

## 植物雷帕霉素靶蛋白(TOR)信号通路研究进展

赵珺玥<sup>1</sup>, 范海延<sup>1,2,\*</sup>, 崔娜<sup>1</sup>, 于洋<sup>1</sup>, 王翔宇<sup>3</sup>, 杨芸<sup>1</sup>

<sup>1</sup>沈阳农业大学生物科学技术学院, 沈阳110866

<sup>2</sup>沈阳农业大学设施园艺省部共建教育部重点实验室, 沈阳110866

<sup>3</sup>沈阳农业大学园艺学院, 沈阳110866

**摘要:** 雷帕霉素靶蛋白(TOR)是一种存在于真核生物中进化保守的丝氨酸/苏氨酸激酶, 通过调节细胞周期、蛋白质合成、细胞能量代谢等多种途径发挥重要的生理功能。作为真核生物生长发育与免疫应答中最重要且高度保守的宏观调控者之一, TOR已成为近年生物学领域一个新的研究热点。本文主要阐述了TOR在生物中高度保守和对雷帕霉素敏感的特性, 及其在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、玉米(*Zea mays*)、豌豆(*Pisum sativum*)等植物中对生长、SnRK-TOR信号通路、糖代谢及防御反应的影响。

**关键词:** 雷帕霉素靶蛋白; TOR信号; 植物生长; 植物代谢; 免疫应答

雷帕霉素靶蛋白(target of rapamycin, TOR)是非典型的丝氨酸(Ser)/苏氨酸(Thr)蛋白激酶, 属于磷酸肌醇-3-激酶相关激酶(phosphatidylinositol 3-kinase-related kinase, PIKK)家族, 在所有真核生物的结构和功能上高度保守(Xiong等2017)。在从芽殖酵母酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)筛选抗雷帕霉素(一种阻断T细胞活化和增殖的免疫抑制剂)突变体的过程中, 首次鉴定出了TOR (Heitman等1991)。虽然酵母中鉴定到有两个TOR基因, 但在拟南芥、莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)、大多数动物和人(*Homo sapiens*)中仅含有一个TOR基因。研究发现, 拟南芥AtTOR与人mTOR的氨基酸序列具有高度相似性, 特别是蛋白激酶结构域的相似性高达75%, 表明不同物种的TOR蛋白激酶可能具有相似的性质和蛋白质底物(Xiong和Sheen 2014)。植物中, TOR可能与植物生长、发育、抗病和抗逆相耦联(Wolfson等2016; Xiong等2017)。

### 1 TOR及TOR信号通路

#### 1.1 TOR蛋白结构

除激酶结构域之外, TOR蛋白还具有其他独特的结构域。在N-末端区域, TOR由多达20个串联HEAT重复区域(Hunting-tin, EF3, PP2A、酵母PI3激酶TOR1)、FAT结构域(FRAP/ATM/TRRAP)、FRB结构域和FATC结构域依次连接而成(图1), 由于后几个结构域(FAT结构域、FRB结构域、FATC结构域)存在于所有PIKK中, 因此推测这几个结构域对PIKK的活性有重要影响(John等2011)。研究发现, HEAT结构域可以介导细胞质中蛋白质/蛋白

质相互作用, 其中包括HEAT中的4种蛋白质(Knutson 2010)。FRB结构域、FK506结合蛋白12 (FKBP12)组成的复合物与雷帕霉素结合, 对TOR产生抑制作用(Soulard等2009)。FATC结构域中细胞的氧化还原状态可能影响TOR的降解速率(Dames等2005), 但拟南芥中的FATC结构域并不是TOR发挥作用所必需的(Ren等2011)。植物TOR的蛋白结构域以及蛋白质序列可能是非常保守的。由动物、真菌、藻类和高等植物4个主要群体不同物种的TOR蛋白构建的进化树(图2)清晰反映了TOR蛋白在多个物种中的高度保守性, 证明了这种激酶的重要性(John等2011)。

#### 1.2 TOR对雷帕霉素的敏感性

在动物中, TOR对雷帕霉素敏感。雷帕霉素与由FRB结构域、FKBP12组成的复合物相互作用, 从而抑制TOR活性(Huang等2003)。同样, 在玉米和单细胞藻莱茵衣藻中, TOR对雷帕霉素也表现出敏感性(Sotelo等2010)。然而, 一些陆地植物并没有这种敏感性, 其中包括拟南芥和蚕豆(*Vicia faba*), 即使是在高浓度的雷帕霉素环境下, 拟南芥的生长也不会受到影响, 原因是植物FKBP12同系物不能有效地结合雷帕霉素(Dobrenel等2011)。但研究发现, 拟南芥在 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 雷帕霉素的处理下, 生长也受到了强烈的抑制(Xiong等2012)。

收稿 2018-01-10 修定 2018-03-20

资助 国家自然科学基金(31772314)、辽宁省自然科学基金重点项目(20170540802)和沈阳市科技计划项目(17-231-1-35)。

\* 通讯作者(hyfan74@163.com)。

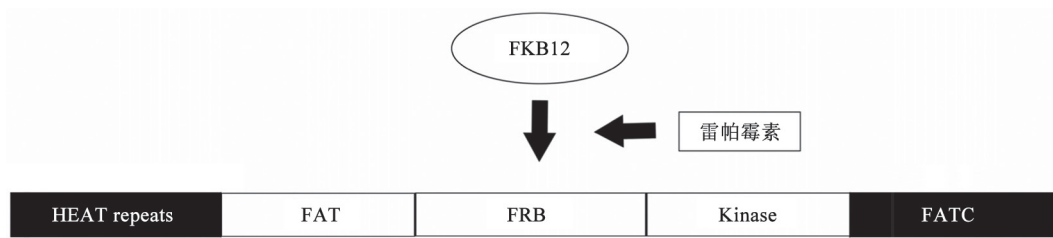


图1 TOR蛋白结构

Fig.1 TOR protein structure

FAT: 黏着斑定位结构域; FATC: C-末端粘着靶向区域; FKB12: FK506结合蛋白12; FRB: FKBP12-雷帕霉素结合蛋白; HEAT repeats: HEAT重复域; Kinase: 激酶结构域。

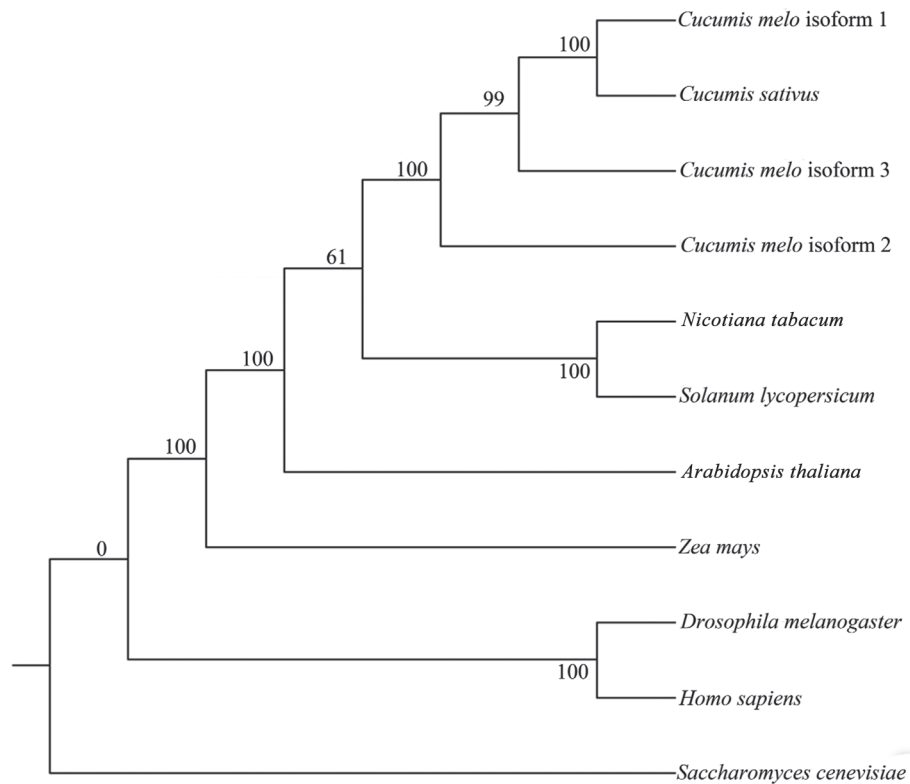


图2 不同物种TOR蛋白的进化树

Fig.2 Phylogenetic tree of TOR proteins in different species

*Arabidopsis thaliana*: 拟南芥; *Cucumis melo* isoform 1~3: 甜瓜亚型1~3; *Cucumis sativus*: 黄瓜; *Drosophila melanogaster*: 果蝇; *Homo sapiens*: 人; *Nicotiana tabacum*: 烟草; *Saccharomyces cerevisiae*: 酿酒酵母; *Solanum lycopersicum*: 番茄; *Zea mays*: 玉米。

### 1.3 TOR信号通路

近年来, TOR信号通路已被挖掘出多个元件。在哺乳动物中, TOR的活性主要受3个因素影响, 即胰岛素生长因子的丰度、营养物质以及细胞能量状态(图3)。这些因素的改变最终导致TSC1 (HAMMARTIN)/TSC2 (TUBERIN)失活, 从而激活TOR的活性。在植物中, 除TOR基因外, 基因组还含有编码TORC1组分的基因, 如TOR调控相关蛋白

(RAPTOR)和Sec13致命蛋白8 (GβL/LST8), 据报道, 拟南芥RAPTOR和HEAT重复域之间存在相互作用; 在衣藻中, LST8蛋白显示与TOR激酶结构域相互作用。但迄今还没有证据表明植物TORC2复合物的存在, 因为这种复合物的特定组分似乎不存在于光合生物的基因组中(Dobrenel等2011)。

### 1.4 TOR结合蛋白

在哺乳动物和酵母中, 组成TOR的两个多蛋白

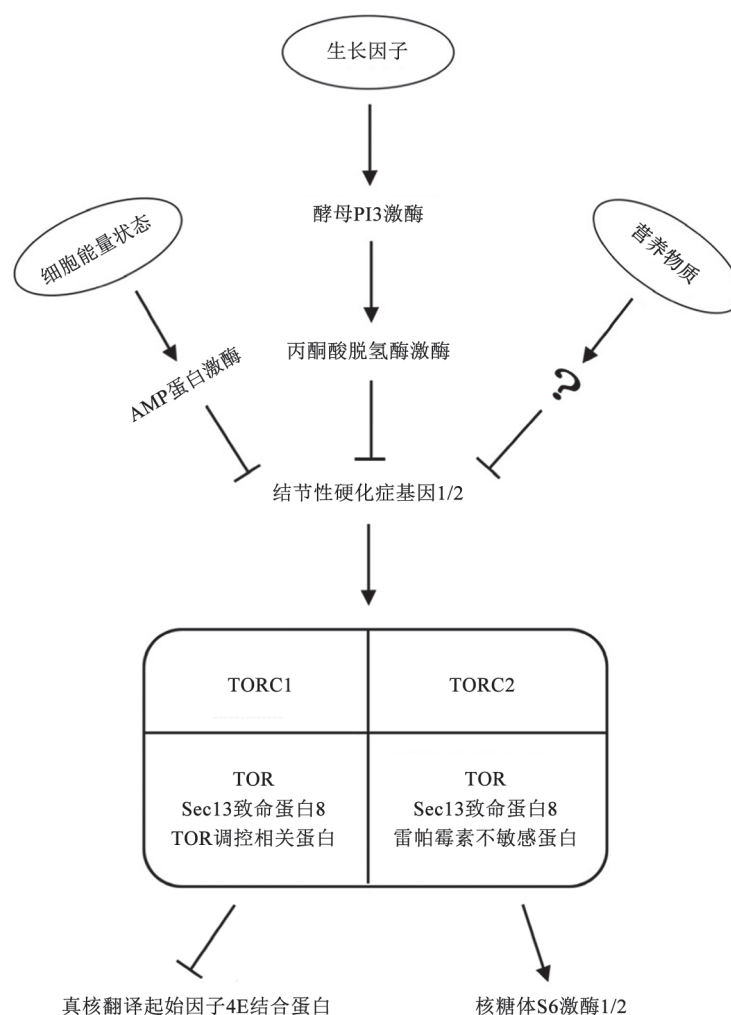


图3 哺乳动物的TOR信号通路

Fig.3 TOR signaling pathway in mammals

┘代表抑制作用, 箭头代表激活作用, 图4同。

复合物分别是TORC1和TORC2, TORC1的3个主要组成部分为TOR、mLST8、RAPTOR (TOR调控相关蛋白); TORC2主要由TOR、mLST8、RICTOR (对雷帕霉素不敏感)组成(Wullschleger等2006)。目前, 在植物基因组中检测到许多假定的TOR调节因子和底物的同源物, 如翻译控制的肿瘤蛋白(translationally controlled tumor protein, TCTP)、Ras-related GTP-结合蛋白(RAG)、PI3K、AMP激活蛋白激酶(AMPK)、磷酸肌醇依赖性激酶1(PDK1)。目前, 尚无证据证明结节性硬化症复合体(TSC)的存在。关于底物, 拟南芥基因组含有两个S6K (S6激酶)基因和两个编码PP2A磷酸酶互作蛋白的基因——2A型磷酸酶相关蛋白42 (TAP42;

植物中为TAP46)和TAP42互作蛋白41 (TIP41)。S6K结构域在植物和动物之间高度保守, 在人类S6K中鉴定的调控磷酸化位点Thr388/Thr389也存在于拟南芥序列中。因此磷酸化人Thr389的特异性抗体可用于跟踪植物中的TOR活性(Hong等2008)。

### 1.5 TOR下游调节蛋白

在哺乳动物中, 尽管有研究表明mTOR能进入细胞核中直接调节转录(Cunningham等2007), 但是大多数mTORC1的功能还是通过底物S6激酶(S6K)和真核翻译起始因子4E结合蛋白1 (4E-BP1)来进行表达调控的(Laplante和Sabatini 2012) (图3)。TOR磷酸化S6K1和4E-BP1会加速蛋白质合成(Ma和Blenis 2009)。4E-BP1的磷酸化阻止了其结合

蛋白eIF4E的结合,进而参与启动帽子结构依赖性翻译所需的eIF4F复合物的形成;S6K1可以通过多种效应器被激活,并调控mRNA生物合成以及翻译起始和延伸(Laplante和Sabatini 2012)。拟南芥中有两种S6激酶同系物,即S6K1和S6K2,通过体内实验发现,RAPTOR1B与S6K1相互作用;此外,在渗透胁迫处理拟南芥中发现S6K1活性降低,而S6K1过表达的拟南芥对渗透胁迫表现出过度敏感,说明这一过程受到TOR途径的影响(Mahfouz等2006)。

TOR信号转导的一个重要机制是对2A型蛋白磷酸酯酶(PP2As)的调控。在酵母和哺乳动物中,蛋白磷酸酶2A(PP2A)是细胞生长、营养物质利用和环境条件相互作用过程中的一种调节因子,而TAP42是PP2A的调节亚基和TOR的下游效应子。近年来的研究表明,拟南芥中TAP42的同系物TAP46具有与TAP42相似的功能,其可以正调控细胞生长并进行体外TOR磷酸化;TAP46作为TOR信号途径的正效应物调控植物生长,同时,TAP46/PP2A蛋白的丰度受TOR活性的调控(Ahn等2011)。

## 2 TOR信号通路调控植物生长发育及代谢

植物的生长发育、代谢和抗逆过程在很大的程度上是与TOR通路相耦联的,TOR通过调控转录、翻译、自噬、初生代谢和次生代谢来调控植物生长、发育、开花、衰老、寿命等;调控TOR激酶活性或TOR表达水平会导致植物生长发育和抗逆应答的变化(Xiong等2017)。

在植物中,细胞被坚硬的细胞壁包围,而细胞壁必须能够间歇性地放大来适应扩增。由于TOR途径可促进细胞的生长发育,由此可以推测TOR信号很可能参与植物细胞壁的发育。在酵母中的研究表明TOR途径在细胞壁完整性信号转导中发挥作用(Levin 2005)。对拟南芥细胞壁形成突变体*rol5* (*lrx1\_5*的抑制子)的研究为植物中的这种功能提供了第一个证据,研究发现*rol5*突变体是细胞壁形成突变体*lrx1*的抑制剂,LRX1(LRR-extensin 1)参与细胞壁形成,且*lrx1*突变体在根毛形成中表现缺失,*lrx1*与*rol5*双突变体抑制了*lrx1*的表达,即根毛发育表型与野生型相似,但是*rol5*单突变体与野生型相比,根毛较短,根表皮细胞较小,这表明细胞壁结构发生了改变(Leiber等2010)。

植物为适应环境的不断变化,必须在胁迫环境中抑制生长发育并且激活胁迫应答来维持生存,当胁迫环境消除后,植物需要及时恢复生长发育。已知植物激素脱落酸(abscisic acid, ABA)在逆境胁迫应答过程中有关键作用(Zhao等2016)。近年来,最新研究揭示了TOR和ABA受体偶联的信号途径间通过相互磷酸化修饰,介导植物生长发育和胁迫应答的平衡。研究发现,ABA受体PYR1/PYLs蛋白存在一个保守的磷酸化位点,磷酸化的PLY蛋白不能与ABA结合,也不能抑制PP2C的活性,进而无法感知和传递ABA信号,延迟恢复生长发育,经外源ABA处理后,这一磷酸化位点消失,TOR则能特异地磷酸化PYL蛋白这一位点(Wang等2017)。

在植物生长中,根尖分生组织和茎尖分生组织分别负责植物地下根和地上茎组织的生长发育,地上茎尖分生组织的激活同时需要葡萄糖信号和光信号,而在地下的根尖的激活则只需要葡萄糖信号的供给。有研究推测,光线能激活茎尖而不激活根尖生长的原因可能是因为植物激素生长素的参与,生长素是细胞分裂所必需的,也介导植物TOR信号的转导(Schepetilnikov等2013)。Li等(2017)通过使用DII-VENUS转基因系统,监测对比光照处理与否的条件下生长素水平,表明光诱导生长素在茎尖上积累,通过实时定量PCR(quantitative real-time PCR, qPCR)分析发现,光特异性上调了茎尖中YUC2、YUC4和YUC7的表达,YUC编码生长素生物合成中的黄素单加氧酶,表明光通过生长素生物合成部分地引发生长素积累,生长素与葡萄糖共同激活TOR信号通路,且这种活化会被雷帕霉素阻断,证明生长素作用于激活TOR的光信号途径下游。

植物Glc-TOR信号转导的独特之处在于抑制 $\beta$ -氧化(TAG脂肪酶和酰基辅酶A氧化酶)和乙醛酸循环(苹果酸合酶和异柠檬酸裂合酶)等代谢基因表达过程中起关键作用的酶,这是拟南芥种子萌发过程中必需的(Graham 2008)。Glc-TOR信号转导还控制植物特异性基因,促进细胞壁聚合物/蛋白质的合成,控制植物生长、防御所需的次生代谢途径(Keurentjes等2006)。

作为自养生物,植物在成熟的光合叶片中产生糖以支持根、果和幼叶的储能及生长(何亚飞等



2016)。糖可以和激素、环境及其他代谢密切相互作用共同调控特定组织细胞的储能和营养来促进植物生长(Li和Sheen 2016)。对光自养拟南芥幼苗的分生组织激活和植物生长中的TOR信号网络进行分析,发现光合作用主要是通过糖酵解和线粒体生物能量传递来控制TOR信号,从而迅速控制代谢转录网络并激活根分生组织中的细胞周期(Xiong和Sheen 2012)。研究发现,SnRK1(Snf1相关蛋白激酶1)和TOR这两种进化上保守的蛋白激酶,在植物糖敏感和能量管理中起到核心作用(孔伟胜等2016)。虽然SnRK1和TOR途径的各个组成部分在真核生物中是不同的,但结构非常相似。SnRK1和TOR都是蛋白激酶复合物,针对糖信号以拮抗方式调节生长发育。SnRK1-TOR信号网络在植物生长初期阶段发挥作用,TOR促进植物生长和发育进展,而SnRK1则抑制这些过程(Roustan等2016)(图4)。

淀粉是植物碳储存最普遍的形式,淀粉丰度与植物生长呈负相关(Sulpice等2009)。在部分沉默的*tor*-RNAi系、*lst8*突变体和雌二醇诱导的人工microRNA amiR-*tor*植物中的淀粉积累表型(Caldana等2013; Dobrenel等2013)让人联想到酵母和动物中TORC1的缺失导致碳通过糖原积累的方式储存(Schmelzle等2004)。与淀粉积累相反,在乙醇诱导的*tor*-RNAi株系、*lst8*突变体和雷帕霉素处理过表达酵母*FKBP12*的拟南芥植物中,棉子糖和肌醇半乳糖苷水平降低,但在雌二醇诱导的amiR-*tor*植物中升高,棉子糖和肌醇半乳糖苷通常在高光、饥

饿、寒冷、干旱和高盐等胁迫条件下积累(Dobrenel等2013)。淀粉和TAG在各种TOR缺陷植物中的积累可能反映了存在新陈代谢的分级控制,因此TOR不同程度的长期缺失可能会引起碳流量的重新定向,这取决于代谢回路的连接、生理和营养状况以及环境条件(Caldana等2013; Dobrenel等2013)。

### 3 TOR与植物防御反应

植物免疫力依赖于宿主细胞感知病原体并产生快速而有效的反应机制对抗病原体,从而限制其传播(Zanetti和Blanco 2017)。植物第二个层面的免疫主要依靠抗病基因编码的蛋白产物起作用,这些蛋白大部分是NB-LRR(nucleotide binding-leucine rich repeat)蛋白,不同的NB-LRR蛋白可以直接或间接识别不同来源的病原体效应子,并且激发效应子触发的免疫(effector-triggered immunity, ETI)。ETI可导致细胞过敏性死亡(hypersensitive response, HR),进而限制病原体扩展。研究表明ETI导致细胞质中已有mRNAs的转译状态发生改变,转录调控的mRNAs包括编码HR相关的蛋白质、TOR和其他免疫相关蛋白质。TOR是中心翻译调节剂和生长促进剂,影响植物从生长相关活动转变为防御相关反应,沉默TOR能降低植物对病原菌丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)和透明细胞单胞菌(*Hyaloperonospora arabidopsidis*)的敏感性,同时植物转录组中与防御反应和先天免疫相关的基因富集,表明TOR负调节植物防御反应(Meteignier等2017)。

还有研究表明, TOR表达下调强烈激活热休克

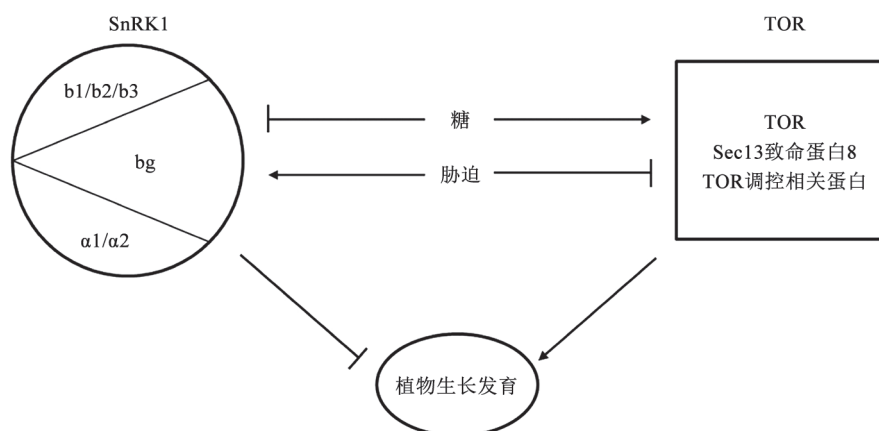


图4 SnRK1与TOR在植物中的调节作用

Fig.4 Regulatory roles of SnRK1 and TOR in plants

蛋白、病程相关蛋白(pathogenesis-related proteins, PRs)和抗病蛋白(Caldana等2013)。沉默TOR下游效应蛋白TAP46能导致细胞程序性死亡,并激活烟草(*Nicotiana tabacum*)叶片中与细胞死亡相关及防御相关的基因,如PR1、PR2、PR5(Ahn等2011)。Song等(2017)认为棉花(*Gossypium*)和拟南芥中TOR信号与茉莉酸(jasmonic acid, JA)信号存在关联, TOR负调控JA信号通路。此外,降低TOR活性使合成代谢减少、分解代谢增加(Caldana等2013),这可能与细胞活动重新定位来生成防御反应所需要的能量相关。TOR作为植物免疫的负调节因子,也暗示了植物和动物的免疫系统之间的相似之处。

#### 4 展望

大多数真核生物只含有一个TOR基因,而酵母和利什曼原虫主要分别存在两个和三个TOR基因。TOR基因的破坏在真核生物中是致命的,表明TOR是真核细胞生命所必需的。TOR功能从酵母到人类是高度保守的,它控制着关键的生物过程,如核糖体生物合成、蛋白质合成、三羧酸循环和应激反应。在动物和酵母中,TOR途径由于其调节细胞生长及代谢中的重要性而受到极大的关注。通过对一些异养真核生物,如酵母、秀丽隐杆线虫(*Caenorhabditis elegans*)、黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)和哺乳动物的检测,发现它们都对雷帕霉素敏感,使用雷帕霉素喂养来模拟营养限制和能量消耗模式,发现会显著延长哺乳动物的寿命,因此,雷帕霉素是人类预防医学的研究热点。

近年,关于植物TOR途径的研究也受到越来越多的重视。有趣的是,大多数植物在有氧生长条件下对雷帕霉素不敏感,这种不敏感可能涉及自我免疫机制。TOR信号是通过大量的磷酸化底物和效应物介导的,识别与分析TOR激酶底物,将为TOR激酶磷酸化及其在植物生长发育中的作用提供更全面的观点。目前,植物中TOR信号分子机制研究还不够深入,只发现了少数TOR通路组分,但这些组分在很大程度上调控了植物的生长发育。探究TOR信号通路介导的植物生长核心调控机制,可为深入研究在特定器官生长和相关代谢回路中,机体间营养协调的机理提供理论基础。

TOR与糖信号之间转导的发现也揭示了在植物生长过程中分生组织营养调控中缺失的一个环节,它们可能有助于阐明干细胞代谢和增殖的转录网络,这对于植物的生长发育起着重要的作用。

在哺乳动物中,TOR通路整合外源信号和内源信号(如细胞能量状态水平、激素和生长因子)刺激细胞生长、增殖和分化,而且在转录调控先天免疫或获得性免疫过程中也起到重要作用。尽管植物TOR信号的转译目标还不清楚,但其在植物从生长转向免疫过程中似乎发挥积极作用。在植物免疫过程中TOR是否影响mRNAs选择性翻译,以及其转录调控的潜在目标有哪些等问题,还需要进一步的研究来阐明。

#### 参考文献(References)

- Ahn CS, Han JA, Lee HS, et al (2011). The PP2A regulatory subunit Tap46, a component of the TOR signaling pathway, modulates growth and metabolism in plants. *Plant Cell*, 23 (1): 185–209
- Caldana C, Li Y, Leisse A, et al (2013). Systemic analysis of inducible target of rapamycin mutants reveal a general metabolic switch controlling growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 73 (6): 897–909
- Cunningham JT, Rodgers JT, Arlow DH, et al (2007). mTOR controls mitochondrial oxidative function through a YY1-PGC-1 $\alpha$  transcriptional complex. *Nature*, 450 (7170): 736–740
- Dames SA, Mulet JM, Rathgeb-Szabo K, et al (2005). The solution structure of the FATC domain of the protein kinase target of rapamycin suggests a role for redox-dependent structural and cellular stability. *J Biol Chem*, 280 (21): 20558–20564
- Dobrenel T, Marchive C, Azzopardi M, et al (2013). Sugar metabolism and the plant target of rapamycin kinase: a sweet operaTOR? *Front Plant Sci*, 4 (1): 93
- Dobrenel T, Marchive C, Sormani R, et al (2011). Regulation of plant growth and metabolism by the TOR kinase. *Biochem Soc Trans*, 39 (2): 477–481
- Graham IA (2008). Seed storage oil mobilization. *Annu Rev Plant Biol*, 59 (1): 115–142
- He YF, Li X, Xie YF (2016). Research progress in sugar signal and its regulation of stress in plants. *Plant Physiol J*, 52 (3): 241–249 (in Chinese with English abstract) [何亚飞, 李霞, 谢寅峰(2016). 植物中糖信号及其对逆境调控的研究进展. *植物生理学报*, 52 (3): 241–249]
- Heitman J, Movva NR, Hiestand PC, et al (1991). FK 506-binding protein proline rotamase is a target for the immunosuppressive agent FK 506 in *Saccharomyces cerevisiae*.

- evisiae*. Proc Natl Acad Sci USA, 88 (5): 1948–1952
- Hong Y, Pan X, Welti R, et al (2008). Phospholipase D $\alpha$ 3 is involved in the hyperosmotic response in *Arabidopsis*. Plant Cell, 20 (3): 803–816
- Huang S, Bjornsti MA, Houghton PJ (2003). Rapamycins: mechanism of action and cellular resistance. Cancer Biol Ther, 2 (3): 222–232
- John F, Roffler S, Wicker T, et al (2011). Plant TOR signaling components. Plant Signal Behav, 6 (11): 1700–1705
- Keurentjes JJ, Fu J, de Vos CH, et al (2006). The genetics of plant metabolism. Nat Genet, 38 (7): 842–849
- Knutson BA (2010). Insights into the domain and repeat architecture of target of rapamycin. J Struct Biol, 170 (2): 354–363
- Kong WS, Liu Y, Wang LJ, et al (2016). Research progress of plant family of SnRK. Plant Physiol J, 52 (4): 413–422 (in Chinese with English abstract) [孔伟胜, 刘言, 王林娟等 (2016). 植物SnRK家族的研究进展. 植物生理学报, 52 (4): 413–422]
- Laplante M, Sabatini DM (2012). mTOR signaling in growth control and disease. Cell, 149 (2): 274
- Leiber RM, John F, Verhertbruggen Y, et al (2010). The TOR pathway modulates the structure of cell walls in *Arabidopsis*. Plant Cell, 22 (6): 1898–1908
- Levin DE (2005). Cell wall integrity signaling in *Saccharomyces cerevisiae*. Microbiol Mol Biol Rev, 69 (2): 262–291
- Li L, Sheen J (2016). Dynamic and diverse sugar signaling. Curr Opin Plant Biol, 33: 116–125
- Li X, Cai W, Liu Y, et al (2017). Differential TOR activation and cell proliferation in *Arabidopsis* root and shoot apices. Proc Natl Acad Sci USA, 114 (10): 2765–2770
- Ma XM, Blenis J (2009). Molecular mechanisms of mTOR-mediated translational control. Nat Rev Mol Cell Biol, 10 (5): 307–318
- Mahfouz MM, Kim S, Delauney AJ, et al (2006). *Arabidopsis* TARGET OF RAPAMYCIN interacts with RAPTOR, which regulates the activity of S6 kinase in response to osmotic stress signals. Plant Cell, 18 (2): 477–490
- Meteignier LV, El Oirdi M, Cohen M, et al (2017). Transcriptome analysis of an NB-LRR immune response identifies important contributors to plant immunity in *Arabidopsis*. J Exp Bot, 68 (9): 2333–2344
- Ren M, Qiu S, Venglat P, et al (2011). Target of rapamycin regulates development and ribosomal RNA expression through kinase domain in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 155 (3): 1367–1382
- Roustan V, Jain A, Teige M, et al (2016). An evolutionary perspective of AMPK–TOR signaling in the three domains of life. J Exp Bot, 67 (13): 3897–3907
- Schepetilnikov M, Dimitrova M, Mancera-Martinez E, et al (2013). TOR and S6K1 promote translation reinitiation of uORF-containing mRNAs via phosphorylation of eIF3h. EMBO J, 32 (8): 1087–1102
- Schmelzle T, Beck T, Martin DE, et al (2004). Activation of the RAS/cyclic AMP pathway suppresses a TOR deficiency in yeast. Mol Cell Biol, 24: 338–351
- Song Y, Zhao G, Zhang X, et al (2017). The crosstalk between Target of Rapamycin (TOR) and Jasmonic Acid (JA) signaling existing in *Arabidopsis* and cotton. Sci Rep, 7: 45830
- Sotelo R, Garrocho-Villegas V, Aguilar R, et al (2010). Coordination of cell growth and cell division in maize (*Zea mays* L.) relevance of the conserved TOR signal transduction pathway. In Vitro Cell Dev Biol, 46 (6): 578–586
- Soulard A, Cohen A, Hall MN (2009). TOR signaling in invertebrates. Curr Opin Cell Biol, 21 (6): 825–836
- Sulpice R, Pyl ET, Ishihara H, et al (2009). Starch as a major integrator in the regulation of plant growth. Proc Natl Acad Sci USA, 106 (25): 10348–10353
- Wang P, Zhao Y, Li Z, et al (2017). Reciprocal regulation of the TOR kinase and ABA receptor balances plant growth and stress response. Mol Cell, 69 (1): 100–112
- Wolfson RL, Chantranupong L, Saxton RA, et al (2016). Sestrin2 is a leucine sensor for the mTORC1 pathway. Science, 351 (6268): 43–48
- Wullschlegel S, Loewith R, Hall MN (2006). TOR signaling in growth and metabolism. Cell, 124 (3): 471–484
- Xiong F, Zhang R, Meng Z, et al (2017). Brassinosteroid Insensitive 2 (BIN2) acts as a downstream effector of the Target of Rapamycin (TOR) signaling pathway to regulate photoautotrophic growth in *Arabidopsis*. New Phytol, 213 (1): 233–249
- Xiong Y, Sheen J (2012). Rapamycin and glucose-target of rapamycin (TOR) protein signaling in plants. J Biol Chem, 287 (4): 2836–2842
- Xiong Y, Sheen J (2014). The role of target of rapamycin signaling networks in plant growth and metabolism. Plant Physiol, 164 (2): 499–512
- Zanetti ME, Blanco FA (2017). Translational switching from growth to defense – a common role for TOR in plant and mammalian immunity? J Exp Bot, 68 (9): 2077–2081
- Zhao Y, Chan Z, Gao J, et al (2016). ABA receptor PYL9 promotes drought resistance and leaf senescence. Proc Natl Acad Sci USA, 113 (7): 1949–1954

## Research progress in plant target of rapamycin (TOR) signaling pathway

ZHAO Jun-Yue<sup>1</sup>, FAN Hai-Yan<sup>1,2,\*</sup>, CUI Na<sup>1</sup>, YU Yang<sup>1</sup>, WANG Xiang-Yu<sup>3</sup>, YANG Yun<sup>1</sup>

<sup>1</sup>College of Biological Science and Technology, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China

<sup>2</sup>Ministry of Education–Liaoning Province Key Laboratory of Facilities Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China

<sup>3</sup>College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China

**Abstract:** Target of rapamycin (TOR) is a kind of evolutionarily conservative serine/threonine kinase existing in eukaryotes, and plays an important role in regulating cell cycle, protein synthesis, and cell energy metabolism. As one of the most important and highly conservative macro-regulators in the growth of eukaryote and immune response, TOR has become a new research hotspot in biology field in recent years. This paper mainly elaborates the high conservativity and sensitivity to rapamycin characteristics of TOR, and its impact on growth, sucrose nonfermentation-associated protein kinases (SnRKPT), TOR signaling pathway, glucose metabolism and defense response in plants such as *Arabidopsis thaliana*, *Zea mays*, *Pisum sativum*, etc.

**Key words:** target of rapamycin; TOR signaling; plant growth; plant metabolism; immune response

---

Received 2018-01-10 Accepted 2018-03-20

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31772314), Natural Science Foundation of Liaoning Province (20170540802), and Shenyang Science and Technology Project (17-231-1-35).

\*Corresponding author (hyfan174@163.com).