

# NAC 转录因子在植物花发育中的作用

王佳丽<sup>1,2#</sup>, 王鹤冰<sup>3#</sup>, 杨慧勤<sup>1,2</sup>, 胡若琳<sup>1,2</sup>, 魏大勇<sup>1,2</sup>, 汤青林<sup>1,2</sup>, 王志敏<sup>1,2</sup>

- 1 西南大学 园艺园林学院, 重庆 400715
- 2 重庆市蔬菜学重点实验室, 重庆 400715
- 3 重庆市农业科学院蔬菜花卉研究所, 重庆 400055

王佳丽, 王鹤冰, 杨慧勤, 胡若琳, 魏大勇, 汤青林, 王志敏. NAC 转录因子在植物花发育中的作用. 生物工程学报, 2022, 38(8): 2687-2699.

WANG JL, WANG HB, YANG HQ, HU RL, WEI DY, TANG QL, WANG ZM. The role of NAC transcription factors in flower development in plants. Chin J Biotech, 2022, 38(8): 2687-2699.

**摘 要:** 转录因子 (transcription factor, TF) 是一类能够与特定部位结合, 调控目的基因特定表达的具有特殊结构的蛋白质分子。NAC (NAM、ATAF1/2、CUC1/2) 转录因子作为植物特有的一类转录因子家族, 由保守的 N 端结构域和高度可变的 C 端转录激活域组成, 参与植物生长发育、生物及非生物胁迫等反应过程, 在植物花的发育过程中具有重要的调控作用。本文就 NAC 转录因子的发现、结构及其对花药发育、其他花器官发育、开花时间的调控作用等方面进行总结, 以期为解析 NAC 转录因子在植物花发育中的调控机制以及完善调控网络提供理论依据。

**关键词:** NAC 转录因子; 开花时间; 花器官发育; 激素途径; 调控机制

**Received:** December 26, 2021; **Accepted:** March 7, 2022; **Published online:** March 9, 2022

**Supported by:** Chongqing Special Key Project of Technology Innovation and Application Development (cstc2019jscx-gksbX0149); Chongqing Foundation Research and Frontier Exploration Project (cstc2019jcyj-msxmX0448)

<sup>#</sup>These authors contributed equally to this study

**Corresponding author:** WANG Zhimin. E-mail: minzniwang\_555@163.com

**基金项目:** 重庆市技术创新与应用发展专项重点项目 (cstc2019jscx-gksbX0149); 重庆市基础研究与前沿探索专项面上项目 (cstc2019jcyj-msxmX0448)

# The role of NAC transcription factors in flower development in plants

WANG Jiali<sup>1,2#</sup>, WANG Hebing<sup>3#</sup>, YANG Huiqin<sup>1,2</sup>, HU Ruolin<sup>1,2</sup>, WEI Dayong<sup>1,2</sup>, TANG Qinglin<sup>1,2</sup>, WANG Zhimin<sup>1,2</sup>

1 College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400715, China

2 Chongqing Key Laboratory of Olericulture, Chongqing 400715, China

3 The Institute of Vegetables and Flowers, Chongqing Academy of Agricultural Sciences, Chongqing 400055, China

**Abstract:** Transcription factors, the proteins with special structures, can bind to specific sites and regulate specific expression of target genes. NAC (NAM, ATAF1/2, CUC1/2) transcription factors, unique to plants, are composed of a conserved N-terminal domain and a highly variable C-terminal transcriptional activation domain. NAC transcription factors are involved in plant growth and development, responses to biotic and abiotic stresses and other processes, playing a regulatory role in flower development. In this paper, we reviewed the studies about NAC transcription factors in terms of discovery, structure, and regulatory roles in anther development, other floral organ development and flowering time. This review will provide a theoretical basis for deciphering the regulatory mechanism and improving the regulatory network of NAC transcription factors in flower development.

**Keywords:** NAC transcription factor; flowering time; floral organ development; hormone pathways; regulatory mechanism

转录因子 (transcription factor, TF) 是一类可与目的基因 5'端上游的特定序列特异性结合的蛋白质分子, 能使靶基因在特定的时间和空间以特定的强度进行表达<sup>[1]</sup>。植物转录因子包括 NAC (NAM, ATAF1/2, CUC1/2)、AP2 (APETALA2)/ERF (ethylene response factor)、bHLH (basic-helix-loop-helix)、ARF (auxin responsive factor) 和 WRKY 等<sup>[2-6]</sup>。其中 NAC 转录因子家族是植物中最大的转录因子家族之一, 是由大型基因家族编码的一种植物特异性蛋白质, 在植物的生长、侧根形成、叶片衰老、果实成熟和软化以及对干旱、低温等非生物胁迫的响应方面发挥着重要作用<sup>[6-12]</sup>, 特别是在花的发育过程中也有重要的调控作用。随着对 NAC 转录因子作用的不断发掘, 关于它们在花发育过程中的调控

作用也越来越受到科学家们的关注。本文就 NAC 转录因子家族调控植物花发育的相关研究内容进行总结, 期望为深入研究转录因子家族在植物花发育中的分子调控机制提供理论依据。

## 1 NAC 转录因子的发现

NAC 转录因子的名称由 *no apical meristem* (NAM) 基因、*ATAF1/2* 基因以及 *cup-shaped cotyledon* (CUC2) 基因的首字母组成。1996 年, Souer 等从矮牵牛中克隆出了 NAM 基因, 即第 1 个被发现的 NAC 转录因子家族成员<sup>[13]</sup>。随后陆续从杨树<sup>[7]</sup>、水稻<sup>[8]</sup>、甜瓜<sup>[9]</sup>和番茄<sup>[10]</sup>等多种植物中鉴定出 NAC 家族成员, 其中大多为 NAM 和 ATAF 亚家族成员。

随着对 NAC 基因研究的深入, 它的功能也

不断被发现,如影响植物生长、侧根形成、叶片衰老和果实成熟软化等。例如杨树的 *PopNAC122* 可通过减少细胞大小和数量来降低植株高度<sup>[7]</sup>。研究者通过农杆菌转化法将大豆的 *GmNAC20* 转入水稻中,发现 *GmNAC20* 的过表达诱导了水稻侧根的形成<sup>[8]</sup>。Cao 等发现 *CmNAC60* 影响甜瓜叶片的衰老过程<sup>[9]</sup>。Kou 等利用病毒诱导的基因沉默 (virus induced gene silencing, VIGS) 技术研究了 SNAC4 和 SNAC9 转录因子在果实成熟过程中的功能,发现 SNAC4 促进果实成熟软化,而 SNAC9 抑制果实成熟<sup>[10]</sup>。此外,NAC 转录因子还对干旱、低温等非生物胁迫起着重要的调控作用,如拟南芥中 *NAC* 基因 *AtATAF1* 的过量表达增强了对干旱胁迫的耐受性<sup>[11]</sup>;在低温胁迫下,*CaNAC035* 基因沉默的辣椒幼苗与野生型幼苗相比,耐寒能力降低<sup>[12]</sup>。

## 2 NAC 转录因子的结构

典型的 NAC 蛋白包含了一个保守的 NAC 结构域和一个高度可变的转录激活区域 (transcriptional activation region, TAR),其结构如图 1 所示<sup>[14]</sup>。NAC 结构域通常位于 N 端,共分为 5 个亚结构域 (A-E),亚结构域 A 在各个物种之间高度保守,推测与 NAC 蛋白形成二聚体相关<sup>[15]</sup>;而亚结构域 B 和 E 变化多样,使 NAC 蛋白具有了不同的功能<sup>[16]</sup>;亚结构域 C 和 D 具有高度保守性,并且含有核定位信号,推

测可能与 DNA 的结合有关;研究表明,亚结构域 E 可以参与调控植物不同的生长发育阶段,并且和亚结构域 D 一起与 DNA 结合<sup>[17]</sup>。

NAC 蛋白的 C 端结构高度可变,一些简单氨基酸如苏氨酸 (Thr)、丝氨酸 (Ser)、脯氨酸 (Pro) 等或者酸性氨基酸残基会频繁重复,这种重复现象往往在 NAC 同一亚家族中保守,但在不同的亚家族之间却存在显著差异。NAC 转录因子 NAC with transmembrane motif 1 (NTM1) 又被称为 NTM1-like (NTL) 蛋白,在其 C 端含有一段跨膜区 (transmembrane motif, TM),Kim 等的研究表明了这种特殊的 NAC 蛋白必须从细胞膜上被释放并且转运到细胞核中才能发挥其调控功能<sup>[18-19]</sup>。

此外,还存在一些非典型的 NAC 蛋白,有些 NAC 转录因子只有一个保守的 NAC 结构域,缺少转录激活区域;有些 NAC 蛋白含有两个 NAC 结构域;而有的 NAC 蛋白结构域在 C 端,转录调控区在 N 端,中间为一个保守的锌指结构。NAC 转录因子结构的多样性决定了 NAC 蛋白功能的多样性。因此,NAC 转录因子几乎在植物生长发育的每个阶段和各种非生物胁迫中都发挥着重要作用。

研究发现,拟南芥 *AtNAC019* 的 NAC 结构域是以数十个螺旋基序组成的螺旋状结构,并与  $\beta$ -折叠形成一种未知结构;Ernst 等还发现 NAC 结构域可以通过盐桥等相互作用,产生可

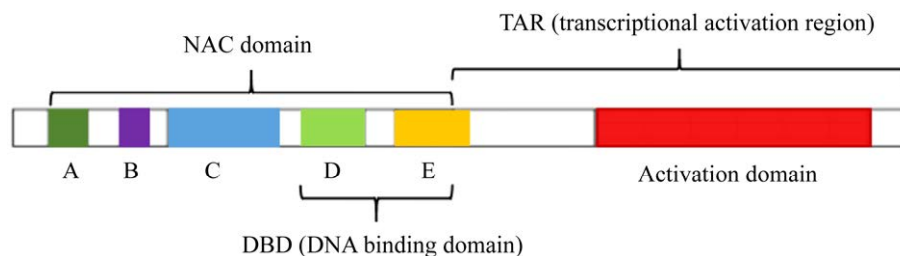


图 1 NAC 蛋白的基本结构<sup>[14]</sup>

Figure 1 Basic structure of NAC protein<sup>[14]</sup>.

以在一侧富集正电荷的蛋白二聚体,这或许是它们结合 DNA 的基本形式<sup>[15]</sup>。这一发现为在分子水平上理解 NAC 蛋白的功能提供了依据。

### 3 NAC 转录因子对花发育的影响

花作为植物的生殖器官,其典型结构由花瓣、萼片、雌蕊和雄蕊四部分组成。花的发育过程通常包括成花诱导、花的发端和花器官发育 3 个阶段。成花诱导是植物形成花序分生组织的过程;花的发端即分化为花器官原基的过程;花器官发育就是各个花器官成熟的过程<sup>[20]</sup>。NAC 转录因子在花器官的各个部分以及花发育过程的不同阶段均发挥着重要的调控作用。

#### 3.1 调控花药发育

花药是雄蕊的重要组成部分,是花粉发育的场所。花粉成熟后需要通过花药开裂释放散播,进而完成授粉受精过程。花药的发育过程复杂,Sanders 等根据花药不同形态、组织和细胞特征将拟南芥花药的发育过程从花原基的形成、四分体的形成、花粉粒发育完成到花药开裂释放成熟花粉粒分为 14 个时期<sup>[21]</sup>。NAC 转录因子在花药发育的一些阶段也发挥了重要的调控作用。

##### 3.1.1 调控花粉发育

花粉是植物的雄配子体,在花粉形成过程中,小孢子母细胞的分化、绒毡层与胼胝质的正常发育、花粉壁的形成等各个步骤都会受到转录因子的调节<sup>[22]</sup>。

目前已发现,敲除绒毡层功能异常因子 1 (dysfunctional tapetum1, DYT1)、败育小孢子 (aborted microspores, AMS)、雄性不育因子 1 (male sterility1, MS1) 等转录因子的突变体表现出绒毡层或花粉壁发育缺陷。李捷等<sup>[23]</sup>发现,与野生型相比,ANAC092 过表达转基因拟南芥株系的花粉粒数明显减少,但花粉粒长度增加;

实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 分析表明,过表达植株中 *SPL*、*EMS1*、*DYT1*、*AMS* 等与花粉发育相关基因的表达量增加;进一步研究还表明,ANAC092 可能位于 *AMS* 下游,在花粉发育过程中发挥重要作用,但二者是否存在直接的上下游调控关系,还有待进一步探索。Zhang 等发现,拟南芥的 *AtMYB103* 受次生细胞壁增厚促进因子 1 (NAC secondary wall thickening promoting factor 1, NST1)、次生细胞壁增厚促进因子 2 (NAC secondary wall thickening promoting factor 2, NST2) 的直接调控,通过调控花药次生壁的合成过程进而影响花粉发育<sup>[24]</sup>。虽然关于 ANAC092、NST1 和 NST2 等 NAC 转录因子在花粉发育中的调控作用已有一些了解,但其多数靶基因还未完全确定,并且与 *DYT1*、*AMS* 和 *MS1* 之间的调控关系也需要进一步验证。

##### 3.1.2 调控绒毡层发育

绒毡层是直接连接花粉母细胞 (PMC) 的最内层花药壁,其主要功能是为花粉发育提供充足的营养物质<sup>[25]</sup>。绒毡层适当的程序性细胞死亡 (programmed cell death, PCD) 导致了花药壁层及时降解,对于有功能花粉粒的发育具有重要意义。若绒毡层发育异常,则会导致花粉败育,造成不育。

研究发现 *NAC* 基因 *Atlg61110* 位于 *MS1* 下游,与 *AtMYB99* 一起参与调节花粉壁的生物合成;*ms1* 突变体的绒毡层细胞出现空泡化,PCD 发生延迟,导致拟南芥雄性不育<sup>[26-27]</sup>。上游转录因子 *DYT1*、绒毡层发育和功能缺陷因子 1 (defective in tapetal development and function 1, TDF1) 和 *AMS* 等也被发现与 *NAC* 基因一同参与拟南芥绒毡层降解,从而调控花粉壁的形成<sup>[28]</sup>。此外,在 Alvarado 等<sup>[29]</sup>的研究中,通过转录图谱确定了一个 *NAC* 基因 *TAPNAC*,该基因在拟南芥绒毡层中特异表达。

为了确定具有绒毡层特异性表达的顺式调控序列,他们对 *TAPNAC* 启动子进行研究,发现 *TAPNAC* 启动子和其他绒毡层表达启动子一样具有保守的 TCGTGT 基序,并且此基序仅在 *TAPNAC* 启动子近端区域的背景下才能增强转基因拟南芥花药中 GUS 的表达,认为 *TAPNAC* 通过与 DYT1、TDF1、AMS、MS1 转录因子相互作用来调节绒毡层发育,进而调控花粉壁的形成。

### 3.1.3 调控花药开裂

花药的适时开裂是保证植物正常授粉受精的关键。花药开裂的主要过程包括内皮层细胞壁上纤维带的形成、隔膜细胞退化使药室由 4 室变为 2 室,最后花药气孔破裂并释放花粉粒<sup>[30]</sup>。花药壁由 4 个细胞层组成,即表皮、药室内壁、中间层和绒毡层。药室内壁发育与花粉成熟、花药绒毡层和中间细胞层的退化相协调。与次生壁合成相关的 NAC 转录因子,研究者依次命名为 VND1-7 (vascular-related NAC domain 1-7)<sup>[31]</sup>,其中 VND1-5 正向调控纤维细胞次生壁的沉积<sup>[32]</sup>,而 VND6 和 VND7 是调控木质部导管形成的核心开关。在拟南芥中过表达 *VND6* 可促进次生木质部加厚,而 *VND7* 的过表达则导致原生木质部的增厚<sup>[31]</sup>。

药室内壁对于花药发生开裂所需的力至关重要<sup>[33]</sup>。内壁细胞层的膨胀和表皮层细胞的干燥致使花药壁缩回,气孔完全打开<sup>[34]</sup>。在开裂过程中,木质素在花药内皮层中的积累使得次级细胞壁增厚。随后,隔膜和气孔溶解,完成花药的开裂<sup>[35-36]</sup>。NST1、NST2 在调节花药内壁次生壁增厚中起冗余作用<sup>[37]</sup>。*nst1/nst2* 双突变体在拟南芥花药开裂中存在缺陷,表现出花药不开裂。MYB26 是拟南芥次生壁生物合成的重要调控因子,作为花药内壁次生壁形成的初始开关,可通过直接调节 NST1 和 NST2 对次

级增厚起作用<sup>[38-39]</sup>。研究还发现,NST1 和 NST2 作为 MYB103 的直接转录靶点,在调节拟南芥次生壁生物合成中起重要作用<sup>[40]</sup>。此外,NST1 还可通过与 *MYB46* 和 *MYB83* 启动子结合激活 MYB46 和 MYB83 的表达,从而促进次生壁生长,影响花药开裂<sup>[41-42]</sup>。赵淑清等对 *ROOT UV-B SENSITIVE4 (RUS4)* 基因沉默拟南芥突变体 (*RUS4-amiRNA*) 株系的花药不同发育阶段进行 qRT-PCR 分析发现,在花药内皮层木质化发生之前,*NST1* 和 *NST2* 基因的表达量显著减少,表明 *RUS4* 基因可能通过间接激活转录因子 NST1 和 NST2 的表达影响药室内壁次生壁的合成过程<sup>[43]</sup>。拟南芥 *arf17* 突变体表现花药不开裂,而 *NST1* 在 *arf17* 中表达下调,推测 NST1 参与 ARF17 调控拟南芥花药开裂的过程<sup>[44]</sup>。Wang 等发现 MYB26 和 WRKY12 作用于 NST1 和 NST2 的上游,可抑制它们的表达<sup>[45]</sup>。Zhang 等研究还发现,转录因子 MYC2、MYC4 可以在蓝光下直接与 *NST1* 启动子结合,激活 NST1 导向的转录网络<sup>[46]</sup>。但如何激活这一调控网络仍需进一步探索 (图 2)。

Xylem NAC Domain1 (XND1) 是 1 个 NAC 结构域转录因子,Zhang 等研究发现,在拟南芥的花序生长过程中,XND1 的表达模式与 NST1 相似,在纤维细胞中 XND1 的上调可抑制次生细胞壁的形成,而在调控拟南芥次生细胞壁形成过程中 NST1 的活性又受 XND1 的调控<sup>[47]</sup>。但 XND1 是否也可以通过与 MYB 启动子结合参与调控花药开裂还不清楚。

NST3 又称为 secondary wall-associated NAC domain1 (SND1),是可以双向调控次生壁形成的 NAC 转录因子。Zhong 等认为,SND1 在拟南芥的茎维管束间纤维细胞和木质纤维细胞中特异表达,通过抑制 SND1 导致纤维细胞次生壁增厚显著下降<sup>[48]</sup>。进一步研究表明,*NST3/SND1*

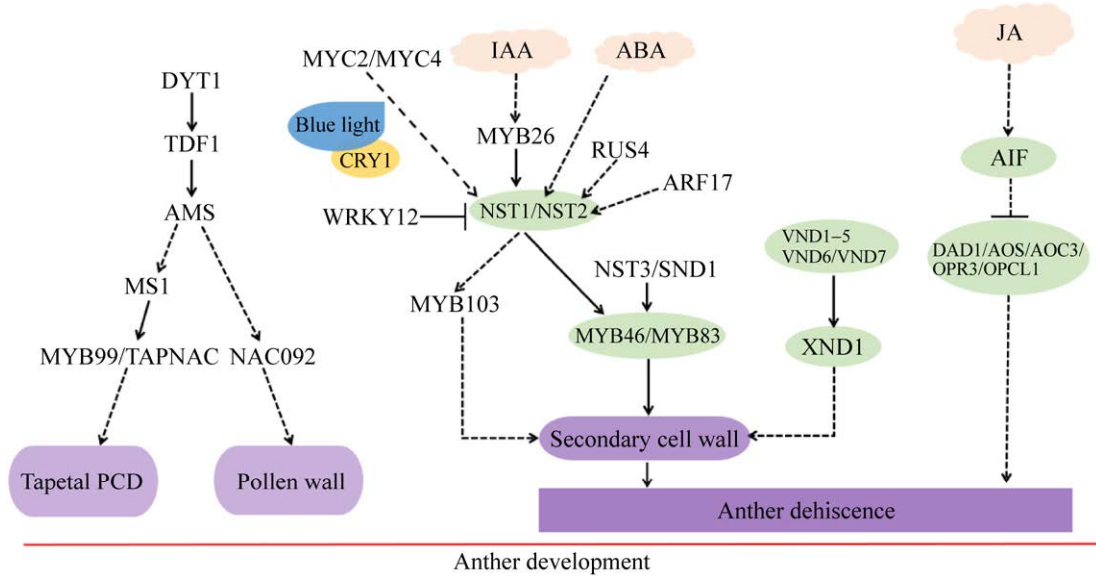


图2 NAC转录因子调控花药发育示意图 “→”表示直接促进;“--->”表示间接调控;“—|”表示直接抑制;“-----|”表示间接抑制

Figure 2 Schematic diagram of NAC transcription factors regulating anther development. “→” indicate direct promotion of regulation; “--->” indicate indirect regulation; “—|” indicate direct inhibitory effect; “-----|” indicate indirect inhibitory effect.

是 *NST1* 的同源基因, *NST3/SND1* 和 *NST1* 在促进植物细胞次生壁增厚方面功能冗余<sup>[49]</sup>。 *AtMYB46* 和 *AtMYB83* 也是 *SND1* 的直接靶基因, 是调控拟南芥次生壁形成的节点基因<sup>[41,50-52]</sup> (图2)。然而, 关于 NAC 转录因子对次生壁增厚方面的研究多集中于模式植物拟南芥, 在其他物种中 NAC 转录因子对于次生壁增厚是否具有同样的促进作用, 在调控花药开裂中的调控模式是否相同, 都有待进一步研究。

### 3.1.4 参与激素调控花药的发育

植物激素作为花发育最重要的内源信号参与者, 在成花进程中扮演着重要的角色<sup>[53]</sup>。茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 及茉莉酸甲酯 (methyl jasmonate, MeJA) 是广泛存在于植物中的生长调节物质, 在调控花丝伸长、花药开裂和花粉发育等方面发挥重要作用<sup>[54]</sup>。研究发现, 参与茉莉酸生物合成的基因 *DADI*<sup>[55]</sup>、*AOS*<sup>[56]</sup>、

(*DDE1*)/*OPR3*<sup>[57]</sup>、*Coil*<sup>[58]</sup> 等的突变会导致花药开裂失败或延迟, 并可能导致雄性不育, 这些研究表明 JA 对花药开裂具有重要的调控作用。拟南芥花药不开裂因子 (*anther indehiscence factor*, *AIF*) 是一个 *NAC-like* 基因, 在 Shih 等<sup>[59]</sup> 的试验中, *AIF* 突变体表现出花药不开裂, 表明 *AIF* 是一种抑制因子, 但外施茉莉酸可使 *AIF* 突变体的花药开裂; 进一步研究发现, *AIF* 是通过融合 VP16-AD 重组蛋白来促进花药开裂, 并上调参与茉莉酸合成基因 *DADI*/*AOS*/*AOC3*/*OPR3*/*OPCL1* 的表达, 而 *DADI*/*AOS*/*AOC3*/*OPR3*/*OPCL1* 的下调导致了花药开裂缺陷。此外, 抑制 *AIF* 可导致与 *AIF-C+VP16* 突变体花相似的突变表型, 表现为花药不开裂。因此认为 *AIF* 可能通过抑制茉莉酸生物合成基因的表达来调控拟南芥花药的开裂。NAC 转录因子家族其他成员是否也参与茉莉酸信号转导途径调控花药

的开裂目前还不清楚。

调控赤霉素生物合成和信号转导的基因 *GA20ox1*、*GA3ox2*、*GA20ox*、*GA3ox* 和 *SLR* 等在植物的胚、叶原基、幼叶、伸长节间、轴等快速生长区域都有表达,并且在生殖分生组织、雄蕊原基和发育中的花药有特异表达。Kaneko 等研究发现,在水稻幼苗发育过程中, *OsNAC2* 在萌发种子中的表达模式与 *GA20ox1* 和 *GA3ox2* 相同,在穗轴的花序和节间中有较强的 GUS 活性<sup>[60]</sup>,表明 *OsNAC2* 参与花分生组织和花药的发育。Chen 等研究也发现, *OsNAC2* 可以在花分生组织和花药发育过程中表达,与 *GA20ox*、*GA3ox* 和 *SLR* 的表达模式相似。可见, *OsNAC2* 的表达模式与 GA 生物合成和信号传导基因相似,说明 *OsNAC2* 可能在 GA 通路中发挥重要作用<sup>[61]</sup>。那么 NAC 转录因子是如何通过调节 GA 生物合成基因来影响花药的发育,还有待深入研究。

生长素在花药开裂中也起着重要的作用。Cecchetti 等<sup>[36]</sup>研究发现,在拟南芥花药开裂前生长素 IAA 含量达到峰值,而在内膜发生木质化时 IAA 含量降低。生长素可以通过抑制内壁木质化所必需的 MYB26 的表达使内壁木质化受到抑制,从而负调控拟南芥花药开裂的时间。而 NST1 和 NST2 作为 MYB26 的下游,能否通过生长素信号转导途径来调控花药开裂还不明确。

此外, NAC 转录因子可通过脱落酸途径来影响次生壁的形成。Liu 等研究发现,脱落酸通过磷酸化 NST1 调控拟南芥次生细胞壁的形成和木质素的沉积<sup>[62]</sup>。但 NAC 转录因子是否通过脱落酸途径进而影响花药开裂还未可知。

从以上分析可以看出(图 2), NST1 和 NST2 作为影响花药发育的关键因子,在花药发育阶段它们可通过促进花药内皮层次生壁的生长调控花药开裂,成为影响花药发育的关键因

素。在花粉壁发育时期, ANAC092 可能位于 AMS 下游,在花粉壁发育过程中起着重要作用; *TAPNAC* 启动子和 MYB99 共同参与调节绒毡层细胞的程序性死亡,进而影响花药发育。此外, NAC 转录因子还可通过茉莉酸、脱落酸和生长素等激素途径参与花药的发育。花药的发育过程复杂精密,受到众多基因的调控,但 NAC 转录因子家族在花药发育中的调控机制和调控网络还不明晰。

### 3.2 对其他花器官发育的影响

CUC1 和 CUC2 是 NAC 家族参与花器官发育的重要转录因子,调控作用如图 3 所示。Kamiuchi 等研究发现 *CUC1* 和 *CUC2* 基因可以促进心皮边缘分生组织 (carpel margin meristem, CMM) 的形成<sup>[63]</sup>,拟南芥 *CUC1/CUC2* 双突变体的隔膜和胚珠发育存在缺陷<sup>[64]</sup>。*CUC1*、*CUC2* 双突变体花型表现出严重的萼片和雄蕊融合现象,双突变体的花瓣和花蕊数量较少<sup>[65]</sup>,而单突变体的表型较弱<sup>[66]</sup>,进一步表明了 *CUC* 基因之间存在着一定程度的功能冗余。*SPAT-ULA* (*SPT*) 作为心皮融合的必需基因,能够负调节 *CUC1* 和 *CUC2* 的表达,促进顶端雌蕊心皮融合,并且 Nahar 等进一步发现, *CUC1* 和 *CUC2* 又可以特异性地影响雌蕊基部 *SPT* 的表达,表明 *SPT*、*CUC1*、*CUC2* 之间的相互作用可以影响拟南芥雌蕊的结构特异性<sup>[67]</sup>。Winter 等研究发现,在拟南芥开花过程中, *CUC2* 受到 *LEAFY* (*LFY*) 调节,推测 *LFY* 可能是 *CUC* 的正向调节因子<sup>[68]</sup>。细胞分裂素介导的拟南芥花瓣数量的增多也依赖于 *CUC2* 和 *CUC3* 表达,表明 *CUC* 基因影响花瓣的发育<sup>[69]</sup>。

*miRNAs* 能够在转录后水平与其对应的靶基因 *mRNA* 完全或部分序列互补配对来调节靶基因的表达<sup>[70]</sup>。植物 *miR164* 家族是 1 个保守的内源性 *miRNA* 家族,在许多植物中都有发现,

也是从拟南芥中克隆得最早的 *miRNAs* 之一<sup>[71]</sup>, 干扰 *miR164* 定向调控会导致胚胎器官、营养器官和花器官发育异常<sup>[72]</sup>。Wang 等发现, 水稻 *OsCUC1* 和 *OsCUC3* 单突变体均表现为雄蕊数量减少, 叶片和花丝发育缺陷, 过表达株系 *osa-miR164c* 与 *OsCUC1* 敲除系表型相似, 敲除 *OsCUC1* 基因会导致植株矮化、雄性不育<sup>[73]</sup>。草莓 *FveCUC2* 可在 *Fvemir164a* 下游发挥作用来协同调控花序、花瓣和雄蕊的发育<sup>[71]</sup>。*miR164C* 的突变等位基因 *eep1* 促使 *CUC1* 和 *CUC2* 表达量增加, 产生多余的花瓣<sup>[74]</sup>。转录因子 rabbit ears (RBE) 与 *miR164c* 启动子结合可抑制其转录, 进而影响萼片和花瓣发育<sup>[75]</sup>。*miR164c* 也可通过非冗余地调节 *CUC1* 和 *CUC2* 的表达量来影响花瓣数量<sup>[74]</sup>(图 3), 这些研究表明, *miRNA-CUC* 调控模型能够影响花器官发育过程, *miR164* 可以通过不同的方式在时间和空

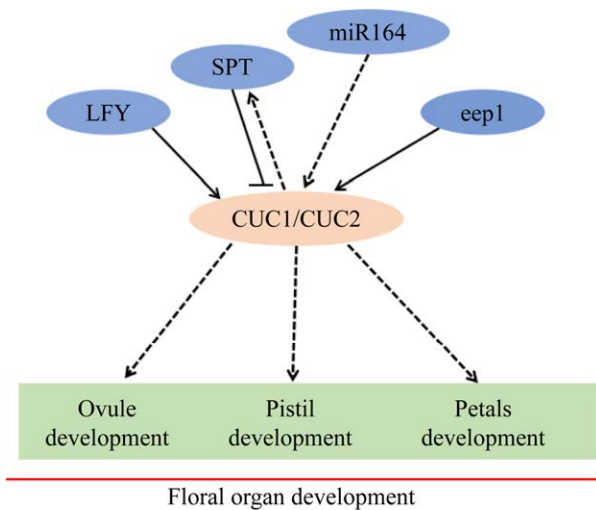


图 3 NAC 转录因子在花器官发育中的调控作用 “→”表示直接促进; “--->”表示间接调控, “—|”表示直接抑制

Figure 3 The role of NAC transcription factors in floral organ development. “→” indicate direct promotion of regulation; “--->” indicate indirect regulation; “—|” indicate direct inhibitory effect.

间上来调节靶基因的表达, 在植物花发育的过程中发挥重要作用。

### 3.3 调控开花时间

开花是植物从营养生长向生殖生长转变的重要过程, 受到温度、光照等环境因素以及年龄、昼夜节律等遗传因素的调控。NAC 类转录因子对这些内源或外源刺激响应并发生相互作用, 从而对植物开花时间产生影响。

从图 4 可以看出 NAC 转录因子可以调控开花时间。过表达 *LONG VEGETATIVE PHASE 1 (LOV1)* 可使 *CO* 基因的表达水平降低, 从而使拟南芥开花时间延迟<sup>[76]</sup>。拟南芥 NAC 转录因子 *NTL8* 的过表达植株也表现出开花延迟, 并且会显著抑制 *FLOWERING LOCUS T (FT)* 及其下游基因的表达<sup>[77]</sup>。*PwNAC2* 过表达的云杉植株表现出开花延迟近 7 d, 说明 *PwNAC2* 负调控开花时间<sup>[78]</sup>。当花生 *AhNAC2* 在拟南芥中异源表达时, 拟南芥表现出延迟开花<sup>[79]</sup>。然而, 在大豆中过表达 *GmNAC81*, 植株的开花时间提前<sup>[80]</sup>。而与木质部导管形成相关的转录因子

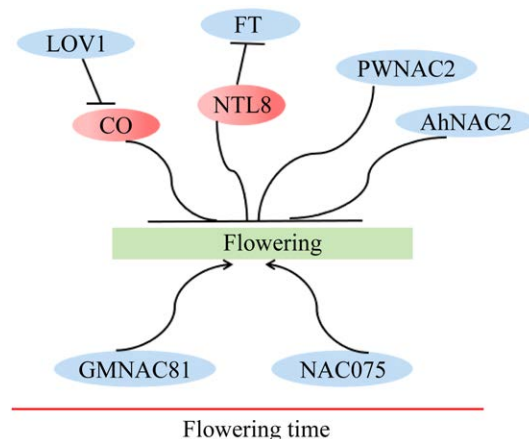


图 4 NAC 转录因子在开花时间中的调控作用 “→”表示直接促进; “—|”表示直接抑制

Figure 4 The role of NAC transcription factors in flowering time. “→” indicate direct promotion of regulation; “—|” indicate direct inhibitory effect.



VND7 (NAC075) 可以负调控拟南芥开花,但其 *atnac075* 突变体却不受日照长短的影响,在长日照和短日照条件下均可提早开花<sup>[81]</sup>。以上研究结果表明,不同的 NAC 成员在植物开花时间的调控中具有不同的功能。

## 4 展望

NAC 转录因子家族是植物中特有的转录因子家族之一,广泛参与植物的生长发育过程及胁迫反应。随着 NAC 转录因子在很多植物中被发现,对其功能的研究也表明 NAC 在植物花的发育过程中具有重要的调控作用。在花药发育过程中,NAC 转录因子 NAC092、NST1、NST2 等可与 MYB103、AMS 等转录因子相互作用,共同调节花粉发育;DYT1、TDF1、AMS、MS1、MYB99 等转录因子与 NAC 基因一同调控花粉壁的形成,进而影响花药发育;NST1、NST2 与 MYB26、RUS4 基因相互作用,通过影响花药内皮层次生壁的生长调控花药开裂。

NAC 转录因子可通过茉莉酸、生长素、脱落酸等激素途径影响花药发育。不同物种中的 NAC 转录因子在花药发育中的调控网络既存在保守的途径,也存在特异性的调控途径。本课题组研究发现,JA 合成途径主要基因 *DADI*、*AOS*、*Coil* 等在茄子花药开裂中有一定的作用<sup>[82-83]</sup>,但是 NAC 转录因子在茄子花药开裂中是否与 JA、生长素等途径相互作用调控花药的开裂目前还不清楚,我们通过已有的基因组数据及已测定的转录组数据在茄子中筛选到与花药开裂相关的 NAC 转录因子,之后拟选取 NST1、NST2 进行基因表达特性、亚细胞定位、酵母单双杂交等分析和遗传转化研究,从而探索 NST1、NST2 在茄子花药开裂中的调控作用以及比较与其他作物中 NST1、NST2 的作用是否一致。

CUC 作为 NAC 转录因子的一个亚家族,具有调控花器官发育的作用。其中 *CUC1* 和 *CUC2* 是调控花器官发育的关键基因,影响雄蕊和雌蕊的发育,其功能缺失可导致胚胎无法正常发育。*CUC1*、*CUC2* 也可与 *miRNA164* 协同调节花序、花瓣和雄蕊发育。那么 CUC 家族的其他基因是否通过 *miRNA* 转录后修饰调控花发育过程,也是一个值得研究的方向。

此外,NAC 结构域家族成员 LOV1、NTL8、PwNAC2、AhNAC2、GmNAC81、ANAC075 等在植物开花时间的调控中具有不同的功能,可促进提前开花、也可延迟开花。利用 NAC 转录因子对开花时间的影响,可以更加便捷地进行杂种优势育种,从而节省育种时间。同时不同作物中同样的 NAC 转录因子功能可能不完全相同,如 PwNAC2、AhNAC2 的功能虽然具有高度一致性,但却存在一定的差异,所以想要精细了解 NAC 转录因子的特征和功能,需要它对它在更多植物中的作用进行分析。

综上所述,NAC 家族转录因子对花的发育具有重要的调控作用。虽然目前已通过突变体的表型分析、基因定位、表达时期等对 NAC 转录因子在植物花发育中的作用开展了一些研究,但植物花发育过程中仍有很多调控机理尚未揭示。随着对 NAC 研究的不断深入,通过蛋白质互作分析、共表达分析,结合基因组、转录组以及蛋白质组等分析方法,将更好地揭示 NAC 在不同物种花发育过程中的功能及调控网络,为进一步通过调控 NAC 基因的表达调节花发育的研究奠定基础,也为探索植物花发育调控机制及植物雄性不育的分子育种研究提供一定参考。

## REFERENCES

- [1] Guo YF, Gan SS. AtNAP, a NAC family transcription

- factor, has an important role in leaf senescence. *Plant J*, 2006, 46(4): 601-612.
- [2] Yamasaki K, Kigawa T, Inoue M, et al. Structures and evolutionary origins of plant-specific transcription factor DNA-binding domains. *Plant Physiol Biochem*, 2008, 46(3): 394-401.
- [3] Tisza V, Kovács L, Balogh A, et al. Characterization of FaSPT, a *SPATULA* gene encoding a bHLH transcriptional factor from the non-climacteric strawberry fruit. *Plant Physiol Biochem*, 2010, 48(10/11): 822-826.
- [4] Lee JM, Joung JG, McQuinn R, et al. Combined transcriptome, genetic diversity and metabolite profiling in tomato fruit reveals that the ethylene response factor SIERF6 plays an important role in ripening and carotenoid accumulation. *Plant J*, 2012, 70(2): 191-204.
- [5] Zhang D, Ren L, Yue JH, et al. RNA-Seq-based transcriptome analysis of stem development and dwarfing regulation in *Agapanthus praecox* ssp. *orientalis* (Leighton) Leighton. *Gene*, 2015, 565(2): 252-267.
- [6] Kato H, Motomura T, Komeda Y, et al. Overexpression of the NAC transcription factor family gene *ANAC036* results in a dwarf phenotype in *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Physiol*, 2010, 167(7): 571-577.
- [7] Grant EH, Fujino T, Beers EP, et al. Characterization of NAC domain transcription factors implicated in control of vascular cell differentiation in *Arabidopsis* and *Populus*. *Planta*, 2010, 232(2): 337-352.
- [8] Yarra R, Wei W. The NAC-type transcription factor GmNAC20 improves cold, salinity tolerance, and lateral root formation in transgenic rice plants. *Funct Integr Genomics*, 2021, 21(3/4): 473-487.
- [9] Cao SX, Zhang ZB, Wang CH, et al. Identification of a novel melon transcription factor CmNAC60 as a potential regulator of leaf senescence. *Genes*, 2019, 10(8): 584.
- [10] Kou XH, Zhao YN, Wu CE, et al. SNAC4 and SNAC9 transcription factors show contrasting effects on tomato carotenoids biosynthesis and softening. *Postharvest Biol Technol*, 2018, 144: 9-19.
- [11] Wu YR, Deng ZY, Lai JB, et al. Dual function of *Arabidopsis* ATAF1 in abiotic and biotic stress responses. *Cell Res*, 2009, 19(11): 1279-1290.
- [12] Zhang HF, Ma F, Wang XK, et al. Molecular and functional characterization of CaNAC035, an NAC transcription factor from pepper (*Capsicum annuum* L.). *Front Plant Sci*, 2020, 11: 14.
- [13] 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. *Cell*, 1996, 85(2): 159-170.
- [14] 荣欢, 任师杰, 汪梓坪, 等. 植物 NAC 转录因子的结构及功能研究进展. *江苏农业科学*, 2020, 48(18): 44-53.  
Rong H, Ren SJ, Wang ZP, et al. Research progress on structure and function of plant NAC transcription factors. *Jiangsu Agric Sci*, 2020, 48(18): 44-53 (in Chinese).
- [15] Ernst HA, Olsen AN, Larsen S, et al. Structure of the conserved domain of ANAC, a member of the NAC family of transcription factors. *EMBO Rep*, 2004, 5(3): 297-303.
- [16] Ooka H, Satoh K, Doi K, et al. Comprehensive analysis of NAC family genes in *Oryza sativa* and *Arabidopsis thaliana*. *DNA Res*, 2003, 10(6): 239-247.
- [17] Olsen AN, Ernst HA, Lo Leggio L, et al. Preliminary crystallographic analysis of the NAC domain of ANAC, a member of the plant-specific NAC transcription factor family. *Acta Crystallogr D Biol Crystallogr*, 2004, 60(Pt1): 112-115.
- [18] Kim YS, Kim SG, Park JE, et al. A membrane-bound NAC transcription factor regulates cell division in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2006, 18(11): 3132-3144.
- [19] Chen YN, Slabaugh E, Brandizzi F. Membrane-tethered transcription factors in *Arabidopsis thaliana*: novel regulators in stress response and development. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11(6): 695-701.
- [20] 卢海敏, 高廷旺, 单世华, 等. 植物开花相关基因研究进展. *安徽农业科学*, 2008, 36(5): 1803-1805.  
Lu HM, Gao TW, Shan SH, et al. Advance progress on the blossoms correlation gene in plants. *J Anhui Agric Sci*, 2008, 36(5): 1803-1805 (in Chinese).
- [21] Sanders PM, Bui AQ, Weterings K, et al. Anther developmental defects in *Arabidopsis thaliana* male-sterile mutants. *Sex Plant Reprod*, 1999, 11(6): 297-322.
- [22] 胡若琳, 袁超, 牛义, 等. 植物 MYB 转录因子在花药发育中的调控作用. *生物工程学报*, 2020, 36(11): 2277-2286.  
Hu RL, Yuan C, Niu Y, et al. Regulation of plant MYB transcription factors in anther development. *Chin J Biotech*, 2020, 36(11): 2277-2286 (in Chinese).
- [23] 李捷, 陈旭, 罗莉琼, 等. ANAC092 参与调控花药发育的功能初探. *遗传*, 2013, 35(7): 913-922.

- Li J, Chen X, Luo LQ, et al. Functions of ANAC092 involved in regulation of anther development in *Arabidopsis thaliana*. *Hereditas*, 2013, 35(7): 913-922 (in Chinese).
- [24] Zhang ZB, Zhu J, Gao JF, et al. Transcription factor AtMYB103 is required for anther development by regulating tapetum development, callose dissolution and exine formation in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2007, 52(3): 528-538.
- [25] Zhang W, Sun YJ, Timofejeva L, et al. Regulation of *Arabidopsis* tapetum development and function by dysfunctional tapetum1 (DYT1) encoding a putative bHLH transcription factor. *Development*, 2006, 133(16): 3085-3095.
- [26] Yang CY, Vizcay-Barrena G, Conner K, et al. Male sterility1 is required for tapetal development and pollen wall biosynthesis. *Plant Cell*, 2007, 19(11): 3530-3548.
- [27] Cheng XQ, Zhang XY, Xue F, et al. Characterization and transcriptome analysis of a dominant genic male sterile cotton mutant. *BMC Plant Biol*, 2020, 20(1): 312.
- [28] Ito T, Nagata N, Yoshida Y, et al. *Arabidopsis* male sterility1 encodes a PHD-type transcription factor and regulates pollen and tapetum development. *Plant Cell*, 2007, 19(11): 3549-3562.
- [29] Alvarado VY, Tag A, Thomas TL. A *cis* regulatory element in the *TAPNAC* promoter directs tapetal gene expression. *Plant Mol Biol*, 2011, 75(1/2): 129-139.
- [30] Matsui T, Omasa K, Horie T. Mechanism of anther dehiscence in rice (*Oryza sativa* L.). *Ann Bot*, 1999, 84(4): 501-506.
- [31] Kubo M, Udagawa M, Nishikubo N, et al. Transcription switches for protoxylem and metaxylem vessel formation. *Genes Dev*, 2005, 19(16): 1855-1860.
- [32] Zhou JL, Zhong RQ, Ye ZH. *Arabidopsis* NAC domain proteins, VND1 to VND5, are transcriptional regulators of secondary wall biosynthesis in vessels. *PLoS One*, 2014, 9(8): e105726.
- [33] Dawson J, Sözen E, Vizir I, et al. Characterization and genetic mapping of a mutation (ms35) which prevents anther dehiscence in *Arabidopsis thaliana* by affecting secondary wall thickening in the endothecium. *New Phytol*, 1999, 144(2): 213-222.
- [34] Bonner LJ, Dickinson HG. Anther dehiscence in *Lycopersicon esculentum*. *New Phytol*, 1990, 115(2): 367-375.
- [35] Scott RJ, Spielman M, Dickinson HG. Stamen structure and function. *Plant Cell*, 2004, 16(Suppl): S46-S60.
- [36] Cecchetti V, Altamura MM, Brunetti P, et al. Auxin controls *Arabidopsis* anther dehiscence by regulating endothecium lignification and jasmonic acid biosynthesis. *Plant J*, 2013, 74(3): 411-422.
- [37] Mitsuda N, Seki M, Shinozaki K, et al. The NAC transcription factors NST1 and NST2 of *Arabidopsis* regulate secondary wall thickenings and are required for anther dehiscence. *Plant Cell*, 2005, 17(11): 2993-3006.
- [38] Yang CY, Xu ZY, Song J, et al. *Arabidopsis* MYB26/MALE STERILE35 regulates secondary thickening in the endothecium and is essential for anther dehiscence. *Plant Cell*, 2007, 19(2): 534-548.
- [39] Yang CY, Song J, Ferguson AC, et al. Transcription factor MYB26 is key to spatial specificity in anther secondary thickening formation. *Plant Physiol*, 2017, 175(1): 333-350.
- [40] Zhong RQ, Lee CH, Zhou JL, et al. A battery of transcription factors involved in the regulation of secondary cell wall biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2008, 20(10): 2763-2782.
- [41] McCarthy RL, Zhong RQ, Ye ZH. MYB83 is a direct target of SND1 and acts redundantly with MYB46 in the regulation of secondary cell wall biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 2009, 50(11): 1950-1964.
- [42] Zhong RQ, Richardson EA, Ye ZH. The MYB46 transcription factor is a direct target of SND1 and regulates secondary wall biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(9): 2776-2792.
- [43] Zhao SQ, Li WC, Zhang Y, et al. Knockdown of *Arabidopsis* root UVB sensitive4 disrupts anther dehiscence by suppressing secondary thickening in the endothecium. *Plant Cell Physiol*, 2019, 60(10): 2293-2306.
- [44] Xu XF, Wang B, Feng YF, et al. Auxin response factor17 directly regulates MYB108 for anther dehiscence. *Plant Physiol*, 2019, 181(2): 645-655.
- [45] Wang HZ, Dixon RA. On-off switches for secondary cell wall biosynthesis. *Mol Plant*, 2012, 5(2): 297-303.
- [46] Zhang Q, Xie Z, Zhang R, et al. Blue light regulates secondary cell wall thickening via MYC2/MYC4 activation of the NST1-directed transcriptional network in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2018, 30(10): 2512-2528.
- [47] Zhang Q, Luo F, Zhong Y, et al. Modulation of NAC transcription factor NST1 activity by XYLEM NAC

- DOMAIN1 regulates secondary cell wall formation in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2020, 71(4): 1449-1458.
- [48] Zhong RQ, Demura T, Ye ZH. SND1, a NAC domain transcription factor, is a key regulator of secondary wall synthesis in fibers of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2006, 18(11): 3158-3170.
- [49] Mitsuda N, Ohme-Takagi M. NAC transcription factors NST1 and NST3 regulate pod shattering in a partially redundant manner by promoting secondary wall formation after the establishment of tissue identity. *Plant J*, 2008, 56(5): 768-778.
- [50] Zhong RQ, Richardson EA, Ye ZH. Two NAC domain transcription factors, SND1 and NST1, function redundantly in regulation of secondary wall synthesis in fibers of *Arabidopsis*. *Planta*, 2007, 225(6): 1603-1611.
- [51] Ko JH, Kim WC, Han KH. Ectopic expression of MYB46 identifies transcriptional regulatory genes involved in secondary wall biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2009, 60(4): 649-665.
- [52] Ko JH, Kim WC, Kim JY, et al. MYB46-mediated transcriptional regulation of secondary wall biosynthesis. *Mol Plant*, 2012, 5(5): 961-963.
- [53] Conti L. Hormonal control of the floral transition: can one catch them all? *Dev Biol*, 2017, 430(2): 288-301.
- [54] 张少伟, 袁超, 牛义, 等. 茄子花药开裂相关基因 *SmDAD1* 启动子的克隆及功能分析. *园艺学报*, 2020, 47(4): 643-652.
- Zhang SW, Yuan C, Niu Y, et al. Cloning and functional analysis of *SmDAD1* promoter in *Solanum melongena*. *Acta Horti Sin*, 2020, 47(4): 643-652 (in Chinese).
- [55] Ishiguro S, Kawai-Oda A, Ueda J, et al. The defective in anther dehiscence gene encodes a novel phospholipase a1 catalyzing the initial step of jasmonic acid biosynthesis, which synchronizes pollen maturation, anther dehiscence, and flower opening in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2001, 13(10): 2191-2209.
- [56] Park JH, Halitschke R, Kim HB, et al. A knock-out mutation in allene oxide synthase results in male sterility and defective wound signal transduction in *Arabidopsis* due to a block in jasmonic acid biosynthesis. *Plant J*, 2002, 31(1): 1-12.
- [57] McConn M, Browse J. The critical requirement for linolenic acid is pollen development, not photosynthesis, in an *Arabidopsis* mutant. *Plant Cell*, 1996, 8(3): 403-416.
- [58] Feys BJF, Benedetti CE, Penfold CN, et al. *Arabidopsis* mutants selected for resistance to the phytoxin coronatine are male sterile, insensitive to methyl jasmonate, and resistant to a bacterial pathogen. *Plant Cell*, 1994, 6(5): 751-759.
- [59] Shih CF, Hsu WH, Peng YJ, et al. The NAC-like gene *ANTHER INDEHISCENCE FACTOR* acts as a repressor that controls anther dehiscence by regulating genes in the jasmonate biosynthesis pathway in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2014, 65(2): 621-639.
- [60] Kaneko M, Itoh H, Inukai Y, et al. Where do gibberellin biosynthesis and gibberellin signaling occur in rice plants? *Plant J*, 2003, 35(1): 104-115.
- [61] Chen X, Lu SC, Wang YF, et al. OsNAC2 encoding a NAC transcription factor that affects plant height through mediating the gibberellic acid pathway in rice. *Plant J*, 2015, 82(2): 302-314.
- [62] Liu C, Yu HS, Rao XL, et al. Abscisic acid regulates secondary cell-wall formation and lignin deposition in *Arabidopsis thaliana* through phosphorylation of NST1. *PNAS*, 2021, 118(5): e2010911118.
- [63] Kamiuchi Y, Yamamoto K, Furutani M, et al. The *CUC1* and *CUC2* genes promote carpel margin meristem formation during *Arabidopsis* gynoecium development. *Front Plant Sci*, 2014, 5: 165.
- [64] Ishida T, Aida M, Takada S, et al. Involvement of *CUP-SHAPED COTYLEDON* genes in gynoecium and ovule development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 2000, 41(1): 60-67.
- [65] Aida M, Ishida T, Fukaki H, et al. Genes involved in organ separation in *Arabidopsis*: an analysis of the *cup-shaped cotyledon* mutant. *Plant Cell*, 1997, 9(6): 841-857.
- [66] Hibara KI, Karim MR, Takada S, et al. *Arabidopsis* *CUP-SHAPED COTYLEDON3* regulates postembryonic shoot meristem and organ boundary formation. *Plant Cell*, 2006, 18(11): 2946-2957.
- [67] Nahar MAU, Ishida T, Smyth DR, et al. Interactions of *CUP-SHAPED COTYLEDON* and *SPATULA* genes control carpel margin development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53(6): 1134-1143.
- [68] Winter CM, Austin RS, Blanvillain-Baufumé S, et al. LEAFY target genes reveal floral regulatory logic, cis motifs, and a link to biotic stimulus response. *Dev Cell*, 2011, 20(4): 430-443.
- [69] Li XG, Su YH, Zhao XY, et al. Cytokinin overproduction-caused alteration of flower development is partially mediated by *CUC2* and *CUC3* in *Arabidopsis*. *Gene*, 2010, 450(1/2): 109-120.
- [70] Baker CC, Sieber P, Wellmer F, et al. The *early extra*

- petals1* mutant uncovers a role for microRNA *miR164c* in regulating petal number in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 2005, 15(4): 303-315.
- [71] Huang XP, Zhang HY, Wang Q, et al. Genome-wide identification and characterization of long non-coding RNAs involved in flag leaf senescence of rice. *Plant Mol Biol*, 2021, 105(6): 655-684.
- [72] Mallory AC, Dugas DV, Bartel DP, et al. MicroRNA regulation of NAC-domain targets is required for proper formation and separation of adjacent embryonic, vegetative, and floral organs. *Curr Biol*, 2004, 14(12): 1035-1046.
- [73] Wang J, Bao JL, Zhou BB, et al. The *osa-miR164* target *OsCUC1* functions redundantly with *OsCUC3* in controlling rice meristem/organ boundary specification. *New Phytol*, 2021, 229(3): 1566-1581.
- [74] Zheng GH, Wei W, Li YP, et al. Conserved and novel roles of *miR164-CUC2* regulatory module in specifying leaf and floral organ morphology in strawberry. *New Phytol*, 2019, 224(1): 480-492.
- [75] Huang TB, López-Giráldez F, Townsend JP, et al. RBE controls *microRNA164* expression to effect floral organogenesis. *Development*, 2012, 139(12): 2161-2169.
- [76] Yoo SY, Kim Y, Kim SY, et al. Control of flowering time and cold response by a NAC-domain protein in *Arabidopsis*. *PLoS One*, 2007, 2(7): e642.
- [77] Kim SG, Kim SY, Park CM. A membrane-associated NAC transcription factor regulates salt-responsive flowering via *FLOWERING LOCUS T* in *Arabidopsis*. *Planta*, 2007, 226(3): 647-654.
- [78] Zhang HH, Cui XY, Guo YX, et al. *Picea wilsonii* transcription factor NAC2 enhanced plant tolerance to abiotic stress and participated in RFCP1-regulated flowering time. *Plant Mol Biol*, 2018, 98(6): 471-493.
- [79] Liu X, Hong L, Li XY, et al. Improved drought and salt tolerance in transgenic *Arabidopsis* overexpressing a NAC transcriptional factor from *Arachis hypogaea*. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2011, 75(3): 443-450.
- [80] Pimenta MR, Silva PA, Mendes GC, et al. The stress-induced soybean NAC transcription factor GmNAC81 plays a positive role in developmentally programmed leaf senescence. *Plant Cell Physiol*, 2016, 57(5): 1098-1114.
- [81] Fujiwara S, Mitsuda N. ANAC075, a putative regulator of VASCULAR-RELATED NAC-DOMAIN7, is a repressor of flowering. *Plant Biotechnol (Tokyo)*, 2016, 33(4): 255-265.
- [82] Zhang SW, Yuan C, An LY, et al. *SmCO11* affects anther dehiscence in a male-sterile *Solanum melongena* line. *Plant Biotechnol (Tokyo)*, 2020, 37(1): 1-8.
- [83] Wang ZM, Yuan C, Zhang SW, et al. Screening and interaction analysis identify genes related to anther dehiscence in *Solanum melongena* L. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 648193.

(本文责编 陈宏宇)