

TỔNG QUAN VỀ TIỀM NĂNG ỨNG DỤNG CỦA YẾU TỐ PHIÊN MÃ NAC TRONG CẢI THIỆN ĐẶC TÍNH CHỐNG CHỊU Ở CÂY TRỒNG

Phạm Công Tuyên Ánh^{1,2}, Chu Đức Hà³, Lê Thị Ngọc Quỳnh⁴, Nguyễn Hữu Kiên², Phạm Phương Thu⁵, Nguyễn Quốc Trung¹, Nguyễn Đức Bách¹, Nguyễn Văn Lộc^{6*}

¹*Khoa Công nghệ sinh học, Học viện Nông nghiệp Việt Nam*

²*Viện Di truyền Nông nghiệp, Viện Khoa học Nông nghiệp Việt Nam*

³*Khoa Công nghệ Nông nghiệp, Đại học Công nghệ, Đại học Quốc gia Hà Nội*

⁴*Khoa Hóa và Môi trường, Đại học Thủy Lợi*

⁵*Khoa Sinh - Kỹ thuật Nông nghiệp, Đại học Sư phạm Hà Nội 2*

⁶*Khoa Nông học, Học viện Nông nghiệp Việt Nam*

*Tác giả liên hệ: nvloc@vnua.edu.vn

Ngày nhận bài: 06.07.2020

Ngày chấp nhận đăng: 27.04.2021

TÓM TẮT

Yếu tố phiên mã NAC (NAM, ATAF và CUC) được biết đến là một trong những họ protein điều hòa quá trình phiên mã với số lượng thành viên lớn nhất ở thực vật. Các nghiên cứu trước đây đã chứng minh chức năng của nhóm NAC liên quan đến các quá trình sinh học quan trọng ở cây trồng, đặc biệt là liên quan đến cơ chế đáp ứng các điều kiện bất thuận. Bài tổng quan này được thực hiện nhằm tóm lược thông tin của họ NAC trên các loài cây trồng. Đồng thời, chức năng của một số gen NAC liên quan đến cải thiện đặc tính chống chịu đã được thảo luận. Cuối cùng, một số định hướng nghiên cứu trong tương lai đã được đề xuất nhằm định hướng cho các nghiên cứu về ứng dụng gen NAC trong công tác chọn tạo giống cây trồng ứng phó biến đổi khí hậu.

Từ khóa: Cây trồng, NAC, yếu tố phiên mã, chống chịu, bất lợi

Potential Roles of NAC Transcription Factor in the Improvement of Stress Tolerance in Crops: a Review

ABSTRACT

NAC transcription factors have been regarded as one of the largest families of transcriptional regulators in plants. It has been demonstrated that NAC families played an important role in various biological processes in crops, particularly in abiotic stress response. This review summarizes the information of NAC families in numerous plant species. The functions of several NAC genes involving in the improvement of stress tolerance are discussed. Finally, some research orientations are proposed for further functional characterization of NAC gene for the crop breeding strategy adaptable to the climate change.

Keywords: Crop, NAC, transcription factor, tolerance, stress.

1. ĐẶT VẤN ĐỀ

Hệ gen thực vật bậc cao thường có kích thước lớn hơn rất nhiều so với ở động vật và người. Điều này có thể do sự tham gia của rất nhiều nhóm protein chức năng và protein điều hòa vào cơ chế đáp ứng nhằm chống chịu với điều kiện ngoại cảnh bất lợi ở thực vật, vốn dĩ các loài thực vật không có khả năng di chuyển

(Scorza & Dornelas, 2011). Trong mạng lưới điều hòa, các nhóm yếu tố phiên mã (TF) đóng vai trò như những phân tử tín hiệu nhằm điều hòa biểu hiện của những gen liên quan đến đáp ứng bất lợi thông qua việc nhận biết và bám vào các yếu tố điều hòa cis - (CRE) trên vùng promoter (Riechmann & cs., 2000; Wray & cs., 2003). Cho đến nay, rất nhiều nghiên cứu chỉ ra rằng các gen mã hóa TF đáp ứng bất lợi có vai

trò quan trọng trong nghiên cứu tạo cây trồng chuyển gen có khả năng chống chịu với điều kiện bất lợi (Puranik & cs., 2012; Banerjee & Roychoudhury, 2015).

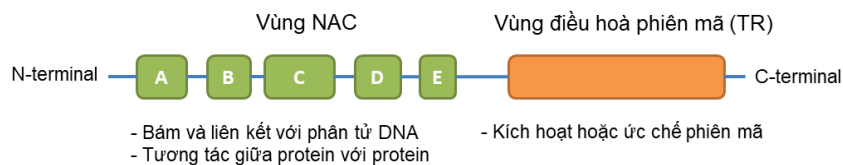
Trong số các TF đặc thù chỉ có ở thực vật, NAC là một trong những nhóm đã được quan tâm và nghiên cứu trên rất nhiều đối tượng, như *Arabidopsis thaliana* (Ooka & cs., 2003), đậu tương (*Glycine max*) (Pinheiro & cs., 2009), lúa (*Oryza sativa*) (Nuruzzaman & cs., 2010), táo tây (*Malus domestica*) (Su & cs., 2013), đậu gà (*Cicer arietinum*) (Ha & cs., 2014), chuối hột rừng (*Musa acuminata*) (Cenci & cs., 2014), sắn (*Manihot esculenta*) (Hu & cs., 2015), hành tây (*Allium cepa*) (Zheng & cs., 2016), dâu tây (*Fragaria vesca*) (Zhang & cs., 2018a), vùng (*Sesamum indicum*) (Zhang & cs., 2018b), dưa chuột (*Cucumis sativus*) (Liu & cs., 2018a), hạt tiêu (*Capsicum annuum*) (Diao & cs., 2018), mơ Đông Á (*Prunus mume*) (Zhuo & cs., 2018) và thuốc lá (*Nicotiana tabacum*) (Li & cs., 2018). Gần đây, TF NAC cũng đã được báo cáo trên cây dứa (*Ananas comosus*) (He & cs., 2019b), kiêu mạch Tartar (*Fagopyrum tataricum*) (Liu & cs., 2019a), trúc sào (*Phyllostachys edulis*) (Shan & cs., 2019), diêm mạch (*Chenopodium quinoa*) (Alshareef & cs., 2019), cần tây (*Apium graveolens*) (Duan & cs., 2019), cỏ linh lăng (*Medicago sativa*) (Min & cs., 2019), bạch dương bạc (*Betula pendula*) (Chen & cs., 2019), cao lương (*Sorghum bicolor*) (Sanjari & cs., 2019), bông Nam Mỹ (*Gossypium barbadense*) (Liu & cs., 2019b), cây gỗ dương đen (*Populus trichocarpa*) (Wang & cs., 2019) và lúa mì (*Triticum aestivum*) (Guérin & cs., 2019).

Trong bài tổng quan này, một số đặc tính cơ bản của NAC ở thực vật được tóm lược và

phân tích nhằm hiểu rõ hơn về vai trò của nhóm TF này trong cơ chế đáp ứng stress. Một số thành tựu trong sử dụng gen mã hóa TF NAC làm cải thiện tính chống chịu ở cây trồng cũng được mô tả. Từ đó, một số định hướng về nghiên cứu TF NAC ở thực vật được thảo luận nhằm cung cấp những dẫn liệu quan trọng cho công tác chọn tạo giống cây trồng đáp ứng với biến đổi khí hậu.

2. CẤU TRÚC CỦA YẾU TỐ PHIÊN MÃ NAC Ở CÂY TRỒNG

Cấu trúc của TF NAC điển hình ở thực vật được cấu tạo bởi 2 vùng bảo thủ đặc trưng, domain NAC ở đầu N-terminal và vùng điều hoà phiên mã phân hướng ở đầu C-terminal (Ernst & cs., 2004). Vùng domain NAC có kích thước đặc trưng khoảng 150 amino acid (aa), bao gồm 5 phân vùng phụ (đặt tên lần lượt từ A-E) tạo ra các motif đặc hiệu đóng vai trò nhận biết và liên kết với vùng promoter cũng như tương tác protein - protein (Ernst & cs., 2004). Hai phân vùng phụ C và D có trình tự bảo thủ cao, liên kết với yếu tố điều hoà cis - đặc trưng, NACRS (NAC recognition site), trong khi đó phân vùng phụ A có chức năng trong dimer hoá TF (Ooka & cs., 2003; Ernst & cs., 2004), và các phân vùng phụ B và E chịu trách nhiệm cho sự đa dạng hoá chức năng của gen mã hoá TF NAC (Lu & cs., 2012; Puranik & cs., 2012). Vùng điều hoà phiên mã ở đầu C-terminal đóng vai trò kích hoạt hoặc ức chế quá trình phiên mã (Ernst & cs., 2004; Olsen & cs., 2005b; Olsen & cs., 2005a). Ngoài ra, một số TF NAC còn có motif xuyên màng (transmembrane motif) ở đầu C-terminal để giữ TF NAC vào các màng nội bào và làm bất hoạt TF NAC (Kim & cs., 2007).



Ghi chú 1. Vùng NAC bảo toàn ở đầu N-terminal gồm 5 phân vùng phụ (được thể hiện bằng các chữ cái A-E) (được thể hiện bằng các khối màu xanh). Vùng này có chức năng bám và liên kết với phân tử ADN và chịu trách nhiệm cho các tương tác giữa protein với protein; 2. Vùng điều hoà phiên mã tại đầu C-terminal đóng vai trò trong việc kích hoạt hoặc ức chế quá trình phiên mã (được thể hiện bằng khối màu cam).

Hình 1. Cấu trúc của yếu tố phiên mã NAC điển hình

Bảng 1. Họ gen NAC đã được xác định ở một số loài thực vật

STT	Loài (Tên khoa học)	Nhóm thực vật	NAC	Nguồn
1	Lúa (<i>Oryza sativa</i>)	Một lá mầm	151	Nuruzzaman & cs. (2010)
2	Chuối hột rừng (<i>Musa acuminata</i>)		167	Cenci & cs. (2014)
3	Hành tây (<i>Allium cepa</i>)		39	Zheng & cs. (2016)
4	Dứa (<i>Ananas comosus</i>)		73	He & cs. (2019b)
5	Trúc sào (<i>Phyllostachys edulis</i>)		94	Shan & cs. (2019)
6	Cao lương (<i>Sorghum bicolor</i>)		131	Sanjari & cs. (2019)
7	Lúa mì (<i>Triticum aestivum</i>)		488	Guérin & cs. (2019)
8	Arabidopsis (<i>Arabidopsis thaliana</i>)		117	Ooka & cs. (2003)
9	Đậu tương (<i>Glycine max</i>)		101	Pinheiro & cs. (2009)
10	Táo tây (<i>Malus domestica</i>)		180	Su & cs. (2013)
11	Đậu gà (<i>Cicer arietinum</i>)	Hai lá mầm	71	Ha & cs. (2014)
12	Sắn (<i>Manihot esculenta</i>)		96	Hu & cs. (2015)
13	Dâu tây (<i>Fragaria vesca</i>)		37	Zhang & cs. (2018a)
14	Vừng (<i>Sesamum indicum</i>)		87	Zhang & cs. (2018b)
15	Dưa chuột (<i>Cucumis sativus</i>)		91	Liu & cs. (2018a)
16	Hạt tiêu (<i>Capsicum annum</i>)		104	Diao & cs. (2018)
17	Mơ Đông Á (<i>Prunus mume</i>)		113	Zhuo & cs. (2018)
18	Thuốc lá (<i>Nicotiana tabacum</i>)		154	Li & cs. (2018)
19	Kiều mạch Tartar (<i>Fagopyrum tataricum</i>)		80	Liu & cs. (2019a)
20	Diêm mạch (<i>Chenopodium quinoa</i>)		107	Alshareef & cs. (2019)
21	Cần tây (<i>Apium graveolens</i>)		111	Duan & cs. (2019)
22	Cỏ linh lăng (<i>Medicago sativa</i>)		113	Min & cs. (2019)
23	Bạch dương bạc (<i>Betula pendula</i>)		114	Chen & cs. (2019)
24	Bông Nam Mỹ (<i>Gossypium barbadense</i>)		270	Liu & cs. (2019b)
25	Gỗ dương đen (<i>Populus trichocarpa</i>)		289	Wang & cs. (2019)

3. MỨC ĐỘ ĐA DẠNG VỀ SỐ LƯỢNG CỦA TF NAC Ở THỰC VẬT

Đến nay, họ gen NAC đã được xác định trên rất nhiều đối tượng thực vật khác nhau. Cụ thể, 101 thành viên họ GmNAC đã được xác định trên đậu tương (Pinheiro & cs., 2009), trong khi trước đó, tổng số 117 gen đã được báo cáo trên cây *Arabidopsis thaliana* (Ooka & cs., 2003). Trên cây lúa, Nuruzzaman & cs., 2010, đã ghi nhận 151 gen thuộc họ OsNAC, trong khi 180 thành viên của họ MdNAC đã được tìm hiểu trên cây táo tây (Su & cs., 2013). Bên cạnh đó, 71 gen CaNAC cũng đã được nghiên cứu trên cây đậu gà (Ha & cs., 2014). Trong những năm tiếp theo, thêm nhiều loài thực vật đã được xác

định đầy đủ toàn bộ các gen NAC, ví dụ như, chuối hột rừng có 167 gen (Cenci & cs., 2014), sắn có 96 gen (Hu & cs., 2015), hành tây có 39 gen (Zheng & cs., 2016), dâu tây có 37 gen (Zhang & cs., 2018a), vừng có 87 gen (Zhang & cs., 2018b), dưa chuột có 91 gen (Liu & cs., 2018a), hạt tiêu có 104 gen (Diao & cs., 2018), mơ Đông Á có 113 gen (Zhuo & cs., 2018), thuốc lá có 154 gen (Li & cs., 2018). Gần đây, các nghiên cứu cũng đã ghi nhận được 73 gen ở dứa (He & cs., 2019b), 80 gen ở kiêu mạch Tartar (Liu & cs., 2019a), 94 gen ở trúc sào (Shan & cs., 2019), 107 gen ở diêm mạch (Alshareef & cs., 2019), 111 gen ở cần tây (Duan & cs., 2019), 113 gen ở cỏ linh lăng (Min & cs., 2019), 114 gen ở bạch dương bạc (Chen & cs., 2019), 131 gen ở

cao lương (Sanjari & cs., 2019), 270 gen ở bông Nam Mỹ (Liu & cs., 2019b), 289 gen ở cây gỗ dương đen (Wang & cs., 2019) và 448 gen TaNAC ở lúa mì (Bảng 1). Tóm lại, họ gen NAC ở thực vật rất đa dạng về số lượng thành viên, điều đó chứng tỏ chúng có thể đóng vai trò quan trọng trong quá trình sinh trưởng và phát triển của thực vật, có lẽ liên quan đến cơ chế đáp ứng bất lợi.

Tóm lại, họ NAC ở thực vật rất đa dạng về số lượng thành viên. Hơn nữa, số lượng các gen mã hóa TF NAC không phụ thuộc vào số nhiễm sắc thể, kích thước hệ gen giữa các loài. Điều này đặt ra giả thuyết về số lượng gen NAC có thể đóng vai trò quan trọng trong quá trình sinh trưởng và phát triển của thực vật, có lẽ liên quan đến cơ chế đáp ứng bất lợi.

4. VAI TRÒ CỦA YẾU TỐ PHIÊN MÃ NAC LIÊN QUAN ĐẾN TÍNH CHỐNG CHỊU BẤT LỢI Ở CÂY TRỒNG

TF NAC đóng vai trò quan trọng trong nhiều quá trình sinh học khác nhau ở thực vật, ví dụ như sự phát triển của mô phân sinh rễ và chồi (Takada & cs., 2001; Vroemen & cs., 2003), sự phát triển cơ quan (Yamaguchi & cs., 2010), dẫn truyền tín hiệu hormone (Kim & cs., 2006; Jensen & cs., 2008), sự chín của quả (Kim & cs., 2006; Jensen & cs., 2008), và đặc biệt là trong đáp ứng với các bất lợi sinh học và phi sinh học (Huang & cs., 2015; Yan & cs., 2017).

Nhiều nghiên cứu đã chứng minh mối liên hệ giữa NAC và miễn dịch ở thực vật. Cụ thể, hàng chục gen mã hóa NAC đã cho thấy vai trò quan trọng của chúng trong miễn dịch thực vật bằng cách hoạt động như gen điều hòa âm tính và dương tính, gen điều biến phản ứng quá mẫn và miễn dịch khí khổng hoặc là mục tiêu của các protein cảm ứng mầm bệnh (Yuan & cs., 2019b). Cụ thể như, khi *TaNAC1*, *TaNAC21/22* hoặc *TaNAC30* ở lúa mì bị làm bất hoạt thì làm tăng cường khả năng kháng lại *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* gây bệnh rỉ sắt lúa mì (wheat yellow rust) (Feng & cs., 2014). Trong đáp ứng với chủng không độc (avirulent strain) của *Acidovorax avenae*, các cây bị bất hoạt *OsNAC4*

thì có sự giảm hiện tượng chết tế bào do đáp ứng quá mẫn cảm, trong khi các cây biểu hiện quá mức *OsNAC4* lại làm tăng hiện tượng này (Kaneda & cs., 2009).

Các gen mã hóa TF NAC còn là các yếu tố điều hòa quan trọng trong đáp ứng với các bất lợi phi sinh học ở thực vật (Puranik & cs., 2012). Ở *Arabidopsis*, sự biểu hiện quá mức của *ANAC019/055/072* làm tăng cường khả năng chống chịu hạn (Tran & cs., 2004). Ở cây ớt (*Capsicum annuum*), việc làm câm (silence) gen *CaNAC2* dẫn đến sự tăng tính nhạy cảm của cây con với nhiệt độ lạnh (Guo & cs., 2015). Gần đây, *FtNAC4/6/7/8/9* được chứng minh là có liên quan đến đáp ứng của kiểu mạch Tartar với hạn, độ mặn cao, nhiệt độ lạnh và các bất lợi từ JA (jasmonic acid) và SA (salicylic acid) (Deng & cs., 2019).

Ở lúa - cây trồng một lá mầm điển hình, nhiều thành viên NAC đã được chứng minh là có đóng vai trò trong đáp ứng với hạn và mặn, như *SNAC1* (NAC1 đáp ứng stress) (Hu & cs., 2006), *OsNAC10* (Jeong & cs., 2010), *OsNAC9* (Redillas & cs., 2012), *ENAC1* (Sun & cs., 2012) và *SNAC3* (Hu & cs., 2006; Fang & cs., 2015). Trong đó, *SNAC1* - gen NAC cảm ứng hạn, được biểu hiện chủ yếu ở các tế bào bảo vệ của lúa, đã được ghi nhận là một ứng viên xuất sắc cho thao tác di truyền (Hu & cs., 2006). Sự biểu hiện quá mức *SNAC1* được báo cáo là làm tăng sự thích nghi với hạn và mặn ở nhiều cây trồng khác nhau, bao gồm lúa (Hu & cs., 2006), lúa mì (Saad & cs., 2013), bông (Liu & cs., 2014) và cây gai (An & cs., 2015). Gần đây, các nhà khoa học đã phát hiện rằng sự biểu hiện quá mức của *ONAC022* ở lúa được biến nạp có thể giúp cho chúng có khả năng chịu hạn và mặn tốt hơn, ít nhất là do sự tích tụ Na^+ giảm ở các mô rễ và chồi so với cây không chuyển gen (Hong & cs., 2016). Tương tự, phân tích phân tử *ONAC066* cho thấy gen này được cảm ứng đáng kể bởi polyethylene glycol và NaCl, và lúa chuyển gen biểu hiện quá mức *ONAC066* thể hiện khả năng chịu hạn cao hơn, điều này được chứng minh bằng sự tích tụ ROS và tỷ lệ mất nước giảm, và hàm lượng proline và đường hòa tan tăng (Yuan & cs., 2019a). Nghiên cứu về chức năng của

OsNAC6 cũng phát hiện ra NAC TF này là yếu tố điều hòa dương tính cho đáp ứng với hạn của cây. Sự biểu hiện quá mức *OsNAC6*, đặc biệt ở các mô chồi có thể làm phình to các tế bào trụ giữa và nhu mô trong các mô rễ ở lúa chuyển gen, và nhờ đó giúp cho cây chịu được sự mất nước trong các điều kiện thử nghiệm trong phòng thí nghiệm và trên cánh đồng (Lee & cs., 2017). Phân tích biểu hiện gen để xác định các gen chịu ảnh hưởng, đã cho thấy *OsNAC6* có khả năng là yếu tố điều hòa trực tiếp của một số gen có liên quan đến protein vận chuyển qua màng, túi, phytohormone và quá trình chuyển hóa carbohydrate (Lee & cs., 2017; Chung & cs., 2018). Ngược lại, *OsNAC2* ở lúa đã được chứng minh là có chức năng như yếu tố điều hòa âm tính. Cụ thể là, sự biểu hiện *OsNAC2* được điều hòa tăng trong các điều kiện ức chế thẩm thấu; tuy nhiên, sự biểu hiện quá mức của *OsNAC2* lại làm giảm sức chống chịu và năng suất của lúa chuyển gen trong các điều kiện hạn và mặn (Shen & cs., 2017).

Ở cà chua, *SINAC11* đã được chứng minh là có chức năng giống như một TF đáp ứng stress. Phân tích phân tử cho thấy *SINAC11* tăng biểu hiện đáng kể khi có các bất lợi sinh học khác nhau, trong đó có sự mất nước (Wang & cs., 2017). Những cây cà chua bị làm câm gen *SINAC11* trở nên dễ bị tổn thương hơn trong các điều kiện hạn và mặn, khi mà chúng thể hiện hiệu suất quang hợp thấp hơn và mức độ tổn thương do stress cao hơn so với các cây đối chứng không chuyển gen (Wang & cs., 2017). Sự bất hoạt tương tự của một gen NAC cảm ứng hạn khác (được gọi là *Jungbrunnen1 (JUB1)*) khiến cho cây cà chua dễ bị tổn thương bởi hạn hơn với sự tăng lên của rò rỉ ion và mức H_2O_2 , và sự giảm mức độ phiên mã của các gen *DREB* và *DELLA* đáp ứng hạn (Thirumalaikumar & cs., 2018). Từ nghiên cứu trên chuối, Tak và cộng sự đã báo cáo rằng sự biểu hiện của gen *MusaNAC042* tăng lên với khả năng kháng mặn và hạn của chuối (Tak & cs., 2017). Theo kết quả này, chuối chuyển gen biểu hiện quá mức *MusaNAC042* thể hiện hàm lượng của proline và chlorophyll cao hơn, và hàm lượng malondialdehyde (MDA) thấp hơn so với các cây đối chứng trong các điều kiện bất lợi.

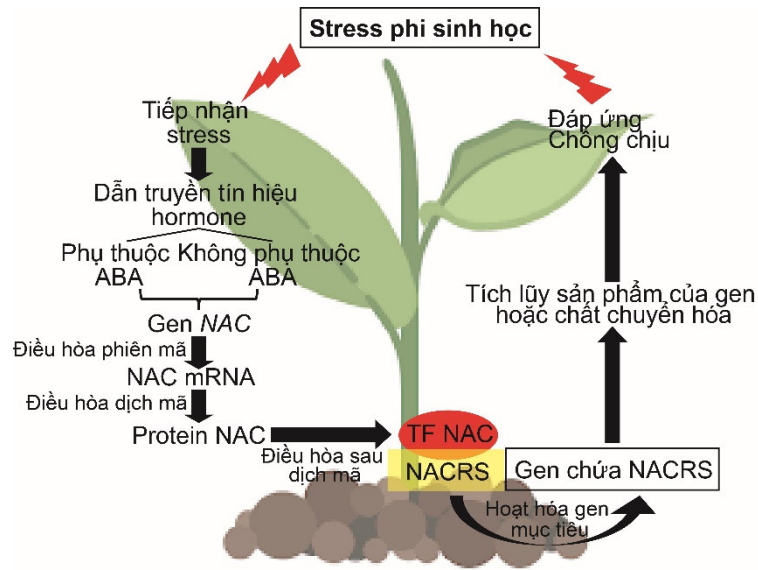
Ở *Miscanthus lutarioriparius*, *MINAC10* đã được chứng minh là có vai trò quan trọng trong việc làm tăng cường khả năng chịu hạn và mặn của cây *Arabidopsis* chuyển gen biểu hiện *MINAC10* nhờ sự tăng lên của hàm lượng proline và hoạt tính enzyme chống oxy hóa, và làm giảm sự tích tụ của ROS và MDA (He & cs., 2019a). Việc tìm kiếm các gen NAC có liên quan đến stress ở cây bông đã cho thấy gen *GhNAC18* được điều hòa tăng bởi hạn (Evans & cs., 2016). Ngoài ra, phân tích phát sinh loài cho thấy *GhNAC18* có quan hệ gần gũi với *TaNAC67* của lúa mì, đã được biết là yếu tố điều hòa dương tính cho đáp ứng với hạn và mặn của *Arabidopsis* (Mao & cs., 2014; Evans & cs., 2016). Một báo cáo gần đây hơn đã chỉ ra rằng cây thuốc lá chuyển gen biểu hiện *GhSNAC3* thể hiện sự tăng cường khả năng chịu hạn và mặn nhờ kích thích sự kéo dài của rễ chính (Liu & cs., 2018b). Một NAC có liên quan đến stress khác được xác nhận trong nghiên cứu in planta là *EcNAC67* của cây kê ngón tay (*Eleusine coracana*) (Rahman & cs., 2016). Phân tích di truyền *EcNAC67* cho thấy gen này tham gia vào điều hòa đáp ứng của cây với điều kiện hạn hán và độ mặn cao. Lúa chuyển gen biểu hiện *EcNAC67* được báo cáo là có rễ dài hơn, hàm lượng nước tương đối cao hơn, sinh khối chồi, và khả năng phục hồi sau stress tốt hơn cũng như năng suất cao hơn trong các điều kiện bất lợi này (Rahman & cs., 2016). Ở cam ba lá (*Poncirus trifoliata*), *PtrNAC72* được xác định là nhân tố ức chế sự chịu hạn khi sự biểu hiện của *PtrNAC72* ở thuốc lá gây ra mức độ mất nước, rò rỉ chất điện phân và MDA cao ở các dòng chuyển gen trong điều kiện hạn hoặc mất nước (Wu & cs., 2016). Ở bí ngô (*Cucurbita moschata*), *CmNAC1* được xác định là yếu tố tiềm năng có vai trò tích cực đối với sự phát triển của rễ và khả năng chịu mặn ở cây *Arabidopsis* chuyển gen (Cao & cs., 2017). Ở kê đuôi cáo (*Setaria italica*), *SiNAC110* đã được chứng minh là làm cải thiện khả năng chịu hạn và độ mặn cao của *Arabidopsis* chuyển gen biểu hiện *SiNAC110* mà được thể hiện bằng tỷ lệ nảy mầm tốt hơn của hạt, sự phát triển của rễ, trọng lượng tươi

và khô của toàn bộ cây bằng cách kiểm soát các chu trình điều hòa tế bào khác nhau (Xie & cs., 2017). Ở kê ngọc trai (*Pennisetum glaucum*), *PgNAC21* được phát hiện là yếu tố tiềm năng trong việc cải thiện khả năng chịu mặn. Các cây *Arabidopsis* chuyển gen biểu hiện *PgNAC21* đã thể hiện một số tính trạng sinh lý và kiểu hình tốt hơn, bao gồm sự nảy mầm tăng cường của hạt, trọng lượng tươi của cây và độ dài của rễ (Shinde & cs., 2019). Đáng lưu ý, một số các nghiên cứu trên các gen NAC đáp ứng stress đã được tiến hành trên những cây lâu năm để biết được cách thức thực vật đương đầu với các điều kiện hạn hoặc mặn kéo dài. Ví dụ, một nghiên cứu trên loài dương sống trên

sa mạc (ví dụ, *Populus euphratica* Olivier) cho thấy sự biểu hiện của ba gen *PeNAC034*, *36*, và *45* đã bị thay đổi khác nhau trong đáp ứng với hạn và mặn (Lu & cs., 2018). Các nghiên cứu chi tiết về ba gen này sử dụng hệ biểu hiện quá mức và đột biến (*Arabidopsis* cho *PeNAC034* và *36*, cây dương cho *PeNAC045*) chứng minh rằng *PeNAC036* hoạt động như một yếu tố điều hòa dương tính, trong khi đó chức năng của *PeNAC034* và *PeNAC045* như các yếu tố điều hòa âm tính cho đáp ứng với hạn và mặn của cây (Lu & cs., 2018). Bảng 2 tóm tắt chức năng của một số TF NAC trong việc chống chịu các bất lợi phi sinh học ở một số cây chuyển gen được biểu hiện quá mức gen NAC.

Bảng 2. Khả năng chống chịu bất lợi phi sinh học của cây chuyển gen biểu hiện quá mức gen NAC

Cây chuyển gen	Gen được biểu hiện quá mức	Khả năng chống chịu các điều kiện bất thuận
<i>A. thaliana</i>	<i>ANAC019</i>	Chống chịu hạn, độ mặn cao, truyền tín hiệu ABA
	<i>ANAC055</i>	Chống chịu hạn, độ mặn cao, truyền tín hiệu ABA
	<i>ANAC72</i>	Chống chịu hạn, độ mặn cao, truyền tín hiệu ABA
	<i>RD26</i>	Chống chịu hạn, mặn, truyền tín hiệu ABA
	<i>ANAC019</i>	Chống chịu lạnh, truyền tín hiệu ABA
	<i>ATAF1</i>	Gen điều hòa dương tính khả năng chịu hạn
	<i>ONAC063</i>	Khả năng nảy mầm của hạt cao hơn trong điều kiện độ mặn cao và bất lợi thẩm thấu
	<i>GmNAC20</i>	Chống chịu mặn và đóng băng
	<i>ZmSNAC1</i>	Chống chịu nhiệt độ thấp, độ mặn cao, hạn, và truyền tín hiệu ABA
	<i>TaNAC2</i>	Chống chịu hạn, mặn, và đóng băng
Lúa	<i>ANAC042</i>	Chống chịu bất lợi về nhiệt
	<i>SNAC1</i>	Tăng khả năng đóng khí khổng, chống chịu hạn và mặn
	<i>SNAC2</i>	Chống chịu mặn, hạn, lạnh, vết thương, và xử lý ABA
	<i>OsNAC4</i>	Chống chịu hạn, mặn, lạnh
	<i>OsNAC5</i>	Chống chịu ABA, mặn, lạnh, làm đầy hạt
	<i>OsNAC6</i>	Chống chịu hạn và mặn
	<i>ONAC10</i>	Chống chịu hạn, độ mặn cao, nhiệt độ thấp
Thuốc lá	<i>ONAC045</i>	Chống chịu hạn và mặn
	<i>TaNAC2a</i>	Chống chịu hạn
	<i>DgNAC1</i>	Chống chịu ABA, NaCl, hạn, và lạnh
Lúa mì	<i>EcNAC1</i>	Chống chịu bất lợi do thiếu nước và mặn
	<i>TaNAC69</i>	Chống chịu sự mất nước gây ra do PEG (PEG-induced dehydration) và độ mặn thấp
Đậu tương	<i>GmNAC11</i>	Chống chịu mặn ở rễ cây đậu tương chuyển gen



Hình 2. Vai trò của TF NAC trong nâng cao tính chống chịu bất lợi ở cây trồng

5. MỘT SỐ ĐỊNH HƯỚNG TRONG NGHIÊN CỨU TÍNH CHỐNG CHỊU Ở THỰC VẬT

Có thể thấy, nghiên cứu về chức năng của các gen mã hóa TF NAC có thể là chìa khóa cho việc cải thiện đặc tính chống chịu điều kiện bất thuận ở cây trồng. Cụ thể, các TF NAC đáp ứng bất lợi có thể được sử dụng làm vật liệu tiềm năng cho công tác chọn tạo giống ứng phó với biến đổi khí hậu thông qua các biện pháp kỹ thuật di truyền. Tuy nhiên, một số câu hỏi đã được đưa ra, như là việc biểu hiện quá mức của gen *NAC* có thể dẫn đến sự thay đổi một số tính trạng hình thái không mong muốn trên dòng chuyển gen (cây lùn, ra hoa muộn, năng suất thấp) hoặc làm tăng mẫn cảm với điều kiện khác. Hầu hết nghiên cứu về TF NAC thường chỉ tập trung vào cơ chế đáp ứng một yếu tố bất lợi trên dòng cá thể chuyển gen, trong khi trên thực tế, nhiều bất lợi phi sinh học (hạn + nóng, ngập + mặn...) sẽ tác động đồng thời lên cây trồng.

Đến nay, khi kỹ thuật chỉnh sửa gen bằng hệ thống CRISPR/Cas ra đời cho phép tạo ra các dòng đột biến mang đoạn gen được sửa một cách chính xác. Việc sửa chữa các gen *NAC* nhằm làm tăng mức độ đáp ứng bất lợi ở dòng đột biến có thể tạo ra đột phá trong cải thiện tính chống chịu ở cây trồng. Tuy nhiên, các sự kiện cây trồng chỉnh sửa gen đến nay vẫn đang được xem xét một cách kỹ lưỡng nhằm đưa ra các cơ chế

quản lý cụ thể trong khảo nghiệm và sản xuất. Ở Việt Nam, mặc dù vẫn có những rào cản nhất định trong nghiên cứu cây trồng chuyển gen nhưng một số nghiên cứu bước đầu về chức năng gen của nhóm gen mã hóa TF NAC trên cây họ Đậu đã được ghi nhận. Hơn nữa, với quy trình tái sinh chồi cây họ Đậu (đậu tương, đậu gà và lạc) đã được xây dựng và hoàn thiện như hiện nay, rõ ràng các nhà khoa học trong nước hoàn toàn đủ cơ sở để tiến hành các bước tiếp theo nhằm chọn tạo giống cây trồng ứng phó với biến đổi khí hậu thông qua các công cụ chọn giống phân tử.

Tóm lại, TF NAC là một yếu tố quan trọng tham gia vào quá trình tín hiệu trong đáp ứng bất lợi ở thực vật. Những hiểu biết về cơ chế phân tử của mạng lưới TF NAC trong đáp ứng đa bất lợi có thể là dẫn liệu quan trọng trong phát triển các thế hệ cây trồng có phổ kháng bất lợi rộng hướng đến công tác chọn tạo giống ứng phó với biến đổi khí hậu.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

- Alshareef N.O., Rey E., Khoury H., Tester M. & Schmöckel S.M. (2019). Genome wide identification of NAC transcription factors and their role in abiotic stress tolerance in *Chenopodium quinoa*. BioRxiv. 693093.
- An X., Liao Y., Zhang J., Dai L., Zhang N., Wang B., Liu L. & Peng D. (2015). Overexpression of rice

- NAC gene SNAC1 in ramie improves drought and salt tolerance. *Plant Growth Regulation*. 76(2): 211-223.
- Banerjee A. & Roychoudhury A. (2015). WRKY proteins: signaling and regulation of expression during abiotic stress responses. *The Scientific World Journal*.
- Cao H., Wang L., Nawaz M.A., Niu M., Sun J., Xie J., Kong Q., Huang Y., Cheng F. & Bie Z. (2017). Ectopic expression of pumpkin NAC transcription factor CmNAC1 improves multiple abiotic stress tolerance in *Arabidopsis*. *Frontiers in plant science*. 8: 2052.
- Cenci A., Guignon V., Roux N. & Rouard M. (2014). Genomic analysis of NAC transcription factors in banana (*Musa acuminata*) and definition of NAC orthologous groups for monocots and dicots. *Plant molecular biology*. 85(1-2): 63-80.
- Chen S., Lin X., Zhang D., Li Q., Zhao X. & Chen S. (2019). Genome-Wide Analysis of NAC Gene Family in *Betula pendula*. *Forests*. 10(9): 741.
- Chung P.J., Jung H., Do Choi Y. & Kim J.K. (2018). Genome-wide analyses of direct target genes of four rice NAC-domain transcription factors involved in drought tolerance. *BMC genomics*. 19(1): 40.
- Deng R., Zhao H., Xiao Y., Huang Y., Yao P., Lei Y., Li C., Chen H. & Wu Q. (2019). Cloning, characterization, and expression analysis of eight stress-related NAC genes in Tartary buckwheat. *Crop Science*. 59(1): 266-279.
- Diao W., Snyder J., Wang S., Liu J., Pan B., Guo G., Ge W. & Dawood M. (2018). Genome-wide analyses of the NAC transcription factor gene family in pepper (*Capsicum annuum* L.): chromosome location, phylogeny, structure, expression patterns, cis-elements in the promoter, and interaction network. *International journal of molecular sciences*. 19(4): 1028.
- Duan A.Q., Yang X.L., Feng K., Liu J.X., Xu Z.S. & Xiong A.S. (2019). Genome-wide analysis of NAC transcription factors and their response to abiotic stress in celery (*Apium graveolens* L.). *Computational Biology and Chemistry*. 107186.
- Ernst H.A., Olsen A.N., Skriver K., Larsen S. & Leggio L.L. (2004). Structure of the conserved domain of ANAC, a member of the NAC family of transcription factors. *EMBO reports*. 5(3): 297-303.
- Evans O., Dou L., Guo Y., Pang C., Wei H., Song M., Fan S. & Yu S. (2016). GhNAC18, a novel cotton (*Gossypium hirsutum* L.) NAC gene, is involved in leaf senescence and diverse stress responses. *African Journal of Biotechnology*. 15(24): 1233-1245.
- Fang Y., Liao K., Du H., Xu Y., Song H., Li X. & Xiong L. (2015). A stress-responsive NAC transcription factor SNAC3 confers heat and drought tolerance through modulation of reactive oxygen species in rice. *Journal of experimental botany*. 66(21): 6803-6817.
- Feng H., Duan X., Zhang Q., Li X., Wang B., Huang L., Wang X. & Kang Z. (2014). The target gene of tae-miR164, a novel NAC transcription factor from the NAM subfamily, negatively regulates resistance of wheat to stripe rust. *Molecular plant pathology*. 15(3): 284-296.
- Guérin C., Roche J., Allard V., Ravel C., Mouzeyar S. & Bouzidi M.F. (2019). Genome-wide analysis, expansion and expression of the NAC family under drought and heat stresses in bread wheat (*T. aestivum* L.). *PLoS One*. 14(3): e0213390.
- Guo W.-L., Wang S.-B., Chen R.-G., Chen B.-H., Du X.-H., Yin Y.-X., Gong Z.-H. & Zhang Y.-Y. (2015). Characterization and expression profile of CaNAC2 pepper gene. *Frontiers in plant science*. 6: 755.
- He K., Zhao X., Chi X., Wang Y., Jia C., Zhang H., Zhou G. & Hu R. (2019a). A novel Miscanthus NAC transcription factor MINAC10 enhances drought and salinity tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Journal of plant physiology*. 233: 84-93.
- He Q., Liu Y., Zhang M., Bai M., Priyadarshani S., Chai M., Chen F., Huang Y., Liu L. & Cai H. (2019b). Genome-Wide Identification and Expression Analysis of the NAC Transcription Factor Family in Pineapple. *Tropical Plant Biology*. pp. 1-13.
- Hong Y., Zhang H., Huang L., Li D. & Song F. (2016). Overexpression of a stress-responsive NAC transcription factor gene ONAC022 improves drought and salt tolerance in rice. *Frontiers in plant science*. 7: 4.
- Hu H., Dai M., Yao J., Xiao B., Li X., Zhang Q. & Xiong L. (2006). Overexpressing a NAM, ATAF, and CUC (NAC) transcription factor enhances drought resistance and salt tolerance in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 103(35): 12987-12992.
- Hu W., Wei Y., Xia Z., Yan Y., Hou X., Zou M., Lu C., Wang W. & Peng M. (2015). Genome-wide identification and expression analysis of the NAC transcription factor family in cassava. *PloS one*. 10(8): e0136993.
- Huang Q., Wang Y., Li B., Chang J., Chen M., Li K., Yang G. & He G. (2015). TaNAC29, a NAC transcription factor from wheat, enhances salt and drought tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *BMC plant biology*. 15(1): 268.

- Jensen M.K., Hagedorn P.H., De Torres-Zabala M., Grant M.R., Rung J.H., Collinge D.B. & Lyngkjaer M.F. (2008). Transcriptional regulation by an NAC (NAM-ATAF1, 2-CUC2) transcription factor attenuates ABA signalling for efficient basal defence towards *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*. 56(6): 867-880.
- Jeong J.S., Kim Y.S., Baek K.H., Jung H., Ha S.H., Do Choi Y., Kim M., Reuzeau C. & Kim J.K. (2010). Root-specific expression of OsNAC10 improves drought tolerance and grain yield in rice under field drought conditions. *Plant physiology*. 153(1): 185-197.
- Kaneda T., Taga Y., Takai R., Iwano M., Matsui H., Takayama S., Isogai A. & Che F.S. (2009). The transcription factor OsNAC4 is a key positive regulator of plant hypersensitive cell death. *The EMBO journal*. 28(7): 926-936.
- Kim S.Y., Kim S.G., Kim Y.S., Seo P.J., Bae M., Yoon H.K. & Park C.M. (2007). Exploring membrane-associated NAC transcription factors in *Arabidopsis*: implications for membrane biology in genome regulation. *Nucleic acids research*. 35(1): 203-213.
- Kim Y.S., Kim S.G., Park J.E., Park H.Y., Lim M.H., Chua N.H. & Park C.M. (2006). A membrane-bound NAC transcription factor regulates cell division in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 18(11): 3132-3144.
- Lee D.K., Chung P.J., Jeong J.S., Jang G., Bang S.W., Jung H., Kim Y.S., Ha S.H., Choi Y.D. & Kim J.K. (2017). The rice Os NAC 6 transcription factor orchestrates multiple molecular mechanisms involving root structural adaptations and nicotianamine biosynthesis for drought tolerance. *Plant Biotechnology Journal*. 15(6): 754-764.
- Li W., Li X., Chao J., Zhang Z., Wang W. & Guo Y. (2018). NAC family transcription factors in tobacco and their potential role in regulating leaf senescence. *Frontiers in plant science*. 9: 1900.
- Liu G., Li X., Jin S., Liu X., Zhu L., Nie Y. & Zhang X. (2014). Overexpression of rice NAC gene SNAC1 improves drought and salt tolerance by enhancing root development and reducing transpiration rate in transgenic cotton. *PLoS One*. 9(1): e86895.
- Liu M., Ma Z., Sun W., Huang L., Wu Q., Tang Z., Bu T., Li C. & Chen H. (2019a). Genome-wide analysis of the NAC transcription factor family in Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*). *BMC genomics*. 20(1): 113.
- Liu X., Bartholomew E., Black K., Dong M., Zhang Y., Yang S., Cai Y., Xue S., Weng Y. & Ren H. (2018a). Comprehensive analysis of NAC transcription factors and their expression during fruit spine development in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Horticulture research*. 5(1): 31.
- Liu Z.J., Li F., Wang L.G., Liu R.Z., Ma J.J. & Fu M.C. (2018b). Molecular characterization of a stress-induced NAC gene, GhSNAC3, from *Gossypium hirsutum*. *Journal of genetics*. 97(2): 539-548.
- Liu Z., Fu M., Li H., Chen Y., Wang L. & Liu R. (2019b). Systematic analysis of NAC transcription factors in *Gossypium barbadense* uncovers their roles in response to Verticillium wilt. *Peer J*. 7: e7995.
- Lu M., Ying S., Zhang D.F., Shi Y.S., Song Y.C., Wang T.Y. & Li Y. (2012). A maize stress-responsive NAC transcription factor, ZmSNAC1, confers enhanced tolerance to dehydration in transgenic *Arabidopsis*. *Plant cell reports*. 31(9): 1701-1711.
- Lu X., Zhang X., Duan H., Lian C., Liu C., Yin W. & Xia X. (2018). Three stress-responsive NAC transcription factors from *Populus euphratica* differentially regulate salt and drought tolerance in transgenic plants. *Physiologia plantarum*. 162(1): 73-97.
- Mao X., Chen S., Li A., Zhai C. & Jing R. (2014). Novel NAC transcription factor TaNAC67 confers enhanced multi-abiotic stress tolerances in *Arabidopsis*. *PLoS One*. 9(1): e84359.
- Min X., Jin X., Zhang Z., Wei X., Ndayambaza B., Wang Y. & Liu W. (2019). Genome-Wide Identification of NAC Transcription Factor Family and Functional Analysis of the Abiotic Stress-Responsive Genes in *Medicago sativa* L. *Journal of Plant Growth Regulation*. pp. 1-14.
- Nuruzzaman M., Manimekalai R., Sharoni A.M., Satoh K., Kondoh H., Ooka H. & Kikuchi S. (2010). Genome-wide analysis of NAC transcription factor family in rice. *Gene*. 465(1-2): 30-44.
- Olsen A.N., Ernst H.A., Leggio L.L. & Skriver K. (2005a). DNA-binding specificity and molecular functions of NAC transcription factors. *Plant Science*. 169(4): 785-797.
- Olsen A.N., Ernst H.A., Leggio L.L. & Skriver K. (2005b). NAC transcription factors: structurally distinct, functionally diverse. *Trends in plant science*. 10(2): 79-87.
- Ooka H., Satoh K., Doi K., Nagata T., Otomo Y., Murakami K., Matsubara K., Osato N., Kawai J. & Carninci P. (2003). Comprehensive analysis of NAC family genes in *Oryza sativa* and *Arabidopsis thaliana*. *DNA research*. 10(6): 239-247.
- Pinheiro G.L., Marques C.S., Costa M.D., Reis P.A., Alves M.S., Carvalho C.M., Fietto L.G. & Fontes E.P. (2009). Complete inventory of soybean NAC transcription factors: sequence conservation and

- expression analysis uncover their distinct roles in stress response. *Gene*. 444(1-2): 10-23.
- Puranik S., Sahu P.P., Srivastava P.S. & Prasad M. (2012). NAC proteins: regulation and role in stress tolerance. *Trends in Plant Science*. 17(6): 369-381.
- Rahman H., Ramanathan V., Nallathambi J., Duraiagaraja S. & Muthurajan R. (2016). Over-expression of a NAC 67 transcription factor from finger millet (*Eleusine coracana* L.) confers tolerance against salinity and drought stress in rice. *BMC biotechnology*. 16(1): 35.
- Redillas M.C., Jeong J.S., Kim Y.S., Jung H., Bang S.W., Choi Y.D., Ha S.H., Reuzeau C. & Kim J.K. (2012). The overexpression of OsNAC9 alters the root architecture of rice plants enhancing drought resistance and grain yield under field conditions. *Plant Biotechnology Journal*. 10(7): 792-805.
- Riechmann J.L., Heard J., Martin G., Reuber L., Jiang C.-Z., Keddie J., Adam L., Pineda O., Ratcliffe O. & Samaha R. (2000). Arabidopsis transcription factors: genome-wide comparative analysis among eukaryotes. *Science*. 290(5499): 2105-2110.
- Saad A.S.I., Li X., Li H.P., Huang T., Gao C.S., Guo M.W., Cheng W., Zhao G.Y. & Liao Y.C. (2013). A rice stress-responsive NAC gene enhances tolerance of transgenic wheat to drought and salt stresses. *Plant Science*. 203: 33-40.
- Sanjari S., Shirzadian-Khorramabad R., Shobbar Z.S. & Shahbazi M. (2019). Systematic analysis of NAC transcription factors' gene family and identification of post-flowering drought stress responsive members in sorghum. *Plant cell reports*. 38(3): 361-376.
- Scorza L.C.T. & Dornelas M.C. (2011). Plants on the move: towards common mechanisms governing mechanically-induced plant movements. *Plant signaling & behavior*. 6(12): 1979-1986.
- Shan X., Yang K., Xu X., Zhu C. & Gao Z. (2019). Genome-Wide Investigation of the NAC Gene Family and Its Potential Association with the Secondary Cell Wall in *Moso Bamboo*. *Biomolecules*. 9(10): 609.
- Shen J., Lv B., Luo L., He J., Mao C., Xi D. & Ming F. (2017). The NAC-type transcription factor OsNAC2 regulates ABA-dependent genes and abiotic stress tolerance in rice. *Scientific reports*. 7: 40641.
- Shinde H., Dudhate A., Tsugama D., Gupta S.K., Liu S. & Takano T. (2019). Pearl millet stress-responsive NAC transcription factor PgNAC21 enhances salinity stress tolerance in Arabidopsis. *Plant physiology and biochemistry*. 135: 546-553.
- Su H., Zhang S., Yuan X., Chen C., Wang X.F. & Hao Y.J. (2013). Genome-wide analysis and identification of stress-responsive genes of the NAM-ATAF1, 2-CUC2 transcription factor family in apple. *Plant physiology and biochemistry*. 71: 11-21.
- Sun H., Huang X., Xu X., Lan H., Huang J. & Zhang H.S. (2012). ENAC1, a NAC transcription factor, is an early and transient response regulator induced by abiotic stress in rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular biotechnology*. 52(2): 101-110.
- Tak H., Negi S. & Ganapathi T. (2017). Banana NAC transcription factor MusaNAC042 is positively associated with drought and salinity tolerance. *Protoplasma*. 254(2): 803-816.
- Takada S., Hibara K.-i., Ishida T. & Tasaka M. (2001). The CUP-SHAPED COTYLEDON1 gene of Arabidopsis regulates shoot apical meristem formation. *Development*. 128(7): 1127-1135.
- Thirumalaikumar V.P., Devkar V., Mehterov N., Ali S., Ozgur R., Turkan I., Mueller-Roeber B. & Balazadeh S. (2018). NAC transcription factor JUNGBRUNNEN 1 enhances drought tolerance in tomato. *Plant Biotechnology Journal*. 16(2): 354-366.
- Tran L.-S. P., Nakashima K., Sakuma Y., Simpson S. D., Fujita Y., Maruyama K., Fujita M., Seki M., Shinozaki K. & Yamaguchi-Shinozaki K. (2004). 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. *The Plant Cell*. 16(9): 2481-2498.
- Van Ha C., Esfahani M.N., Watanabe Y., Tran U.T., Sulieman S., Mochida K., Van Nguyen D. & Tran L.S.P. (2014). Genome-wide identification and expression analysis of the CaNAC family members in chickpea during development, dehydration and ABA treatments. *PLoS One*. 9(12): e114107.
- Vroemen C.W., Mordhorst A.P., Albrecht C., Kwaaitaal M.A. & De Vries S.C. (2003). The CUP-SHAPED COTYLEDON3 gene is required for boundary and shoot meristem formation in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 15(7): 1563-1577.
- Wang L., Hu Z., Zhu M., Zhu Z., Hu J., Qanmber G. & Chen G. (2017). The abiotic stress-responsive NAC transcription factor SINAC11 is involved in drought and salt response in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*. 129(1): 161-174.
- Wang S., Huang J., Wang X., Dang H., Jiang T. & Han Y. (2019). Expression Analysis of the NAC Transcription Factor Family of Populus in Response to Salt Stress. *Forests*. 10(8): 688.
- Wray G.A., Hahn M.W., Abouheif E., Balhoff J.P., Pizer M., Rockman M.V. & Romano L.A. (2003). The evolution of transcriptional regulation in eukaryotes. *Molecular biology and evolution*. 20(9): 1377-1419.

- Wu H., Fu B., Sun P., Xiao C. & Liu J.H. (2016). A NAC transcription factor represses putrescine biosynthesis and affects drought tolerance. *Plant physiology*. 172(3): 1532-1547.
- Xie L.-n., Ming C., Min D.-h., Lu F., Xu Z.-s., Zhou Y.-b., Xu D.-b., Li L.-c. & Zhang X.-h. (2017). The NAC-like transcription factor SiNAC110 in foxtail millet (*Setaria italica* L.) confers tolerance to drought and high salt stress through an ABA independent signaling pathway. *Journal of integrative agriculture*. 16(3): 559-571.
- Yamaguchi M., Ohtani M., Mitsuda N., Kubo M., Ohme-Takagi M., Fukuda H. & Demura T. (2010). VND-INTERACTING2, a NAC domain transcription factor, negatively regulates xylem vessel formation in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 22(4): 1249-1263.
- Yan H., Zhang A., Ye Y., Xu B., Chen J., He X., Wang C., Zhou S., Zhang X. & Peng Y. (2017). Genome-wide survey of switchgrass NACs family provides new insights into motif and structure arrangements and reveals stress-related and tissue-specific NACs. *Scientific reports*. 7(1): 1-15.
- Yuan X., Wang H., Cai J., Bi Y., Li D. & Song F. (2019a). Rice NAC transcription factor ONAC066 functions as a positive regulator of drought and oxidative stress response. *BMC plant biology*. 19(1): 278.
- Yuan X., Wang H., Cai J., Li D. & Song F. (2019b). NAC transcription factors in plant immunity. *Phytopathology Research*. 1(1): 3.
- Zhang H., Kang H., Su C., Qi Y., Liu X. & Pu J. (2018a). Genome-wide identification and expression profile analysis of the NAC transcription factor family during abiotic and biotic stress in woodland strawberry. *PLoS One*. 13(6): e0197892.
- Zhang Y., Li D., Wang Y., Zhou R., Wang L., Zhang Y., Yu J., Gong H., You J. & Zhang X. (2018b). Genome-wide identification and comprehensive analysis of the NAC transcription factor family in *Sesamum indicum*. *PLoS One*. 13(6): e0199262.
- Zheng X., Tang S., Zhu S., Dai Q. & Liu T. (2016). Identification of an NAC transcription factor family by deep transcriptome sequencing in onion (*Allium cepa* L.). *PLoS One*. 11(6): e0157871.
- Zhuo X., Zheng T., Zhang Z., Zhang Y., Jiang L., Ahmad S., Sun L., Wang J., Cheng T. & Zhang Q. (2018). Genome-wide analysis of the nac transcription factor gene family reveals differential expression patterns and cold-stress responses in the woody plant *Prunus mume*. *Genes*. 9(10): 494.