

张中起,代名扬,李昆仑,等.大豆TOR家族全基因组鉴定及表达特征分析[J].江苏农业学报,2025,41(10):1886-1898.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2025.10.002

大豆TOR家族全基因组鉴定及表达特征分析

张中起¹,代名扬²,李昆仑¹,吕令华¹,刘磊¹,曹嵩晓³,李品¹,张震彪⁴,薛墨庸⁴

(1.菏泽市农业科学院,山东 菏泽 274000; 2.江苏中烟工业有限责任公司技术中心,江苏 南京 210019; 3.日照市东港区农业农村局,山东 日照 276800; 4.中国农业科学院烟草研究所,山东 青岛 266101)

摘要: 雷帕霉素靶(TOR)蛋白是植物生长、发育和应激反应中的主要调节因子。目前对植物TOR基因的研究仍十分有限,且在重要农作物大豆中的相关研究尤为缺乏。本研究利用生物信息学方法鉴定了大豆TOR基因家族,分析了其蛋白质理化性质、基因结构、蛋白质二级结构、磷酸化位点、染色体位置、系统发育关系、进化压力、启动子元件、蛋白质互作网络和表达模式等。结果表明,GmTOR1和GmTOR2蛋白序列长度均为2468aa,二级结构主要为 α 螺旋和无规则卷曲,分别有193个、191个潜力较高的磷酸化位点。GmTOR1和GmTOR2分别位于1号和11号染色体上,启动子区存在脱落酸(ABA)、茉莉酸甲酯(MeJA)、乙烯(ETH)、赤霉素(GA)和水杨酸(SA)等响应元件,表明GmTOR1和GmTOR2可能参与激素调控、干旱胁迫、盐胁迫、低温胁迫、大豆疫霉菌感染等响应过程。转录组数据分析结果表明,GmTOR1和GmTOR2在茎尖、花、侧芽和豆荚中优势表达。GmTOR1和GmTOR2受淹水胁迫后在根中的表达先下降后上升,而在叶中的表达模式截然相反。GmTOR1和GmTOR2受低温胁迫、大豆疫霉菌感染和乙烯诱导后下调表达。qRT-PCR验证结果表明,GmTOR1、GmTOR2基因在盐胁迫下的表达模式与转录组测序结果基本一致。本研究系统分析了GmTOR1和GmTOR2的序列特征、进化关系及表达模式,丰富了对大豆TOR基因家族的认识,并为它们的后续功能研究奠定了坚实的理论基础。

关键词: 大豆; GmTOR1; GmTOR2; 生物信息学; 进化; 表达特征

中图分类号: S565.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2025)10-1886-13

Genome-wide identification and expression characteristics analysis of soybean TOR family

ZHANG Zhongqi¹, DAI Mingyang², LI Kunlun¹, LYU Linghua¹, LIU Lei¹, CAO Songxiao³, LI Pin¹, ZHANG Zhenbiao⁴, XUE Moyong⁴

(1. Heze Academy of Agricultural Sciences, Heze 274000, China; 2. Technology Center, China Tobacco Jiangsu Industrial Co., Ltd., Nanjing 210019, China; 3. Donggang District Bureau of Agriculture and Rural Affairs, Rizhao 276800, China; 4. Tobacco Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Qingdao 266101, China)

Abstract: The target of rapamycin (TOR) protein serves as a central regulator in plant growth, development, and

收稿日期:2025-02-08

基金项目:山东省蔬菜产业技术体系菏泽综合试验站项目(SDAIT-05-26);山东省自然科学基金项目(ZR2024QC237)

作者简介:张中起(1991-),男,山东菏泽人,硕士,农艺师,主要从事豆类育种和基因组学研究。(E-mail) soybean2021@163.com

通讯作者:薛墨庸,(E-mail) moyongxue@163.com

stress responses. Current research on plant TOR genes remains limited, with particularly scarce investigations in important crops like soybean. This study employed bioinformatics approaches to identify the soybean TOR gene family and analyzed various characteristics including protein physicochemical properties, gene structure, protein secondary structure, phosphorylation sites, chromosomal

localization, phylogenetic relationships, evolutionary constraints, promoter elements, protein interaction networks, and expression patterns. Results revealed that both GmTOR1 and GmTOR2 proteins contain 2 468 amino acids, with secondary structures predominantly composed of α -helices and random coils, exhibiting 193 and 191 high-potential phosphorylation sites, respectively. *GmTOR1* and *GmTOR2* are located on chromosomes 1 and 11, respectively. Promoter regions contain response elements for abscisic acid (ABA), methyl jasmonate (MeJA), ethylene (ETH), gibberellin (GA), and salicylic acid (SA), suggesting *GmTOR1* and *GmTOR2* may participate in hormone regulation and responses to drought stress, salt stress, cold stress, and *Phytophthora sojae* infection. Transcriptomic data analysis demonstrated that *GmTOR1* and *GmTOR2* exhibited predominant expression in shoot apices, flowers, lateral buds, and pods. Under flooding stress, their expression in roots decreased initially and then increased, whereas the opposite pattern was observed in the leaves. *GmTOR1* and *GmTOR2* were down-regulated in response to cold stress, *Phytophthora sojae* infection, and ethylene induction. qRT-PCR validation results indicated that the expression patterns of *GmTOR1* and *GmTOR2* under salt stress were largely consistent with the transcriptome sequencing results. Here, we systematically analyzed the sequence characteristics, evolutionary relationships, and expression patterns of *GmTOR1* and *GmTOR2*. These findings enrich our understanding of the soybean TOR gene family and provide a solid theoretical foundation for their subsequent functional studies.

Key words: soybean; *GmTOR1*; *GmTOR2*; bioinformatics; evolution; expression characteristics

大豆是中国重要的油料和粮食作物^[1-2],在农业生产过程中,常面临多种生物和非生物胁迫,进而影响其产量和品质^[3-4]。雷帕霉素靶(TOR)蛋白属于非典型的丝氨酸(Ser)/苏氨酸(Thr)蛋白激酶,可以感知和整合糖代谢、次生代谢物、激素和其他外界信号,参与调节植物生长发育、细胞分化伸长、抗病和胁迫响应等过程^[5-6]。因此,明确大豆 TOR 基因的序列特征、进化和表达模式等,对深入研究大豆 TOR 基因的功能具有重要意义。

TOR 的功能和结构高度保守,从 N 端到 C 端包含典型的 HEAT 结构域、DUF3358 结构域、FAT 结构域、FRB 结构域、PI3Kc 结构域和 FATC 结构域^[7]。在动物和酵母菌中,TOR 形成 TORC1 和 TORC2 2 种复合体,而在植物中只发现了 TORC1 复合体^[8]。研究表明,TOR 是协调植物生长发育的重要能量传感器^[9]。葡萄糖驱动 TOR-FIE-PRC2 信号调控拟南芥叶、分枝、花和角果的形成以及营养生长向生殖生长的转变^[10]。沉默盐芥 TOR 基因导致植株生长缓慢,花和种子的发育明显受阻^[11]。玉米 FKBP12 与 TOR 形成蛋白复合体调控种子萌发^[12]。水稻核糖体蛋白 S6 激酶通过 TOR-RAPTOR2 途径调控类囊体膜形成和植株生长^[13]。葡萄糖-TOR-EIN2 信号途径通过 EIN2 磷酸化调控拟南芥细胞的伸长和增殖^[14]。水稻 FKBP12 将蔗糖信号转导至 TOR 通路,从而调控细胞分裂^[15]。除此之外,TOR 基因还参与植物营养利用、激素合成和次生代谢途径^[16]。拟南芥

TOR 蛋白作为营养传感器与 CBLs、CIPKs 组成了低钾响应信号网络^[17]。雷帕霉素靶蛋白通过自噬和茉莉酸甲酯(MeJA)途径调节平邑甜茶对低氮胁迫的响应^[18]。拟南芥 TOR 基因通过影响 ACSs 的转录和蛋白质表达负调控乙烯生物合成^[19]。丹参 TOR 信号途径影响次生代谢途径中萜类和酚酸类化合物的生物合成^[20]。研究表明,TOR 基因在作物抗病和非生物胁迫中也发挥着重要功能。烟草中异源表达盐芥 TOR 基因增强了植株对黑胫病的抗性^[21]。黄瓜 CTPs 介导 TOR 信号途径调控植株对白粉病的抗病性^[22]。番茄 TOR 参与光合作用、叶绿素合成和低温响应等多个信号通路^[23]。棉花 TOR 通过调控 MeJA 的合成和转导影响棉苗对干旱胁迫的抗性^[24]。

TOR 基因广泛存在于植物中,目前对 TOR 基因家族的研究主要集中在拟南芥、玉米、水稻等模式植物,而大豆 TOR 基因鉴定鲜有报道。本研究拟通过对大豆 TOR 基因的序列特性、系统进化、表达模式等进行生物信息学分析,旨在为深入研究 TOR 基因在大豆生长发育和响应逆境胁迫的机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 大豆 TOR 基因家族的鉴定

从大豆数据库(<https://www.soybase.org/>)下载大豆(Williams 82)和野生大豆(W05)的基因组数据,从 Ensembl 数据库(<https://plants.ensembl.org/index.html>)下载拟南芥、水稻、玉米和小麦的基因组数据,

从豌豆数据库(<https://peagdb.com/index/>)下载豌豆的基因组数据,从烟草数据库(<http://lifenglab.hzau.edu.cn/Nicomics/>)下载烟草基因组数据,从棉花数据库(<http://cotton.zju.edu.cn/index.htm>)下载棉花基因组数据。通过 InterPro 数据库(<https://www.ebi.ac.uk/interpro/download/pfam/>)下载 TOR 蛋白的 HEAT 结构域(pfam13513)、DUF3358 结构域(pfam11865)、FAT 结构域(pfam02259)、FRB 结构域(pfam08771)、PI3Kc 结构域(pfam00454)和 FATC 结构域的隐马尔可夫模型(HMM)文件,通过 TBtools 软件的 HMMER 程序检索候选 TOR 基因。使用 NCBI-CD-Search 在线网站(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>) (参数 *E-Value cut-off*:0.01) 确认最终 TOR 蛋白。使用在线软件 ExPASy (<http://www.expasy.org>) 分析 TOR 蛋白的相对分子量、等电点、不稳定系数、脂肪指数和总平均亲水性等,利用在线网站 Plant-mPLoc (<http://www.csbio.sjtu.edu.cn/bioinf/plant-multi/>) 预测亚细胞定位。

1.2 大豆 TOR 基因结构和保守基序分析

根据 TOR 基因的注释信息,使用 TBtools 软件^[25]绘制基因结构图。使用在线网站 MEME (<https://meme-suite.org/meme/tools/meme>) 分析 TOR 蛋白的保守基序。

1.3 大豆 TOR 蛋白二级结构和磷酸化位点分析

利用在线网站 prabi (<https://npsa-prabi.ibcp.fr/>) 预测大豆 TOR 蛋白二级结构。利用网站 Net-Phos-3.1 (<https://services.healthtech.dtu.dk>) 预测 TOR 蛋白磷酸化位点。

1.4 大豆 TOR 基因启动子元件和群体选择性消除分析

提取大豆 TOR 基因上游 1 500 bp 的启动子序列,使用在线网站 PlantCARE (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 分析启动子序列中顺式作用元件,利用 Excel 整理启动子元件类型和数量,通过 TBtools 软件 Heatmap 程序^[25]绘制热图。利用在线数据库 SoyMD (<https://yanglab.hzau.edu.cn/SoyMD/#/>) 统计大豆 TOR 基因的群体选择性消除分析结果。

1.5 大豆 TOR 基因染色体定位和复制事件分析

根据 TOR 基因的注释信息,使用 TBtools 软件^[25]对 TOR 基因在大豆染色体上的分布进行可视化。利用 TBtools 软件的 MCScanX 程序^[25]分析 TOR

基因在大豆基因组中的复制事件,并探讨大豆与其他植物间的共线性。利用 Ka/Ks_Calculator 3.0^[26] 软件计算大豆 TOR 旁系同源基因对的非同义替换位点替换次数(*Ka*)/同义替换位点替换次数(*Ks*)值。

1.6 大豆 TOR 基因家族系统发育树和蛋白质互作网络分析

参考从大豆和野生大豆、拟南芥、豌豆、棉花、烟草、水稻、小麦、玉米等 9 个物种中获得的 TOR 蛋白序列信息,利用 MEGA 11 软件^[27]构建系统进化树,采用邻接法,*Bootstrap* 值为 1 000 次。使用在线网站 iTOL (<https://itol.embl.de/itol.cgi>) 对系统发育树进一步美化、着色和分类。利用在线网站 STRING 11.5 (<https://cn.string-db.org/>) 分析大豆 TOR 蛋白互作网络。

1.7 大豆 TOR 基因转录组表达数据

为了解大豆 TOR 基因的表达模式,通过大豆数据库 SoyOmics (<https://ngdc.cncb.ac.cn/soyomics/index>) 获得了来自不同组织或器官的转录组数据。通过数据库 PlantExp (<https://biotec.njau.edu.cn/plantExp/>) 获得大豆 TOR 基因在淹水、干旱、低温、盐胁迫和大豆疫霉菌侵染以及乙烯处理下的转录组数据。

1.8 qRT-PCR 验证大豆 TOR 基因表达

首先采用 1% 次氯酸钠将大豆 Williams 82 种子消毒液浸泡 15 min,随后用去离子水冲洗 3 次。将表面消毒后的种子均匀平铺于湿润滤纸上,置于 25 ℃ 人工气候箱中恒温催芽 3 d 后转移至 1/2 改良 Hoagland 营养液中,在 26 ℃ 环境培养室中进行水培,光周期设置为 16 h 光照/8 h 黑暗。在 1/2 改良 Hoagland 营养液中分别添加 150 mmol/L NaCl (模拟盐胁迫) 或 20% 聚乙二醇 6000 (模拟干旱胁迫),待大豆幼苗第一片三出复叶完全展开进行胁迫处理,于处理 0 h、1 h、3 h、6 h、12 h、24 h 时采集大豆幼苗根系组织,每个时间点合并 3 个生物学重复的样本进行总 RNA 提取。采集后的根系组织样本经液氮速冻后转移至 -80 ℃ 超低温冰箱保存。采用 TRIzol 试剂提取大豆根系组织总 RNA。cDNA 合成使用 TaKaRa 公司 PrimeScript™ RT 试剂盒完成。通过 Primer 5 软件设计基因引物,以大豆内参基因 *GmActin* 作为标准化对照,采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法计算目标基因相对表达量。本研究用引物序列见表 1。

表 1 qRT-PCR 的引物序列

Table 1 Primer sequences used for qRT-PCR

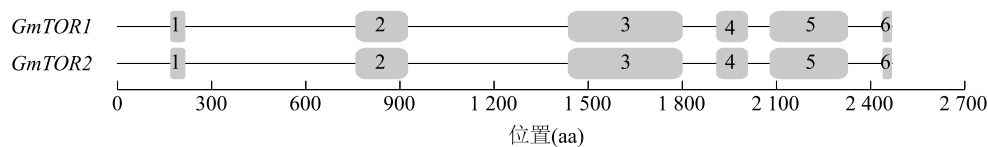
基因	正向引物(5'→3')	反向引物(5'→3')
<i>GmActin</i>	CGGTGGTCTATCTTGGCATC	GTCTTTCGCTTCAATAACCCTA
<i>GmTOR1</i>	ACTTTTGGTTCGGATTGGGC	AGCTTCTTCCAGTGCCTCAT
<i>GmTOR2</i>	ACTTTTGGTTCGGATTGGGC	AACGGCTAGCTTCTTCCAGT

2 结果与分析

2.1 大豆 TOR 基因家族成员鉴定

从 9 个物种基因组中鉴定到 17 个 TOR 基因,分别是大豆 *GmTOR1* (Glyma.01G241300)、*GmTOR2* (Glyma.11G002600),野生大豆 *GsTOR1* (Glysoja.01G002491)、*GsTOR2* (Glysoja.11G028577),拟南芥 *AtTOR* (AT1G50030),豌豆 *PsTOR1* (Psat04G0647100),

棉花 *GhTOR1-1A* (GH_A01G0107)、*GhTOR1-1D* (GH_D01G0098)、*GhTOR2-12A* (GH_A12G0169)、*GhTOR2-12D* (GH_D12G0178),烟草 *NtTOR1* (Nbe0-1g00580)、*NtTOR2* (Nbe12g32960),水稻 *OsTOR* (Os-05t0235300),玉米 *ZmTOR* (Zm00001eb285840),小麦 *TaTOR1-1A* (TraesCS1A03G0592800)、*TaTOR1-1B* (TraesCS1B03G0687800)、*TaTOR1-1D* (TraesCS1D-03G0564400)。除拟南芥 *AtTOR*、玉米 *ZmTOR*、水稻 *OsTOR* 已被克隆报道外,其他 6 个物种 TOR 基因尚未被鉴定。从物种间 TOR 基因数量来看,棉花具有最多的 TOR 基因。大豆 TOR1 蛋白、TOR2 蛋白均具有典型的 HEAT 结构域、DUF3358 结构域、FAT 结构域、FRB 结构域、PI3Kc 结构域和 FATC 结构域(图 1),相同的结构域有相似分布位置。



1: HEAT 结构域; 2: DUF3385 结构域; 3: FAT 结构域; 4: FRB 结构域; 5: PI3Kc 结构域; 6: FATC 结构域。

图 1 大豆 TOR 蛋白结构域

Fig.1 Soybean TOR protein domains

2.2 大豆 TOR 蛋白的理化性质

由表 2 可知,大豆 TOR1、TOR2 蛋白序列长度均为 2 468 aa,相对分子量分别为 277 480、277 670,等电点分别为 6.41、6.44,不稳定系数分别为 42.12、42.19,脂肪指数分别为 100.39、101.18,总平

均亲水性均小于 0,表明 2 个大豆 TOR 蛋白具有亲水性。大豆 TOR1 蛋白、TOR2 蛋白的亚细胞定位预测结果均为细胞质。综上可知,*GmTOR1* 与 *GmTOR2* 的蛋白质理化性质相似性较高。

表 2 大豆 TOR 蛋白理化性质

Table 2 Physicochemical properties of soybean TOR protein

基因名称	基因编号	蛋白质长度 (aa)	相对分子量	等电点	不稳定系数	脂肪指数	总平均亲水性	亚细胞定位
<i>GmTOR1</i>	Glyma.01G241300	2 468	277 480	6.41	42.12	100.39	-0.12	细胞质
<i>GmTOR2</i>	Glyma.11G002600	2 468	277 670	6.44	42.19	101.18	-0.11	细胞质

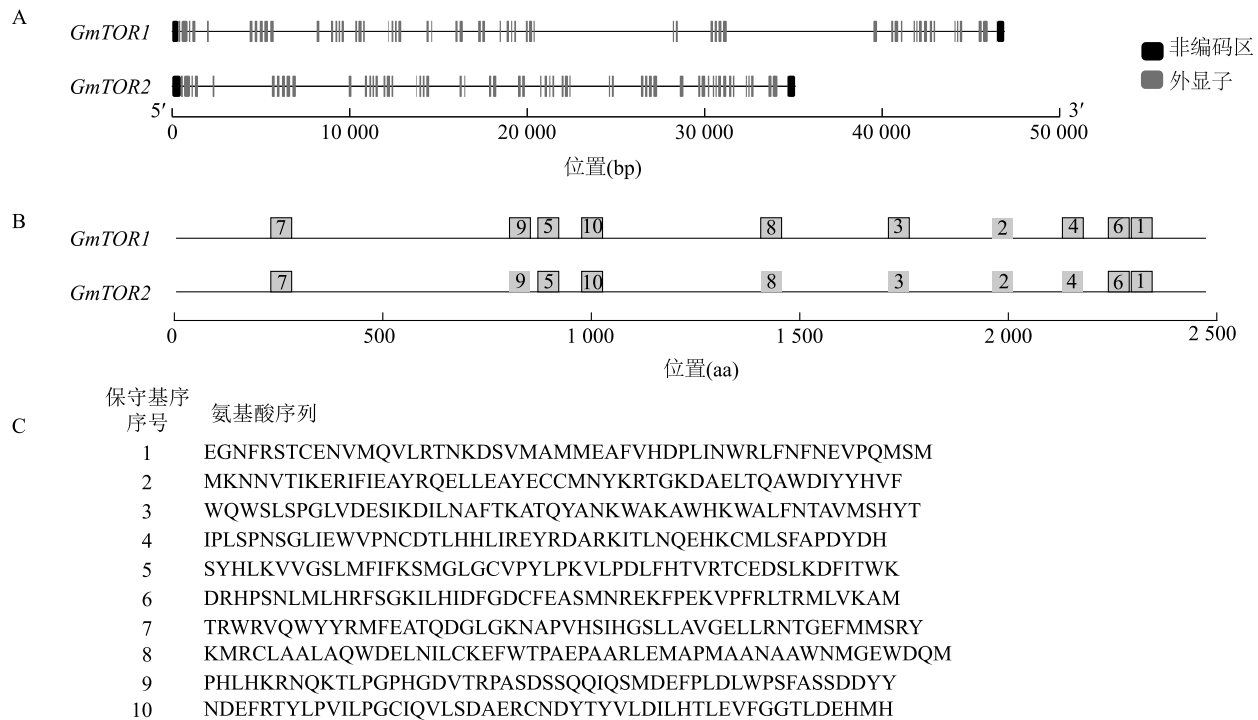
2.3 大豆 TOR 基因结构和保守基序

大豆 TOR 家族的基因结构和保守基序见图 2A,经统计发现 *GmTOR1*、*GmTOR2* 的外显子数量均为 57 个,*GmTOR1* 的基因序列长度接近 50 000 bp,而 *GmTOR2* 基因序列相对较短。由此可见,大豆 TOR 基因的外显子数量多且序列较长。由图 2B 和图 2C 可知,从大豆 TOR 蛋白中鉴定到 10 个共有的

保守基序 (motif1 ~ motif10),基序的长度相似。从分布位置来看,基序 7 位于氨基端,基序 1 位于羧基端,基序 1 和基序 6 分布较为紧凑。

2.4 大豆 TOR 蛋白二级结构特征

分析发现,大豆 TOR 蛋白均没有跨膜蛋白和信号肽。由表 3 可知,*GmTOR1* 蛋白与 *GmTOR2* 蛋白二级结构中 α 螺旋占比分别为 68.19%、68.92%,延



A:基因结构;B:保守基序分布;C:保守基序氨基酸序列。图B中,方框中数字代表保守基序序号。

图2 大豆 TOR 家族的基因结构和保守基序

Fig.2 Gene structure and conserved motifs of TOR family in soybean

伸链占比分别为 2.59%、2.47%, β 转角占比分别为 1.46%、1.13%, 无规则卷曲占比分别为 27.76%、27.47%。综上可知,GmTOR1 蛋白与 GmTOR2 蛋白二级结构的构成类型和占比相似, α 螺旋和无规则卷曲为主要组成部分。

表3 大豆 TOR 蛋白的二级结构

Table 3 Secondary structure of TOR protein in soybean

蛋白质	α 螺旋占比 (%)	延伸链占比 (%)	β 转角占比 (%)	无规则卷曲占比 (%)
GmTOR1	68.19	2.59	1.46	27.76
GmTOR2	68.92	2.47	1.13	27.47

2.5 大豆 TOR 蛋白的磷酸化位点

蛋白质磷酸化是植物体内重要的共价修饰,参与细胞周期调控、生长发育、胁迫响应和信号转导等关键生理过程。TOR 蛋白作为激酶家族成员,通过磷酸化修饰介导植物细胞内信号传递,其磷酸化位点对这一过程至关重要。大豆 TOR 蛋白的磷酸化位点分析结果如表 4 所示,GmTOR1 蛋白、GmTOR2 蛋白的磷酸化位点数量具有相似性,分别有 193 个、

191 个潜力较高的磷酸化位点,其中丝氨酸磷酸化位点数量最多,苏氨酸磷酸化位点次之,酪氨酸磷酸化位点最少。

表4 大豆 TOR 蛋白的潜在磷酸化位点

Table 4 Potential phosphorylation sites of TOR protein in soybean

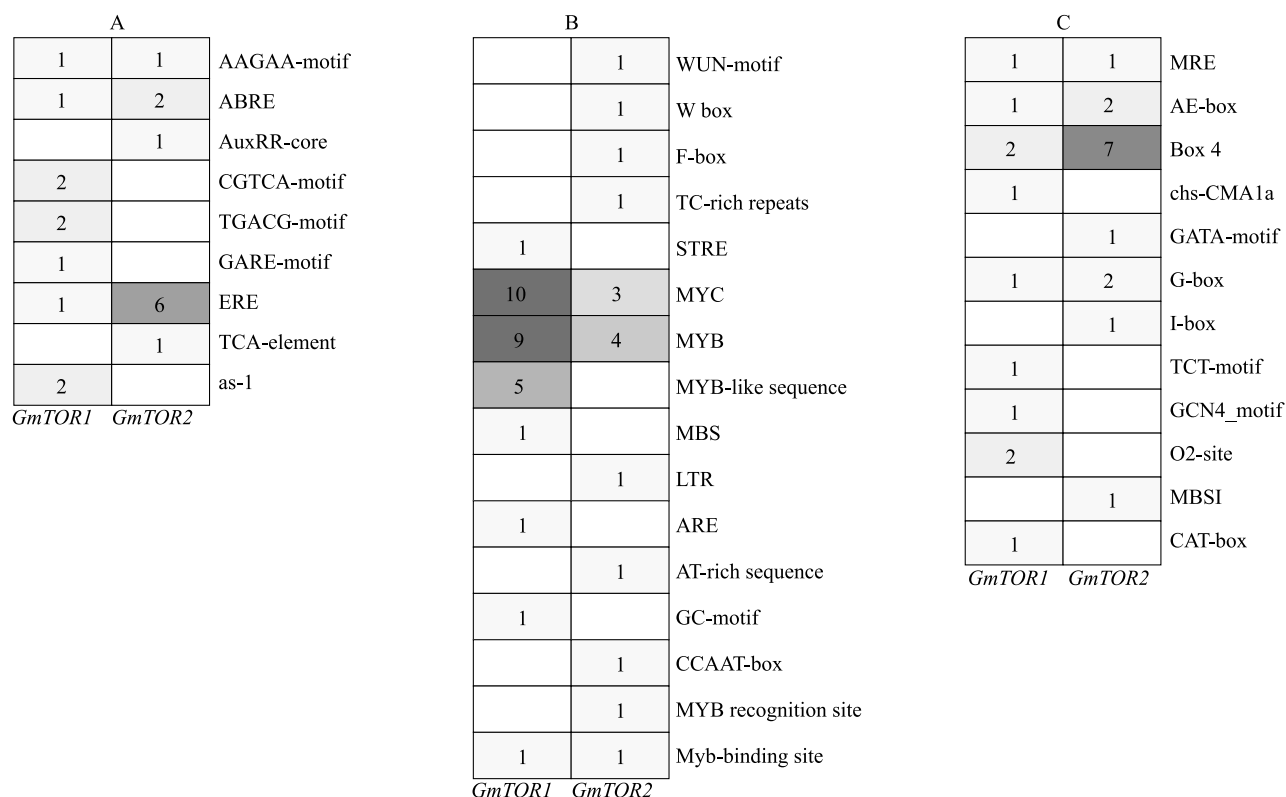
蛋白质	丝氨酸磷酸化位点数量	苏氨酸磷酸化位点数量	酪氨酸磷酸化位点数量	合计
GmTOR1	118	53	22	193
GmTOR2	119	51	21	191

2.6 大豆 TOR 基因启动子调控元件

大豆 TOR 基因启动子调控元件的类型和数量见图 3,由图 3A 可知,*GmTOR1*、*GmTOR2* 均具有脱落酸响应元件(AAGAA-motif、ABRE),*GmTOR2* 具有 6 个乙烯响应元件(ERE),多于 *GmTOR1*; *GmTOR1* 具有 4 个茉莉酸甲酯响应元件(CGTCA-motif、TGACG-motif)、2 个水杨酸响应元件(as-1);*GmTOR2* 具有 1 个生长素响应元件(AuxRR-core)、1 个水杨酸响应元件(TCA-element);仅 *GmTOR1* 含有 1 个赤霉素响应元件(GARE-motif)。由图 3B 可知,*GmTOR1*、*GmTOR2* 均具有的干

旱胁迫响应元件有 MYC、MYB、Myb-binding site。*GmTOR1* 特异性地具有干旱胁迫响应元件(MYB-like sequence、MBS)、厌氧响应元件(ARE)、缺氧响应元件(GC-motif)、防御和应激响应元件(STRE)。*GmTOR2* 特异性具有 1 个机械损伤响应元件(WUN-motif)、2 个病原响应元件(W box、F-box)、1 个防御应激元件(TC-rich repeats)、1 个低温响应元件(LTR)、1 个诱导子响应元件(AT-rich sequence)、1 个 MYBHv1 结合位点(CCAAT-box)、1 个 MYB 识别位点(MYB recognition

site)。由图 3C 可知,*GmTOR1*、*GmTOR2* 同时具有 4 种光响应元件(MRE、AE-box、Box 4、G-box),此外,*GmTOR1* 还具有 2 种特有的光响应元件(chs-CMA1a 和 TCT-motif),*GmTOR2* 还具有 2 种特有的光响应元件(GATA-motif 和 I-box)。*GmTOR1* 具有胚乳表达调控元件(GCN4_motif)、玉米醇溶蛋白代谢调控元件(O2-site)和分生组织表达调控元件(CAT-box),*GmTOR2* 具有 1 个类黄酮生物合成基因调控元件(MBSI)。综上可知,大豆 TOR 基因启动子调控元件的类型丰富。



A: 激素响应元件; B: 生物和非生物胁迫响应元件; C: 生长和发育响应元件。

图 3 大豆 TOR 基因启动子调控元件

Fig.3 Regulatory elements of TOR gene promoter in soybean

2.7 大豆 TOR 基因染色体定位和复制事件

由图 4 可见,大豆 *GmTOR1*、*GmTOR2* 分别定位于 1 号染色体的远端和 11 号染色体的远端,基因组内部共线性分析结果表明,*GmTOR1* 与 *GmTOR2* 属于旁系同源基因对,蛋白质氨基酸序列相似度为 99.0%,非同义替换位点替换次数(Ka)/同义替换位点替换次数(Ks)= 0.065 (小于 1.000),表明大豆主要受纯化选择压力的影响,可能主要经历了基因组复制。

2.8 大豆 TOR 基因群体选择性消除分析

大豆 *GmTOR1*、*GmTOR2* 基因在 8 个大豆群体

中的选择性消除分析结果见表 5。*GmTOR1* 基因在 G1(野生大豆)类群中的 π 值最高,为 0.005,其次是 G2(中国黄淮海地区的地方品种)类群(0.004)和 G6(美国的地方品种和栽培品种以及来自中国黄淮海和华北地区的部分栽培品种)类群(0.004),在 G3(中国黄淮海地区的栽培品种)类群中最低(0.002),表明 *GmTOR1* 基因在野生大豆和地方种类群的核苷酸多样性较高,在栽培种类群中的核苷酸多样性较低。*GmTOR2* 基因在 G2(中国黄淮海地区的地方品种)类群中的 π 值最高(0.002),在

G1、G3、G4(中国南方的地方品种和栽培品种)、G5(日本和韩国的地方品种)、G6、G7(中国北方的地方品种)和 G8(中国北方的栽培品种)类群中的 π 值相对较低,表明 *GmTOR2* 基因在 8 个大豆类群中的核苷酸多样性均较低。*GmTOR1* 基因在 G1、G2、G3、G4、G5、G6、G7 和 G8 品种类群中的 *Tajima's D* 均大于 0,表明该基因可能因为种群收缩、正向选择或一些非中性演化的事件产生了较多的低频变异。*GmTOR2* 基因在 G1、G2、G3、G4、G5、G7 和 G8 等 7 个品种类群中的 *Tajima's D* 均大于 0,在 G6(美国的地方品种和栽培品种以及来自中国黄淮海和华北地区的部分栽培品种)类群中 *Tajima's D* 小于 0,表明该基因可能因为种群扩张、负向选择、群体分化或亚群体之间的基因流减弱等进化过程,在不同类群中分别积累了特定的高频变异。

表 5 *GmTOR1* 和 *GmTOR2* 基因群体选择性消除分析结果分析

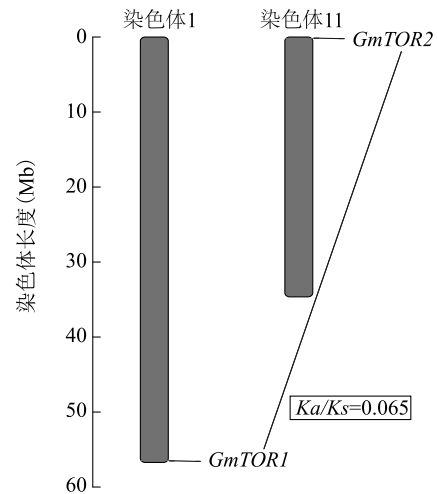
Table 5 Results of selective elimination analysis of *GmTOR1* and *GmTOR2* gene populations

选择信号	基因	G1	G2	G3	G4	G5	G6	G7	G8
π	<i>GmTOR1</i>	0.005	0.004	0.002	0.003	0.003	0.004	0.003	0.003
	<i>GmTOR2</i>	0.001	0.002	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001
<i>Tajima's D</i>	<i>GmTOR1</i>	3.590	6.420	1.390	3.120	2.390	3.530	3.320	1.950
	<i>GmTOR2</i>	0.463	2.590	0.088	1.360	0.155	-0.216	1.000	1.000

π 值代表群体内遗传多样性。*Tajima's D* 统计量被用于判断群体是否符合中性进化模型,负值表明可能存在正选择导致的选择性清除。G1 ($N=591$) 代表野生大豆种质;G2 ($N=439$) 代表中国黄淮海地区的地方品种;G3 ($N=379$) 代表中国黄淮海地区的栽培品种;G4 ($N=686$) 代表中国南方的地方品种和栽培品种;G5 ($N=251$) 代表日本和韩国的地方品种;G6 ($N=687$) 代表美国的地方品种和栽培品种以及来自中国黄淮海和华北地区的部分栽培品种;G7 ($N=539$) 代表中国北方的地方品种;G8 ($N=842$) 代表中国北方的栽培品种。 N 代表品种数量。

2.9 植物 *TOR* 基因系统进化树和共线性

大豆、野生大豆、豌豆、棉花、拟南芥、烟草、玉米、小麦和水稻等物种 *TOR* 基因的系统进化关系见图 5A,大豆与野生大豆的物种进化关系最近,与属于双子叶植物的豌豆、棉花、拟南芥和烟草关系较近;大豆与单子叶植物玉米、小麦和水稻的物种进化关系较远。9 个植物 *TOR* 基因的系统进化树见图 5B,17 个 *TOR* 基因被分为 4 组,其中 I 组仅包含双子叶植物烟草的 2 个 *TOR* 基因;II 组仅包含单子叶植物的 5 个 *TOR* 基因,1 个水稻 *TOR* 基因、1 个玉米 *TOR* 基因、3 个小麦 *TOR* 基因;III 组包含双子叶植物豆科 3 个物种的 5 个 *TOR* 基因,其中 2 个大豆 *TOR* 基因、2 个野生大豆 *TOR* 基因、1 个豌豆 *TOR* 基因;IV 组分别包含双子叶植物 4 个棉花 *TOR* 基因和 1 个拟南芥 *TOR* 基因;系统进化关系分析结果表明,单子叶植物水稻、玉米和小麦 *TOR* 基因的遗传进化关系较近,而双子叶植物大豆、野生大豆、豌豆

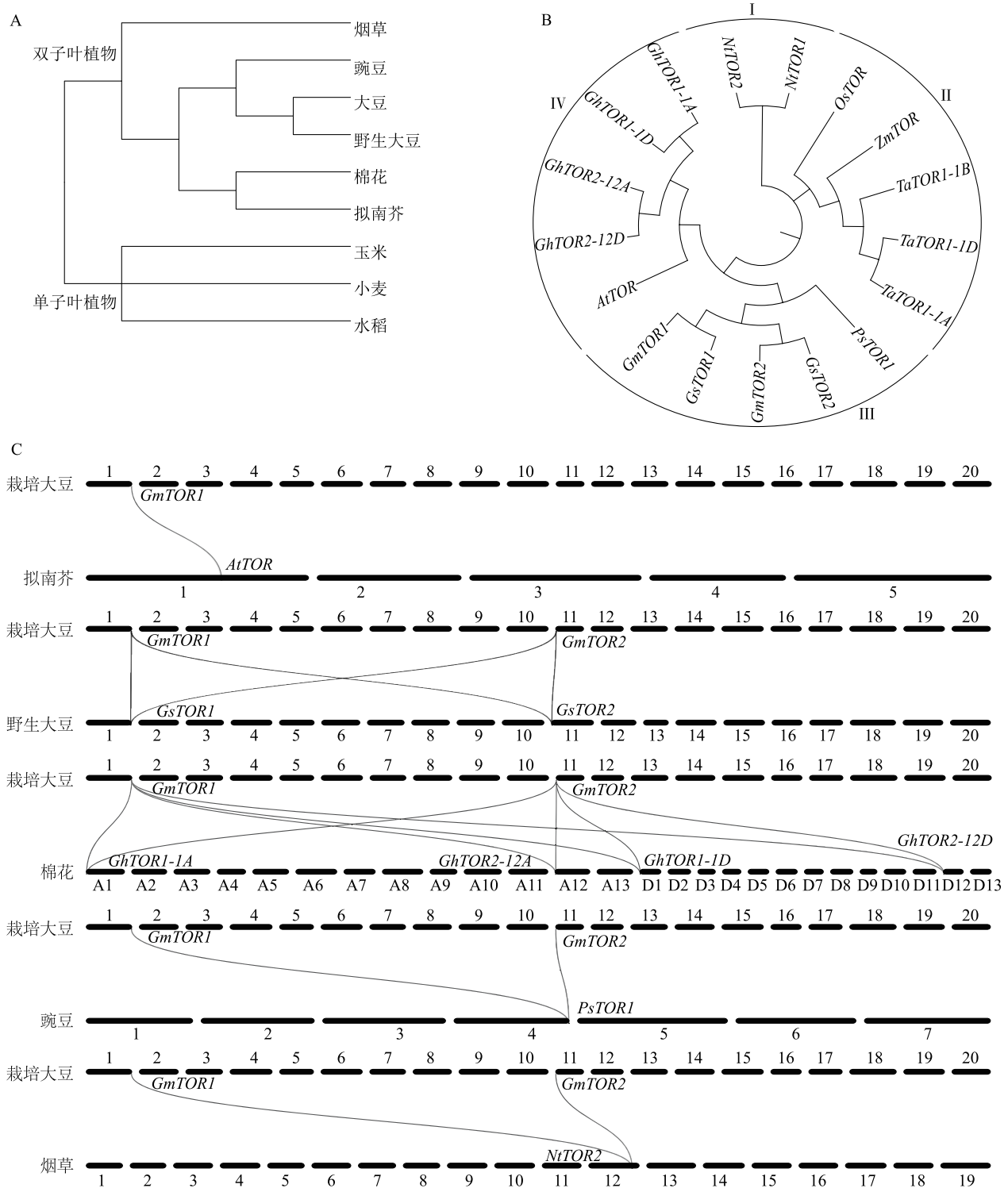


Ka : 非同义替换位点替换次数; Ks : 同义替换位点替换次数。

图 4 大豆 *TOR* 基因染色体定位和基因复制

Fig.4 Chromosomal localization and gene duplication of *TOR* gene in soybean

TOR 基因的遗传进化关系较近。此外, *GmTOR1-GsTOR1*、*GmTOR2-GsTOR2* 分别位于系统进化树末端相邻的分枝,表明它们的遗传关系最为相近。物种间共线性分析结果(图 5C)表明,大豆与拟南芥仅存在 1 对直系同源基因 *GmTOR1-AtTOR*,大豆与野生大豆存在 *GmTOR1-GsTOR1*、*GmTOR1-GsTOR2*、*GmTOR2-GsTOR1*、*GmTOR2-GsTOR2* 共 4 对直系同源基因,大豆与棉花存在 *GmTOR1-GhTOR1-1A*、*GmTOR1-GhTOR1-1D*、*GmTOR1-GhTOR2-12A*、*GmTOR1-GhTOR2-12D*、*GmTOR2-GhTOR1-1A*、*GmTOR2-GhTOR1-1D*、*GmTOR2-GhTOR2-12A*、*GmTOR2-GhTOR2-12D* 共 8 对直系同源基因,大豆与豌豆存在 2 对直系同源基因 *GmTOR1-PsTOR1* 和 *GmTOR2-PsTOR1*,大豆与烟草存在 *GmTOR1-NtTOR2*、*GmTOR2-NtTOR2* 共 2 对直系同源基因。此外,共线性分析结果表明,大豆与玉米、小麦、水稻 3 个物种不存在 *TOR* 基因的直系同源关系。



A:物种进化树;B:系统进化树;C:物种间共线性。图B中,Gm:大豆;At:拟南芥;Gs:野生大豆;Gh:棉花;Ps:豌豆;Nt:烟草;Ta:小麦;Zm:玉米;Os:水稻。图C中,1,2,3,4,5,6,7,8,9,10,11,12,13,14,15,16,17,18,19,20分别表示染色体1、染色体2、染色体3、染色体4、染色体5、染色体6、染色体7、染色体8、染色体9、染色体10、染色体11、染色体12、染色体13、染色体14、染色体15、染色体16、染色体17、染色体18、染色体19、染色体20。A代表A亚组染色体,D代表D亚组染色体。

图5 植物 TOR 基因系统进化树和共线性分析结果

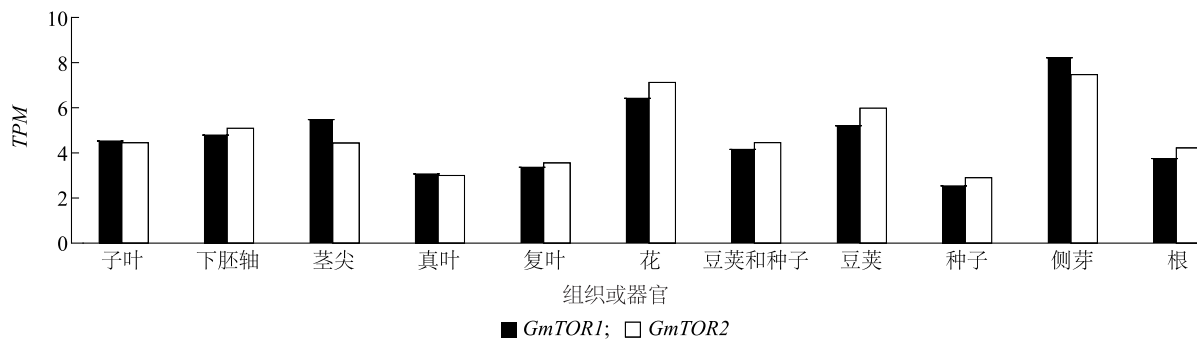
Fig.5 Phylogenetic tree and collinearity analysis of TOR genes in plants

2.10 大豆 TOR 蛋白互作网络

大豆 GmTOR1、GmTOR2 蛋白互作网络如图 6 所示, GmTOR1、GmTOR2 蛋白处于蛋白互作网络的中心位置, 主要与 3 个参与无义介导的 mRNA 降解途径 (NMD) 的因子 Glyma.12G178600 (SMG8)、Glyma.01G228300 (SMG9A) 和 Glyma.11G011100 (SMG9B) 互作, SMG 蛋白具有进化上保守的 EST1 结构域, 在无义介导的 mRNA 降解中发挥着进化保守的作用。此外 GmTOR1、GmTOR2 同时与调控去磷酸化的 Glyma.04G234900 (PP2A 调节亚基 TAP46) 和 DNA 结合转录因子激活的 Glyma.02G082800 (BZIP131) 互作。

2.11 大豆 TOR 基因组织表达特征

由图 7 可知, 大豆 GmTOR1、GmTOR2 的组织表达特征具有相似性, 它们均在侧芽、花、豆荚、茎尖等



TPM: 每百万条转录本。

图 7 GmTOR1 和 GmTOR2 的组织表达

Fig.7 Tissue expression of GmTOR1 and GmTOR2

2.12 大豆 TOR 基因在胁迫和激素诱导下的表达特征

由图 8A 和图 8B 可知, 在干旱胁迫下, 大豆叶和根中 GmTOR1、GmTOR2 的表达特征具有相似性。由图 8C 可知, 在乙烯诱导的 72 h 内, 大豆叶中 GmTOR1、GmTOR2 的表达总体呈下降趋势, 表明它们的表达受到了乙烯的抑制。由图 8D 和 8E 可知, 在淹水胁迫下, 大豆 GmTOR1、GmTOR2 在根和叶中呈现出相反的表达特征。在淹水胁迫前 3 d, 叶中 GmTOR1、GmTOR2 的相对表达量呈现总体升高的趋势, 淹水胁迫消除后 1 d, 叶中 GmTOR1、GmTOR2 的相对表达量恢复到接近淹水处理前。在淹水胁迫前 2 d, 根中 GmTOR1、GmTOR2 的相对表达量呈现不断降低的趋势, 淹水胁迫消除后 1 d, 根中 GmTOR1、GmTOR2 的相对表达量恢复到接近淹水处理前。由图 8F 可知, 大豆 GmTOR1、GmTOR2 受大豆疫霉菌感染后相对表达

组织或器官中优势表达。此外大豆 GmTOR1、GmTOR2 在豆荚和种子中也有一定程度的表达。组织表达特征分析结果表明, GmTOR1、GmTOR2 在大豆生长发育的不同时期及不同组织或器官中具有不同的表达特点。

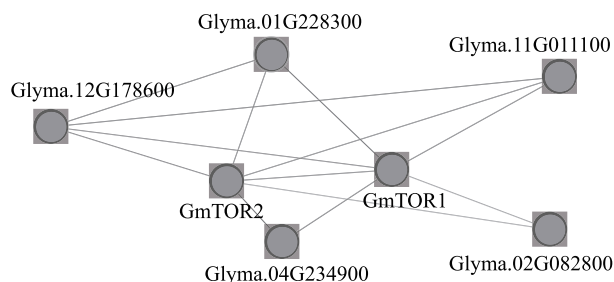


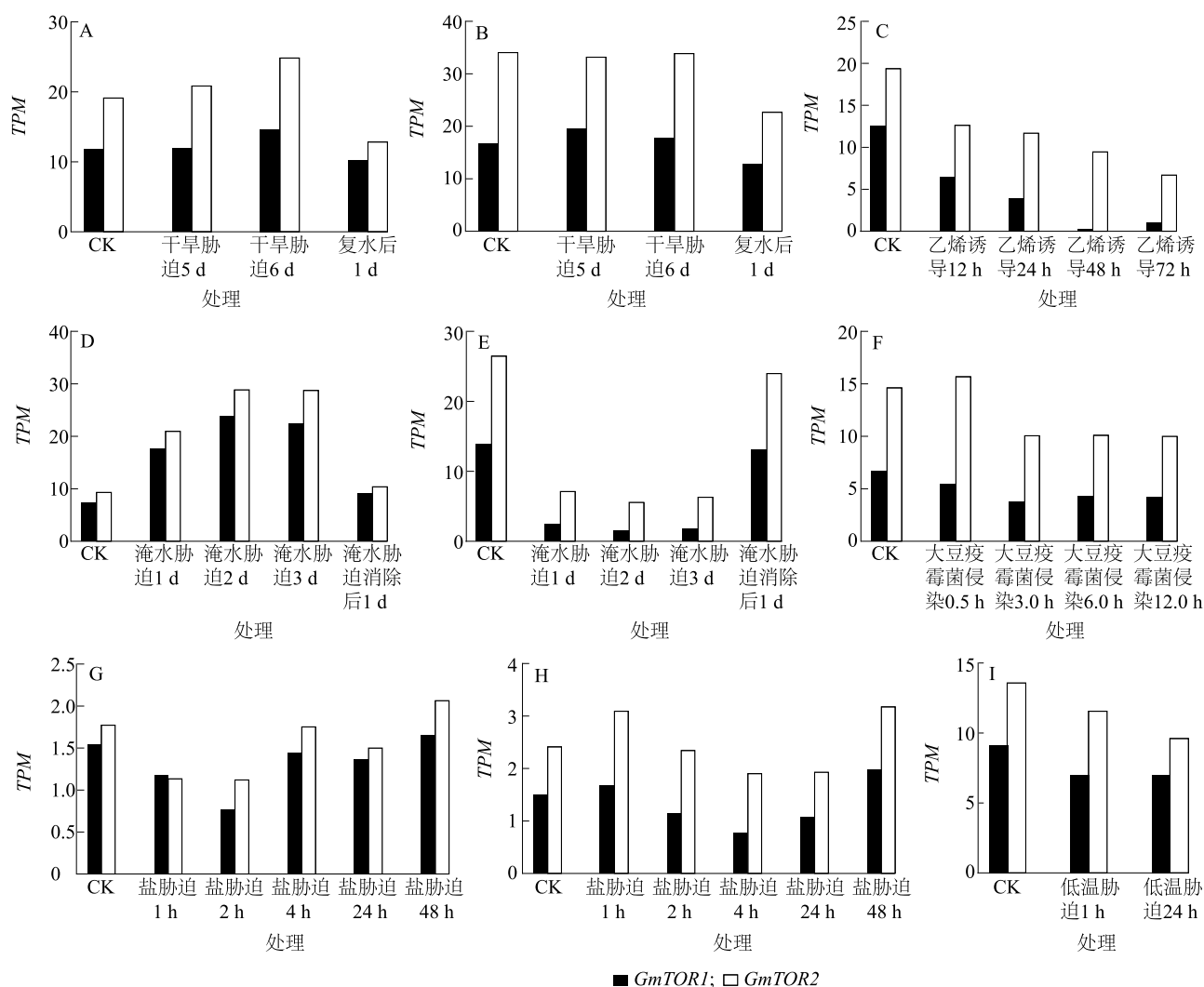
图 6 GmTOR1 和 GmTOR2 蛋白互作网络

Fig.6 GmTOR1 and GmTOR2 protein interaction network

量呈现降低趋势。由图 8G 可知, 盐胁迫 2 h, 大豆 GmTOR1、GmTOR2 在叶中的相对表达量最低, 随后相对表达量整体呈上升趋势, 并在盐胁迫 48 h 达到峰值。由图 8H 可知, 盐胁迫下, 大豆 GmTOR1、GmTOR2 在根中的相对表达量呈先升高后降低再升高的趋势; 盐胁迫 4 h, GmTOR1、GmTOR2 的相对表达量最低。由图 8I 可知, 低温胁迫下, 大豆 GmTOR1、GmTOR2 在叶中的相对表达量总体呈现降低的趋势, 表明它们的表达受到了低温的抑制。综上, 大豆 GmTOR1、GmTOR2 在干旱胁迫、盐胁迫、低温胁迫、大豆疫霉菌感染和乙烯诱导条件下的表达具有多样性, 暗示它们在不同胁迫下发挥的功能不同。

2.13 qRT-PCR 验证大豆 TOR 基因表达模式

利用大豆苗期植株材料, 通过 qRT-PCR 验证了大豆 GmTOR1、GmTOR2 基因在干旱和盐胁迫下的表达模式 (图 9), 干旱胁迫处理 1h、3h、6h、12h、



A:干旱胁迫下 *GmTOR1* 和 *GmTOR2* 在大豆叶中的表达;B:干旱胁迫下 *GmTOR1* 和 *GmTOR2* 在大豆根中的表达;C:乙烯诱导下 *GmTOR1* 和 *GmTOR2* 在大豆叶中的表达;D:淹水胁迫下 *GmTOR1* 和 *GmTOR2* 在大豆叶中的表达;E:淹水胁迫下 *GmTOR1* 和 *GmTOR2* 在大豆根中的表达;F:大豆疫霉菌胁迫下 *GmTOR1* 和 *GmTOR2* 在大豆中的表达;G:盐胁迫下 *GmTOR1* 和 *GmTOR2* 在大豆叶中的表达;H:盐胁迫下 *GmTOR1* 和 *GmTOR2* 在大豆根中的表达;I:低温胁迫下 *GmTOR1* 和 *GmTOR2* 在大豆叶中的表达。TPM:每百万条转录本。

图8 *GmTOR1* 和 *GmTOR2* 在胁迫和激素诱导下的表达

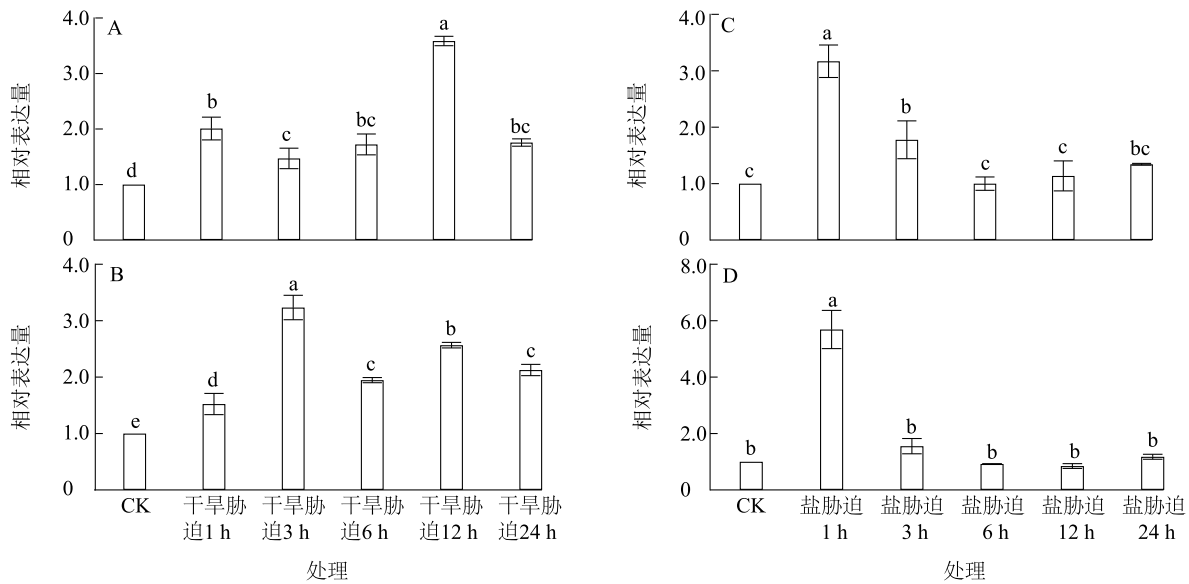
Fig.8 Expression of *GmTOR1* and *GmTOR2* under stress and hormone induction

24 h *GmTOR1* 相对表达量较对照显著升高并在 12 h 达到峰值,干旱胁迫处理 1 h、3 h、6 h、12 h、24 h *GmTOR2* 的相对表达量较对照显著升高并在 3 h 达到峰值。盐胁迫下,*GmTOR1*、*GmTOR2* 基因在处理 1 h 相对表达量显著升高,此外,*GmTOR1*、*GmTOR2* 基因的表达响应趋势基本一致,基因表达模式与前期转录组测序结果基本一致。

3 讨论

真核生物 TOR 蛋白的序列、结构和功能具有显

著的保守性^[28],其在植物的生长发育、细胞伸长、激素合成和抗逆性等过程中具有重要的作用^[29]。本研究发现,大豆和野生大豆分别有 2 个 TOR 基因,多于豆科豌豆属植物豌豆(1 个)。从 TOR 基因数量来看,与二倍体且基因组较小的拟南芥^[19](1 个)、水稻^[15](1 个)和玉米^[12](1 个)相比,多倍体且基因组较大的棉花(4 个)、小麦(3 个)和烟草(2 个) TOR 基因数量较多,暗示不同物种 TOR 基因数量的差异可能与基因组的大小和倍性有一定的关系。虽然物种间 TOR 基因的数量有所差异,但植物 TOR 蛋白的结



A: 干旱胁迫下 *GmTOR1* 在大豆根中的表达; B: 干旱胁迫下 *GmTOR2* 在大豆根中的表达; C: 盐胁迫下 *GmTOR1* 在大豆根中的表达; D: 盐胁迫下 *GmTOR2* 在大豆根中的表达。不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图9 *GmTOR1* 和 *GmTOR2* 在盐和干旱胁迫下的表达分析

Fig.9 Expression analysis of *GmTOR1* and *GmTOR2* under salt and drought stress

构域较保守。*GmTOR1* 和 *GmTOR2* 的蛋白质长度、相对分子量、等电点、不稳定系数、脂肪指数、总平均亲水性和亚细胞定位均表现出相似性。*GmTOR1* 和 *GmTOR2* 的外显子数量均为 57 个, 多于拟南芥的 56 个^[30]。*GmTOR1* 和 *GmTOR2* 共有 10 个保守基序, 二级结构以 α 螺旋和无规则卷曲为主。蛋白质磷酸化属于植物体内重要的共价修饰, 参与了细胞周期调控、生长发育、胁迫响应和信号转导等多种重要生理过程^[31]。本研究发现 *GmTOR1* 和 *GmTOR2* 的磷酸化位点数量较多, 其中, 丝氨酸磷酸化位点数量 > 苏氨酸磷酸化位点数量 > 酪氨酸磷酸化位点数量。

启动子顺式调控元件参与基因的表达调控, 不同类型的响应元件发挥不同的调控功能^[32]。例如, 与抗旱相关的基因通常具有干旱胁迫响应元件 (MYB 识别位点)^[33]、ABA 响应元件 (ABRE)^[34]、光响应元件 (G-box)^[35]。研究表明, 干旱胁迫下棉花 *TOR* 基因与茉莉酸 (JA) 信号互作共同调控棉苗耐旱性和生长^[24], 番茄 *MYC2* 介导 JA 与 *TOR* 信号调控番茄的生长发育和品质形成^[36]。研究发现, *GmTOR1* 和 *GmTOR2* 的启动子区具有大量与激素相关的响应元件, 如脱落酸响应元件、茉莉酸甲酯响应元件、乙烯响应元件、生长素响应元件、赤霉素响应元件和水杨酸响应元件等响应元件, 暗示大豆

TOR 基因可能参与多种激素调控途径。有趣的是, 机械损伤响应元件 (WUN-motif)、病原响应元件 (W box 和 F-box)、诱导子响应元件 (AT-rich sequence)、厌氧响应元件 (ARE)、缺氧响应元件 (GC-motif)、低温响应元件 (LTR) 和干旱响应元件 (MYC、MYB、MYB-like sequence, MBS) 也被发现存在于大豆 *TOR* 基因启动子中。此外, 一些代谢调控和光响应顺式元件被发现在大豆 *TOR* 基因启动子区中分布富集。通常情况下, 片段复制的基因可能因功能性分化呈现更高的 Ka/Ks (正选择), 而基因组复制的同源基因更可能保留原始功能 (纯化选择)。大豆旁系同源基因对 *GmTOR1-GmTOR2* 编码的蛋白质序列相似度 99.0%, 分别定位于 1 号和 11 号染色体, 受纯化选择压力的影响。大豆 *TOR* 基因受胁迫和激素诱导的表达具有相似的表达特征, 因此, 推测 *GmTOR1* 与 *GmTOR2* 可能主要经历了基因组复制。 π 代表了核苷酸多样性, π 值越大表明核苷酸多样性越高, π 值越低说明核苷酸多样性越低^[37]。选择性消除分析结果表明, *GmTOR1* 在野生大豆品种类群中的核苷酸多样性较高, 在栽培品种类群中的核苷酸多样性较低。*GmTOR2* 基因在 8 个大豆品种类群中的核苷酸多样性均较低。*Tajima's D* 是一种中性进化的检验统计量, 通常用于评估在一个物种或种群中, 基因座是否经历了中性演化^[38]。

GmTOR1 基因在 8 个大豆品种类群中的 *Tajima's D* 值均大于 0, 表明该基因可能产生了较多的低频变异。*GmTOR2* 基因在 G6 类群(美国的地方品种和栽培品种以及来自中国黄淮海和华北地区的部分栽培品种)的 *Tajima's D* 值小于 0, 表明该基因在该类群中可能累积了高频变异。

系统进化树分析结果表明, 9 个物种的 17 个 TOR 蛋白被分为 4 组, 其中豆科 *GmTOR1*、*GmTOR2*、*GsTOR1*、*GsTOR2*、和 *PsTOR1* 共 5 个蛋白质分在第 III 组, 单子叶植物 *OsTOR*、*ZmTOR*、*TaTOR1-1A*、*TaTOR1-1B*、*TaTOR1-1D* 聚类在第 II 组, 暗示单子叶植物与双子叶植物 TOR 蛋白在序列上有一定的差异。物种间共线性分析发现, 大豆与野生大豆、棉花、豌豆、拟南芥和烟草之间分别存在 4 对、8 对、2 对、1 对、2 对共线性直系同源基因, 而大豆与玉米、小麦、水稻 3 个物种不存在共线性 TOR 基因。由此可见, 物种间 TOR 蛋白的系统进化关系、共线性均与物种间进化树关系具有一定相关性, 物种间进化树中关系越近的物种, 它们的 TOR 蛋白系统进化关系越近且可能存在更多数量的共线性基因对, 这种现象在其他作物基因家族研究中也类似结果^[39]。

GmTOR1、*GmTOR2* 主要与 3 个参与无义介导的 mRNA 降解途径的因子 *Glyma.12G178600* (*SMG8*)、*Glyma.01G228300* (*SMG9A*) 和 *Glyma.11G011100* (*SMG9B*) 互作, 还与调控去磷酸化的 *Glyma.04G234900* (*PP2A* 调节亚基 *TAP46*) 和 DNA 结合转录因子激活的 *Glyma.02G082800* (*BZIP131*) 互作。研究结果表明, 拟南芥 *SMG7* 在无义介导的 mRNA 降解中发挥着进化保守的作用^[40], 拟南芥 TOR 在初生分生组织、胚、胚乳中表达, 而在分化细胞中不表达^[30]。*GmTOR1*、*GmTOR2* 的组织表达特征具有相似性, 它们在茎尖、花、侧芽和豆荚等组织或器官中优势表达, 在种子中相对表达量较低。*GmTOR1*、*GmTOR2* 在干旱胁迫下的相对表达量先升高后降低。在淹水胁迫下, *GmTOR1*、*GmTOR2* 在叶中的相对表达量先升高后降低, 在根中的相对表达量先降低后升高, 叶和根中表达趋势截然相反。盐胁迫下, *GmTOR1*、*GmTOR2* 在叶中的相对表达量呈先降低后上升的趋势, 而在根中的相对表达量呈先升高后降低再升高的趋势。在大豆疫霉菌侵染、低温胁迫和乙烯诱导下 *GmTOR1*、*GmTOR2* 相对表达量均呈现降低趋势, 表明它们的表达受到了抑制。类似的研究结果表

明, 拟南芥 TOR 通过调控 ACSs 的转录和蛋白质表达负调控乙烯的生物合成^[19]。qRT-PCR 验证结果表明, *GmTOR1*、*GmTOR2* 基因在盐胁迫下的表达模式与前期转录组测序结果基本一致。依据基因表达数据并结合启动子元件分析结果, 推测大豆 TOR 基因可能在植株生长发育、胁迫应答和激素调控等方面发挥不同的功能。

4 结论

本研究从大豆基因组中鉴定到 2 个 TOR 基因 (*GmTOR1*、*GmTOR2*), 它们的序列相似度为 99.0%, 它们分别位于 1 号和 11 号染色体, 外显子数量均为 57 个, 蛋白质理化性质、基因结构、保守基序、磷酸化位点和亚细胞定位高度相似。*GmTOR1*、*GmTOR2* 启动子区域存在脱落酸 (ABA)、茉莉酸甲酯 (MeJA)、乙烯 (ETH)、赤霉素 (GA) 和水杨酸 (SA) 等激素响应元件以及机械损伤、病原、诱导子、厌氧、缺氧、低温、干旱、光和代谢调控等相关的顺式调控元件。*GmTOR1* 在野生大豆品种类群中的核苷酸多样性较高。*GmTOR1*、*GmTOR2* 与野生大豆 *GsTOR1*、*GsTOR2* 的系统进化关系最近。*GmTOR1*、*GmTOR2* 在干旱胁迫、淹水胁迫、低温胁迫、大豆疫霉菌侵染和乙烯诱导下的表达模式不同。综上, 大豆 *GmTOR1*、*GmTOR2* 可能在植株生长发育、激素调控和胁迫响应等方面发挥重要作用。

参考文献:

- [1] 王志前, 刘政, 俞秦峰. 我国大豆新品种保护的现状分析与思考[J]. 江苏农业科学, 2024, 52(11): 35-44.
- [2] 鲍洁, 张小允, 许世卫. 我国大豆消费影响因素分析及趋势预测[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(8): 240-248.
- [3] 李艺阳, 吴冕, 顾和平, 等. 江苏省大豆荚真菌病害的病原菌分离与鉴定[J]. 江苏农业学报, 2024, 40(10): 1801-1809.
- [4] 曹帅, 杜仲阳, 刘鹏, 等. 碱胁迫对大豆光合特性及内源激素含量的影响[J]. 江苏农业学报, 2020, 36(2): 284-291.
- [5] CALDANA C, MARTINS M C M, MUBEEN U, et al. The magic 'hammer' of TOR: the multiple faces of a single pathway in the metabolic regulation of plant growth and development[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(8): 2217-2225.
- [6] QUILCHINI T D, GAO P, PANDEY P K, et al. A role for TOR signaling at every stage of plant life[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(8): 2285-2296.
- [7] SHI L, WU Y, SHEEN J. TOR signaling in plants: conservation and innovation[J]. Development, 2018, 145(13): dev160887.
- [8] BURKART G M, BRANDIZZI F. A tour of TOR complex signaling

- in plants[J]. Trends in Biochemical Sciences, 2021, 46(5): 417-428.
- [9] ZHANG N, MENG Y Y, LI X, et al. Metabolite-mediated TOR signaling regulates the circadian clock in *Arabidopsis*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2019, 116(51): 25395-25397.
- [10] YE R Q, WANG M Y, DU H, et al. Glucose-driven TOR-FIE-PRC2 signalling controls plant development[J]. Nature, 2022, 609(7929): 986-993.
- [11] 王 臻, 吴春霞, 扈玉婷, 等. 盐芥 TOR 基因的克隆及对盐芥生长发育的影响[J]. 华南理工大学学报(自然科学版), 2011, 39(5): 143-148.
- [12] AGREDAÑO-MORENO L T, REYES DE LA CRUZ H, MARTÍNEZ-CASTILLA L P, et al. Distinctive expression and functional regulation of the maize (*Zea mays* L.) TOR kinase ortholog[J]. Molecular BioSystems, 2007, 3(11): 794-802.
- [13] 孙林啸. 水稻核糖体蛋白 S6 激酶受 TOR/RAPTOR2 介导调控类囊体膜形成和植物生长[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
- [14] FU L W, LIU Y L, QIN G C, et al. The TOR-EIN2 axis mediates nuclear signalling to modulate plant growth[J]. Nature, 2021, 591(7849): 288-292.
- [15] WANG Z Z, LI H, WENG Y X. OsFKBP12 transduces the sucrose signal from OsNIN8 to the OsTOR pathway in a loosely binding manner for cell division[J]. iScience, 2025, 28(1): 111555.
- [16] LIU Y L, HU J, DUAN X L, et al. Target of rapamycin (TOR): a master regulator in plant growth, development, and stress responses[J]. Annual Review of Plant Biology, 2025, 76(1): 341-371.
- [17] LI K L, XUE H, TANG R J, et al. TORC pathway intersects with a calcium sensor kinase network to regulate potassium sensing in *Arabidopsis*[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2023, 120(47): e2316011120.
- [18] 李丹阳. 雷帕霉素靶蛋白通过自噬和茉莉酸途径调节平邑甜茶对低氮胁迫的反应[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022.
- [19] ZHUO F P, XIONG F J, DENG K X, et al. Target of rapamycin (TOR) negatively regulates ethylene signals in *Arabidopsis*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, 21(8): 2680.
- [20] 邹佩锦. 扰动 TOR 信号途径对丹参生长及其主要活性物质生物合成途径的影响[D]. 成都: 成都中医药大学, 2023.
- [21] 杨 惠. 转 *PnTOR* 基因烟草的黑胥病抗性研究[D]. 重庆: 西南大学, 2020.
- [22] 赵珺玥. CsTCTPs 介导 TOR 信号调控黄瓜抗病性的研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019.
- [23] 张彤彤. TOR 抑制剂雷帕霉素对番茄幼苗生长发育及低温响应的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019.
- [24] 孙丽园. 干旱胁迫下 TOR 与 JA 信号相互作用对棉苗生长的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2020.
- [25] CHEN C J, WU Y, LI J W, et al. TBtools-II: a "one for all, all for one" bioinformatics platform for biological big-data mining[J]. Molecular Plant, 2023, 16(11): 1733-1742.
- [26] ZHANG Z. KaKs_Calculator 3. 0: calculating selective pressure on coding and non-coding sequences[J]. Genomics, Proteomics & Bioinformatics, 2022, 20(3): 536-540.
- [27] TAMURA K, STECHER G, KUMAR S. MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11[J]. Molecular Biology and Evolution, 2021, 38(7): 3022-3027.
- [28] 陈文臻, 刘佳琦, 都 浩. 植物雷帕霉素靶蛋白激酶研究进展[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2023, 49(5): 591-606.
- [29] 赵珺玥, 范海延, 崔 娜, 等. 植物雷帕霉素靶蛋白(TOR)信号通路研究进展[J]. 植物生理学报, 2018, 54(4): 549-556.
- [30] MENAND B, DESNOS T, NUSSAUME L, et al. Expression and disruption of the *Arabidopsis TOR* (target of rapamycin) gene[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2002, 99(9): 6422-6427.
- [31] 李亚超, 刘 静, 周梦岩, 等. 植物响应非生物胁迫的磷酸化修饰组学研究进展[J]. 西北植物学报, 2020, 40(8): 1436-1446.
- [32] 宋 想, 王璐瑶, 富博晓, 等. 高等植物启动子元件鉴定与合成研究进展[J]. 植物学报, 2024, 59(5): 691-708.
- [33] AGARWAL M, HAO Y J, KAPOOR A, et al. A R2R3 type MYB transcription factor is involved in the cold regulation of CBF genes and in acquired freezing tolerance[J]. Journal of Biological Chemistry, 2006, 281(49): 37636-37645.
- [34] NARUSAKA Y, NAKASHIMA K, SHINWARI Z K, et al. Interaction between two *cis*-acting elements, ABRE and DRE in ABA-dependent expression of *Arabidopsis rd29A* gene in response to dehydration and high-salinity stresses[J]. The Plant Journal, 2003, 34(2): 137-148.
- [35] DOLFERUS R, JACOBS M, PEACOCK W J, et al. Differential interactions of promoter elements in stress responses of the *Arabidopsis Adh* gene[J]. Plant Physiology, 1994, 105(4): 1075-1087.
- [36] 张钰蛟. SIMYC₂-TOR 介导 JA 信号调控番茄生长发育的机制[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2023.
- [37] DANECEK P, AUTON A, ABECASIS G, et al. The variant call format and VCFtools[J]. Bioinformatics, 2011, 27(15): 2156-2158.
- [38] KORNELIUSSEN T S, MOLTKE I, ALBRECHTSEN A, et al. Calculation of Tajima's D and other neutrality test statistics from low depth next-generation sequencing data[J]. BMC Bioinformatics, 2013, 14: 289.
- [39] XU K, ZHAO Y, ZHAO S H, et al. Genome-wide identification and low temperature responsive pattern of actin depolymerizing factor (ADF) gene family in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 618984.
- [40] CAPITAO C, SHUKLA N, WANDROLOVA A, et al. Functional characterization of SMG7 paralogs in *Arabidopsis thaliana*[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1602.

(责任编辑: 陈海霞)