	2013	WANG 等
VvNAC1	葡萄 Grapes	增强植物对高渗透压和低温胁迫的抗性	2013	LIU 等
GhNAC8-GhNAC17	陆地棉 <i>Gossypium hirsutum</i> L.	响应 ABA、干旱、盐碱、高温和低温等非生物胁迫	2013	ZHOU 等
NAC019	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	增强植物对高温胁迫的抗性	2013	HÉNANFF 等
SISRNI	番茄 Tomato	降低植物对干旱和氧化胁迫的抗性, 增强对生物胁迫的抗性	2014	SYED TARIQ SHAH 等
SINAC4	番茄 Tomato	响应盐、干旱和低温等非生物胁迫	2014	GUAN 等
MuNAC4	硬皮豆 <i>Horse gram</i>	增强植物对干旱胁迫的抗性	2014	LIU 等
RhNAC3	月季 Rose	增强植物对干旱胁迫的抗性	2014	ZHU 等
BraNAC	白菜 Chinese cabbage	响应高温和低温胁迫	2014	PANDURANGALAH 等
				JIANG 等
				MA 等

2.1 NAC 转录因子对植物水分胁迫相关抗性的研究

水分胁迫是非生物胁迫中常见的一种,干旱和高渗透压对植物都有着严重的影响。ONAC045 转录因子是在水稻抗旱性表达的重要调节因子。用在洋葱表皮细胞中的瞬时表达表明 ONAC045 蛋白定位在细胞核中,并在转基因水稻中过量表达 ONAC045 基因,结果显示,有 2 个胁迫相关的基因表达上调,增强了植物对干旱胁迫的耐受性^[13]。另有研究表明,过量表达 OsNAC10 基因,可以显著增强水稻在营养阶段对干旱、高盐和低温的耐受性;且在生殖生长阶段,相对于对照在干旱条件下能使水稻的产量增加 25%~42%或在正常条件下增

加 5%~14%^[14]。在烟草中过量表达 TaNAC2 的同源基因 TaNAC2a,在干旱条件下,转基因烟草的干重和鲜重比野生型烟草要高,说明 TaNAC2 的同源基因 TaNAC2a 可以增强烟草对干旱的耐受性^[15]。月季 RhNAC3 转录因子参与月季的干旱胁迫应答,并通过 ABA 依赖性调控途径参与应激反应^[8]。干旱胁迫下,过量表达 RhNAC3 转基因植物和对照株系相比有了 11 个 ABA 应答基因被诱导表达程度更强,且这些基因在其启动子区域均含有与 NAC 结合的特定的顺式作用元件,RhNAC3 就是部分地结合到这些 NAC 的识别位点上诱导表达的,且进一步的研究发现,通过异源表达

RhNAC3 来调节的 219 个拟南芥基因中,85 个响应于 ABA。

2.2 NAC 转录因子对植物盐碱胁迫相关抗性的研究

拟南芥的 *ANAC092* 转录因子响应于盐胁迫,并在盐胁迫下促进植物衰老,通过基于微阵列的表达谱分析表明,盐胁迫下 *ANAC092* 上调 170 个基因,其中有 46% 是衰老相关的基因,并且在 *anac092-1* 的突变体叶片中盐诱导的叶绿素流失发生延迟现象^[16]。另外,水稻 *ONAC063* 的表达受水稻根部的高盐胁迫和高渗透压的诱导,将水稻 *ONAC063* 基因转到了拟南芥中,并通过微阵列和实时逆转录-聚合酶链式反应分析表明转基因植株上调了一些盐诱导基因的表达,包括编码淀粉酶基因 *AMY1* 等,增强了转基因拟南芥种子对高盐和高渗透压的耐受性^[17]。胡杨 *PeNAC1* 转录因子是属于 ATAF 亚族 NAC 转录因子, Northern 杂交试验表明胡杨 *PeNAC1* 基因的表达受干旱和盐胁迫强烈诱导,但受 ABA 处理诱导的幅度不大。将胡杨 *PeNAC1* 基因过量表达于拟南芥中,结果显示在根和叶中 Na^+/K^+ 比值较低,并显著抑制 *AtHKT1* 基因的表达水平,增强了拟南芥对盐胁迫的抗性^[18]。另有试验表明,大豆的 *GmNAC11* 和 *GmNAC20* 转录因子定位于细胞核,并结合到核 DNA 序列 CGT[G/A] 上。*GmNAC20* 可以通过激活 DREB/CBF-COR 途径的调控胁迫耐受性,其在转基因拟南芥中的表达增强了对盐和寒胁迫的耐受性;然而, *GmNAC11* 则可能通过调节 DREB1A 和其它与胁迫有关的基因提高转基因拟南芥的耐盐性^[19]。

2.3 NAC 转录因子对植物其它胁迫相关抗性的研究

除了水分胁迫、盐碱胁迫,还有许多其它非生物胁迫,如低温、高温、强光、刻伤等。试验研究表明,热胁迫下过表达拟南芥 *ANAC042/JUB1* 基因的植物可以增强耐受性延长寿命,而其基因敲除植株则相反;进一步研究还发现,过表达拟南芥 *JUB1* 基因也可增强拟南芥对中度高温的耐受性^[20]。另外,拟南芥 NAC 转录因子 *NAC019* 的最新研究也表明, *RCF2* 转录因子与 *NAC019* 转录因子相互作用,使 *NAC019* 蛋白脱磷酸化,与编码热胁迫转录因子 *HSFA1b*、*HSFA6b*、*HSFA7a* 和 *HSFC1* 的基因启动子结合,从而增强植物对热胁迫的抗性,所以过表达拟南芥 *RCF2* 基因和 *NAC019* 基因均可以提高植物对高温的抗性^[21]。对拟南芥中分离出来 *ANAC078* 基因进行试验表明:在强光($1\ 200\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 30°C)诱导下过表达拟南芥与野生型相比有 166 个基因表达上调,其中调控类黄酮生物合成相关的某些基因的转录水平和花青素的含量均显著增加^[22]。拟南芥 *NAC078* 转录因子的进一步研究表明,尽管在高光下 26S 蛋白酶的活性都降低,但其在 *NAC078* 基因过表达的拟南芥植株中的活性仍然高于野生型植株和 *NAC078*

基因敲除植株,并增强过表达拟南芥对高光的抗性。结果显示,拟南芥 *NAC078* 基因参与 20S 和 26S 蛋白酶的调节,并且 *ANAC078* 基因过表达可以提高植物对高光的耐受性^[23]。

3 NAC 转录因子对植物非生物胁迫相关抗性的调控机理

随着对 NAC 转录因子生物功能的不断研究与发现,其调控下游基因表达的调控网络和机理也越发引起人们的思考与研究。转录因子参与植物的逆境胁迫应答是一个复杂而有序的过程,植物感应到逆境胁迫后会发生一系列的生理生化变化,而转录因子调控植物抗性的有 2 条途径。

一方面,转录因子直接与靶基因相结合。一般认为, NAC 转录因子可以通过形成同源或异源二聚体形式,与其调控的下游基因启动子的顺式作用元件结合而直接调控靶基因的表达。不少研究表明,胁迫抗性相关的基因发生变化多有相似的过程,即,其启动子中都含有相关的顺式作用元件,胁迫时,该顺式作用元件结合到转录因子 N 端独特的 DNA 结合域的 DNA 结合位点上,从而接受转录因子的调控, C 端的转录激活域与靶基因作用,促进或抑制靶基因的表达,增强或极少数减弱植物对逆境胁迫的抗性。例如,有研究表明水稻转录因子 *OsNAC5* 和 *OsNAC6* 作为转录激活因子,通过上调如 *OsLEA3* 胁迫诱导的水稻基因的表达增强逆境耐性^[24]。除此以外,转录因子与编码调节蛋白的基因相结合,比如在信号传导途径中起调节作用的蛋白质或者调节其它下游基因表达的转录因子的基因,进而编码调节蛋白并发生作用。转录因子 *JUB1* 的研究发现,其一个结合位点包含一个 RRYGCCGT 核心序列,而该序列存在于 *DREB2A* 的启动子, *DREB2A* 基因编码调节蛋白 *DREB2A* 转录因子,在非生物胁迫应答中起重要作用^[25]。虽然目前还没有完全明确 NAC 蛋白与 DNA 的互作机制,但已经有很多研究分离并验证了 NAC 蛋白结合的特异 DNA 序列被分离。拟南芥 *ANAC019*、*ANAC09* 以及小麦 *TaNAC* 可能具有共同的 DNA 结合序列-CGT[G/A]。而月季 *RhNAC3* 的 DNA 结合位点可能为 GTGC,也表明并不是所有的 NAC 转录因子都具有相同的 DNA 结合位点^[8]。

另一方面,转录因子与特殊的蛋白结合,激活或者抑制某些蛋白的作用,从而改变植物的抗性。*NTL6* 就是此类 NAC 转录因子。*NTL6* 转录因子是以膜质结合形式存在于拟南芥中的休眠蛋白,非生物胁迫和 ABA 诱导可以解除 *NTL6* 的休眠,脱离质膜并进入细胞核发挥作用。*NTL6* 转录因子直接参与 *SnRK2.8* 介导的信号传导,引发抗旱应答。*SnRK2.8* 使 *NTL6* 磷酸化,并参加干旱胁迫响应。过表达 *NTL6* 或者其活性形式

6 Δ C (35S;NTL6 和 35S;6 Δ C)的植株表现出增强对干旱条件的抗性^[26]。

4 问题与展望

NAC 转录因子作为高等植物特有庞大的转录因子家族,对植物响应非生物胁迫有着至关重要的作用,随着科学研究的进一步深入,近几年对 NAC 转录因子的研究也越来越多,但是主要集中在对模式植物拟南芥和水稻的研究,近些年也有关于杨树、葡萄、甘菊、小麦等的 NAC 家族成员研究的报道,但都是基础研究,还有待于对多种园林植物和农作物 NAC 转录因子的深入研究。另一方面,NAC 转录因子的研究多集中在分离鉴定和表达分析方面,而对其调控机制的研究还很少。虽然也有少数研究发现了不同植物中 NAC 转录因子具体调控哪些下游基因,或受哪些上游基因的调控,但其与 DNA 启动子中的顺式作用元件的结合方式和具体的调控网络尚不清楚。NAC 转录因子对增强植物抗性有着重要作用,研究其发挥作用的机理对更好的应用 NAC 转录因子来提高植物各方面的抗性意义重大,有待更多的科学研究来探索并进一步深入的了解 NAC 转录因子这个庞大的转录因子家族。现在的试验条件愈发完善,分子生物学技术也越来越发达,相信 NAC 转录因子的研究会有很大进展。

参考文献

- [1] AIDA M,ISHIDA T,FUNKAKI 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.
- [2] SOUER E,HOUWELINGGEN 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.
- [3] NERUZZAMAN M,MANIMEKALAI R,SHARONI A M,et al. Genome-wide analysis of NAC transcription factor family in rice[J]. Gene,2010,465:30-44.
- [4] 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 Res,2011,18:263-276.
- [5] RUSHTON P J,BOKOWIEC M T,HAN S,et al. Tobacco transcription factors: novel insights into transcriptional regulation in the Solanaceae[J]. Plant Physiol,2008,147:280-295.
- [6] HU R,QI G,KONG Y,et al. Comprehensive analysis of NAC domain transcription factor gene family in *Populus trichocarpa* [J]. BMC Plant Biol,2010,10:145.
- [7] 李小兰,胡玉鑫,杨星,等. 非生物胁迫相关 NAC 转录因子的结构及功能[J]. 植物生理学报,2013,49(10):1009-1017.
- [8] JIANG G M,JIANGX Q,LYU P T,et al. The rose (*Rosa hybrida*) NAC transcription factor 3 gene, *RhNAC3*, involved in ABA signaling pathway both in rose and *Arabidopsis* [J]. PLOS ONE, 2014, 9 (10): e109415.
- [9] MA J,WANG F,LI M Y,et al. Genome wide analysis of the NAC transcription factor family in Chinese cabbage to elucidate responses to temperature stress[J]. Scientia Horticulturae,2014,165:82-90.
- [10] 邢国芳,张雁明,张魏斌,等. 植物 NAC 转录因子的研究进展[J]. 山西农业科学,2014,40(4):409-411,423.
- [11] 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(6):239-247.
- [12] NAKASHIMA K,TAKASAKI H,MIZOI J,et al. NAC transcription factors in plant abiotic stress responses[J]. Biochimica Biophys Acta,2012,1819:97-103.
- [13] ZHANG X,CHEN B,LU G J,et al. Overexpression of a NAC transcription factor enhances rice drought and salt tolerance[J]. Biochem Biophys Res Commun,2009,379:985-989.
- [14] 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 Physiol,2010,153:185-197.
- [15] TANG Y,LIU M,GAO S,et al. Molecular characterization of novel TaNAC genes in wheat and overexpression of *TaNAC2a* confers drought tolerance in tobacco[J]. Physiol Plant,2012,144:210-224.
- [16] BALAZADEH S,SIDDIQUI H,ALLU A D,et al. A gene regulatory network controlled by the NAC transcription factor *ANAC092/AtNAC2/ORE1* during salt-promoted senescence[J]. Plant J,2010,62:250-264.
- [17] YOKOTANI N,ICHIKAWA T,KONDOU Y,et al. Tolerance to various environmental stresses conferred by the salt-responsive rice gene *ONAC063* in transgenic *Arabidopsis* [J]. Planta,2009,229(5):1065-1075.
- [18] WANG J Y,WANG J P,YUAN H. A *Populus euphratica* NAC protein regulating Na^+/K^+ Homeostasis improves salt tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. Gene,2013,521:265-273.
- [19] HAO Y J,WEI W,SONG Q X,et al. Soybean NAC transcription factors promote abiotic stress tolerance and lateral root formation in transgenic plants[J]. The Plant Journal,2011,68:302-313.
- [20] SHAHNEJAT-BUSHEHRI S,MUELLER-ROEBER B,BALAZADEH S. Arabidopsis NAC transcription factor JUNGBRUNNEN1 affects thermomemory-associated genes and enhances heat stress tolerance in primed and unprimed conditions[J]. Plant Signal Behav,2012,7:1518-1521.
- [21] GUAN Q M,YUE X L,ZENG H T,et al. The protein phosphatase RCF2 and its interacting partner NAC019 are critical for heat stress-responsive gene regulation and thermotolerance in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell,2014,26(1):438-453.
- [22] MORISHITA T,KOJIMA Y,MARUTA T,et al. Arabidopsis NAC transcription factor, *ANAC078*, regulates flavonoid biosynthesis under high-light[J]. Plant Cell Physiol,2009,50(12):2210-2222.
- [23] YABUTA Y,OSADA R,MORISHITA T,et al. Involvement of *Arabidopsis* NAC transcription factor in the regulation of 20S and 26S proteasomes [J]. Plant Science,2009,181:421-427.
- [24] 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]. Mol Genet Genomics,2009,284:173-183.
- [25] WU A H,ALLU D,GARAPATI P,et al. JUNGBRUNNEN1, a reactive oxygen species-responsive NAC transcription factor, regulates longevity in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell,2012,24:482-506.
- [26] KIM M J,PARK M J,SEO P J,et al. Controlled nuclear import of the transcription factor *NTL6* reveals a cytoplasmic role of *SnRK2.8* in the drought-stress response[J]. Biochem J,2012,448:353-363.

秸秆 5F 生态高值化利用技术途径研究

肖体琼^{1,2}, 何春霞¹, 陈永生², 朱德文², 崔思远²

(1. 南京农业大学 工学院, 江苏 南京 210031; 2. 农业部南京农业机械化研究所, 江苏 南京 210014)

摘 要:生态高值农业是现代农业可持续发展的方向,推动秸秆 5F 综合利用对于节约资源和保护环境至关重要。现介绍了生态文明建设背景下我国秸秆资源及综合利用现状,研究了秸秆 5F 综合利用途径和技术特点,分析了典型区域秸秆综合利用发展目标及重点,提出了促进我国秸秆综合利用的对策及建议,对于提高秸秆利用效率和优化技术模式具有借鉴意义。

关键词:秸秆;综合利用;生态高值农业;模式

中图分类号:S 216;F 303.4 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2015)23-0210-03

我国作为发展中的农业大国,是世界上粮食产量最大、秸秆资源最多的国家。近年来,我国秸秆综合利用取得明显成效,由于受技术、资金、观念等各方面因素的制约,秸秆综合利用效率相对较低,废弃秸秆已成为我国重要的面源污染源,全国各地秸秆焚烧屡禁不止,造成了农业资源的浪费和生态环境的破坏。在生态文明建设背景下,发展生态高值农业是适应时代发展的趋势,更是发展循环经济和建设美丽中国的要求,大力发展秸秆生态高值化利用对于节约农业资源和保护生态环境具有十分重要的意义。

1 生态高值农业内涵

党的十五大报告明确提出了实施可持续发展战略,

第一作者简介:肖体琼(1974-),女,博士,副研究员,研究方向为农机化工程。E-mail:xiaotiqiong@163.com.

基金项目:江苏省科技支撑计划(社会发展)资助项目(BE2012775)。

收稿日期:2015-08-04

党的十六大以来又提出了建设生态文明等新的发展理念和战略举措,党的十七大报告将生态文明这一理念写入行动纲领,党的十八大报告则首次把“美丽中国”作为生态文明建设的宏伟目标,将生态文明建设摆在总体布局的高度来论述。生态文明作为社会文明的重要方面,为可持续发展提供了新的理念,环保、资源节约、循环经济等概念被纳入其中,并上升为我国的基本国策。生态农业是指在环境与经济协调发展思想的指导下,按照农业生态系统内物种共生、物质循环、能量多层次利用的生态学原理,因地制宜地利用现代科学技术与传统农业技术充分发挥地区资源优势,依据经济发展水平及整体、协调、循环、再生原则,运用系统工程方法,全面规划,合理组织农业生产,实现农业高产优质高效持续发展,达到生态和经济 2 个系统的良性循环和 3 个效益的统一^[1]。生态高值农业是集约化经营与生态化生产有机结合的现代农业,以提高农业市场竞争力和可持续发展能力为核心,具有高投入、高产出、高效益与可持续发展

The Function of NAC Transcription Factors in Abiotic Stress-Related Resistance in Plant

CAI Yingjie, ZHANG Yu, LIU Yu, TIAN Zhongping, ZHOU Yunwei

(College of Landscape Architecture, Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang 150040)

Abstract: NAC transcription factors were plant-specific transcription factors found in the last decades. Because of its unique N-terminal DNA-binding domain and C-terminal transcriptional activation domain, it plays an important role in plant responses to abiotic stress, and leads to a series of physiological and biochemical changes in plants, then enhanced the resistance to abiotic stress. Transcriptional regulation of gene expression is a key for plant adaptation to the environment and to withstand adversity. In this article, research progress from the following aspects were summarized: the structural characteristics and classification of NAC transcription factor, the function of NAC transcription factors in abiotic stress-related resistance in plant, the regulation mechanism, etc. Then it raised the problems and the future trends.

Keywords: NAC; abiotic stress; resistance; regulation mechanism