

• 药材与资源 •

三七 *GLR* 基因家族鉴定及其不同激素处理表达分析

李俊良^{1,2,3}, 杨子涵^{1,2,3}, 吕文慧^{1,2,3}, 刘冠泽^{1,2*}, 杨生超^{1,2,4*}

1. 云南农业大学 西南中药材种质创新与利用国家地方联合工程研究中心, 云南 昆明 650201

2. 云南农业大学 云南省药用植物生物学重点实验室, 云南 昆明 650201

3. 云南农业大学农学与生物技术学院, 云南 昆明 650201

4. 红河学院, 云南 蒙自 661199

摘要: 目的 在三七 *Panax notoginseng* 全基因组水平对谷氨酸受体 (glutamate receptors-like, *GLR*) 基因家族进行鉴定和不同激素处理的表达分析, 为深入研究其功能提供参考。方法 利用生物信息学方法对 *PnGLR* 基因家族进行系统鉴定, 对该基因家族的基本理化性质、系统进化、保守基序、蛋白结构、顺式元件和表达模式进行分析; 研究了外源激素茉莉酸甲酯 (methyl jasmonate, MeJA)、水杨酸 (salicylic acid, SA)、脱落酸 (abscisic acid, ABA)、谷氨酸 (*L*-glutamic acid, *L*-Glu) 处理及毁灭柱孢菌 *Cylindrocarpon destructans* 侵染下的表达变化。结果 从三七全基因组水平共鉴定出 12 个 *PnGLR* 基因, 非均匀分布在 6 条染色体上, 可分为 4 个分支; *PnGLR* 基因家族成员编码 693~1 372 氨基酸, 具有 2~5 个跨膜结构, 亚细胞定位预测均位于质膜; 顺式作用元件预测结果显示, *PnGLR* 启动子区域存在光、植物激素、逆境胁迫相关响应元件。实时荧光定量 PCR (real-time quantitative polymerase chain reaction, RT-qPCR) 分析表明, *PnGLR2*、*PnGLR4*、*PnGLR5*、*PnGLR8*、*PnGLR9*、*PnGLR11* 在外源激素及 *C. destructans* 处理下表达量显著上调; 1 mmol/L 和 10 mmol/L 的外源 *L*-Glu 处理能显著诱导 *PnGLR5*、*PnGLR6*、*PnGLR7*、*PnGLR9*、*PnGLR10* 基因表达上调。结论 在全基因组水平上鉴定到 12 个 *PnGLR* 基因家族成员, 其在外源激素、*L*-Glu 处理及 *C. destructans* 侵染下的表达模式存在差异; 为进一步探究 *PnGLR* 基因潜在功能奠定了理论基础。

关键词: 三七; 谷氨酸受体; 基因家族; 激素处理; 基因表达谱

中图分类号: R283 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2026)07-2691-13

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2026.07.021

Identification of *GLR* gene family in *Panax notoginseng* and their expression analysis under different hormonal treatments

LI Junliang^{1,2,3}, YANG Zihan^{1,2,3}, LYU Wenhui^{1,2,3}, LIU Guanze^{1,2}, YANG Shengchao^{1,2,4}

1. National & Local Joint Engineering Research Center on Germplasm Innovation & Utilization of Chinese Materials in Southwest, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

2. Yunnan Provincial Key Laboratory of Medicinal Plant Biology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

3. College of Agriculture and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China

4. Honghe University, Mengzi 661199, China

Abstract: Objective The glutamate receptor-like (*GLR*) gene family was identified at the whole genome level of *Panax notoginseng* and the expression analysis under different hormone treatments was conducted to provide a reference for in-depth study of its functions.

Methods The *PnGLR* gene family was systematically identified using bioinformatics methods, followed by comprehensive analyses of physicochemical properties, phylogenetic relationships, conserved motifs, protein structures, *cis*-regulatory elements, and expression patterns. Additionally, their expression responses were examined under exogenous hormone treatments, including methyl jasmonate (MeJA), salicylic acid (SA), abscisic acid (ABA), and *L*-glutamic acid (*L*-Glu), as well as upon infection with *Cylindrocarpon*

收稿日期: 2025-11-02

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32260095); 云南省重大科技专项 (202205AR070001); 云南省重特大科技项目 (202502AU100003-1); 云南省重点研发计划: 云南省中越珍稀人参属资源国际联合实验室 (202503AP140007)

作者简介: 李俊良, 硕士研究生, 研究方向为三七种质资源评价与遗传改良。E-mail: 2287491859@qq.com

*通信作者: 杨生超, 教授, 博士生导师。E-mail: shengchaoyang@163.com

刘冠泽, 教授, 博士生导师。E-mail: guanzeliu@ynau.edu.cn

destructans. **Results** Genome-wide analysis identified 12 *PnGLR* genes in *P. notoginseng*, which were unevenly distributed across six chromosomes and grouped into four clades. Members of the *PnGLR* gene family encoded 693 to 1372 amino acids and contained 2 to 5 transmembrane domains, and were all predicted to localize to the plasma membrane. The *cis*-acting element prediction results showed that the promoter region of *PnGLR* contained response elements related to light, plant hormones, and abiotic/biotic stress. Real-time quantitative polymerase chain reaction (RT-qPCR) results demonstrated that *PnGLR2*, *PnGLR4*, *PnGLR5*, *PnGLR8*, *PnGLR9*, and *PnGLR11* were significantly upregulated under exogenous hormone treatments and *C. destructans* infection. Exogenous *L*-Glu treatment with 1 and 10 mmol/L could significantly induce the upregulation of gene expression of *PnGLR5*, *PnGLR6*, *PnGLR7*, *PnGLR9*, and *PnGLR10*. **Conclusion** A total of 12 members of the *PnGLR* gene family were identified at the whole-genome level, and their expression patterns under exogenous hormone, *L*-Glu treatment and *C. destructans* infection were different, this laid a theoretical foundation for further exploring the potential functions of the *PnGLR* genes.

Key words: *Panax notoginseng* (Burkill) F. H. Chen; glutamate receptors-like (GLR); gene family; hormone treatment; gene expression profile

三七 *Panax notoginseng* (Burkill) F. H. Chen 为五加科人参属多年生草本植物, 是我国传统名贵中药材, 常以根及根茎入药, 具有散瘀止血、消肿定痛等功效^[1-2]。目前三七以人工栽培为主, 易受根腐病、黑斑病、圆斑病等多种病害的侵害, 严重影响其产量与品质。其中尖孢镰刀菌 *Fusarium oxysporum*、茄腐镰刀菌 *F. solani*、毁灭柱孢菌 *Cylindrocarpon destructans* 是导致根腐病主要的病原菌^[3]。因此, 分析三七响应病原菌相关基因表达模式, 并从中筛选抗病基因对培育三七抗病新品种具有重要意义。

谷氨酸受体 (glutamate receptors-like, GLR) 是动植物中广泛分布的一类离子通道蛋白, 兼具受体和通道蛋白 2 种功能, 常以同源或异源多聚体发挥功能, 主要存在于质膜, 在内质网、叶绿体、线粒体中亦有定位^[4-5]; 家族成员广泛参与植物抵抗病虫害和生长调节等过程^[6]。在拟南芥 *Arabidopsis thaliana* L. 中共鉴定出 20 个 *GLR* 基因, 其中 *AtGLRI* 共 4 个基因 (*AtGLR1.1~1.4*)、*AtGLRII* 共 9 个基因 (*AtGLR2.1~2.9*)、*AtGLRIII* 共 7 个基因 (*AtGLR3.1~3.7*), 其结构特征与动物离子型谷氨酸受体 (ionotropic glutamate receptors, iGluRs) 高度类似, 包含氨基末端结构域 (amino-terminal domain, ATD)、配体结合结构域 (ligand-binding domain, LBD)、跨膜结构域 (transmembrane domain, TMD) 和羧基末端结构域 (carboxy-terminal domain, CTD) 等不同结构域, 但配体激活机制有所差异^[7-9]; GLR 离子通道可以被谷氨酸 (*L*-glutamic acid, *L*-Glu) 等多种氨基酸及其衍生物配体信号分子激活, 进而导致植物生理代谢发生改变^[10-11], 如 *AtGLR3.4* 与 *L*-Glu、谷胱甘肽 (glutathione, GSH) 结合激活离子通道活性^[12]。

此外, GLR 蛋白家族作为植物体内重要的离子

通道蛋白, 在调控植物 Ca^{2+} 信号转导、响应生物胁迫中具有重要作用^[13-14]。研究发现, 拟南芥 *AtGLR2.7/2.8/2.9* 和 *AtGLR3.3* 缺失突变体对丁香假单胞菌 *Pseudomonas syringae* pv *tomato* DC3000 的抗性显著减弱, *AtGLR3.3/3.6* 可作为传感器触发胞内 Ca^{2+} 浓度升高, 以诱导引发特异性防御反应^[15-17]; 小豆 *Vigna angularis* *VaGLR3.3/3.6/3.7* 在豇豆单胞锈菌 *Uromyces vignae* 的感染下表达量显著上调, 并在植物免疫调节中起到正反馈作用^[18]; 陆地棉 *Gossypium hirsutum* *GhGLR3.4* 可通过调控茉莉酸的合成和信号转导来防御斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 和烟粉虱 *Bemisia tabaci* 等对植株的侵害^[19], 敲除 *GhGLR4.8* 对棉花枯萎病更敏感并抑制 Ca^{2+} 内流^[20]; 本氏烟草 *Nicotiana benthamiana* *NbGLR3.3* 通过调控 Ca^{2+} 内流激活活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 产生和水杨酸 (salicylic acid, SA) 介导的信号通路, 增强本氏烟草对烟草花叶病毒 (tobacco mosaic virus, TMV) 侵染的抗性^[21]。外源 GSH/*L*-Glu 处理可触发 Ca^{2+} 信号, 并诱导茉莉酸 ZIM 结构域蛋白 (*JAZ5*、*JAZ13*)、脂氧合酶 4 (*LOX4*)、12-氧代植二烯酸还原酶 3 (*OPR3*) 等防御标记基因表达^[12]。目前, *GLR* 基因家族在植物中的功能被广泛关注, 然而三七中尚无相关报道。

本研究基于三七全基因组数据鉴定并筛选 *PnGLR* 基因家族成员, 通过生物信息学方法对其基本理化性质、系统进化、保守基序、蛋白结构、顺式元件和表达模式等进行分析, 利用实时荧光定量 PCR (real-time quantitative polymerase chain reaction, RT-qPCR) 研究 *PnGLR* 基因家族在茉莉酸甲酯 (methyl jasmonate, MeJA)、SA、脱落酸 (abscisic acid, ABA)、*L*-Glu 处理下的表达模式, 为深入挖掘 *PnGLR* 基因的潜在功能提供参考。

1 材料

本研究植物采自云南省文山丘北县三七种植基地 (E104°08'34", N23°50'18"), 经红河学院杨生超教授鉴定为健康、大小一致的一年生三七 *P. notoginseng* (Burkill) F. H. Chen。三年生不同组织部位 (须根、主根、剪口、茎、叶和花) 转录组数据从 PanaxGDB 数据库 (<http://panaxGDB.ynau.edu.cn>) 获取^[22]。毁灭柱孢菌 *C. destructans* 侵染一年生三七叶片的转录组数据从中国国家基因组科学数据中心 (项目编号 PRJCA035223) 获取^[23]。

2 方法

2.1 *PnGLR* 基因家族成员的鉴定和理化性质分析

三七基因组数据来源于已发表文献^[24], 从拟南芥基因组数据库 TAIR (<https://www.arabidopsis.org/>) 下载 20 个 AtGLR 蛋白序列作为参考序列, Pfam 数据库 (<http://pfam.xfam.org/>) 下载配体门控离子通道 (ligand-gated ion channel, PF00060)、受体家族的配体结合域 (receptor family ligand binding, PF01094)、细菌胞外溶质结合蛋白 (bacterial extracellular solute-binding proteins, PF00497) 的隐马尔可夫模型^[19], 以获取候选基因序列, 并通过 InterProScan (<http://www.ebi.ac.uk/interpro>) 和 NCBI-CDD (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/>) 进行结构域验证, 最终获得 12 个候选成员, 并依据其染色体上位置进行命名。利用 ExPASy (<https://web.expasy.org/protparam/>) 在线工具对三七 12 个 PnGLR 蛋白的编码氨基酸长度、等电点、不稳定指数、脂肪酸指数等多个理化性质进行分析^[25], 利用在线工具 WoLF PSORT (<https://wolfsort.hgc.jp/>) 进行亚细胞定位预测。

2.2 *PnGLR* 基因家族的系统进化关系、顺式元件及结构分析

进化树采用 MEGA 软件^[26]中的最大似然法 (maximum likelihood, ML) 构建, 设置 Bootstrap 值为 1 000, 其余设置为默认选项, 并在 iTOL 网站 (<https://itol.embl.de/itol.cgi>) 进行美化。使用 MEME 在线工具 (<http://alternate.meme-suite.org/tools/meme>) 预测 PnGLR 蛋白的保守基序, 最大基序设置为 10, 其余默认参数, Only Motif Sites 结果利用在线网站 tvbot (<https://www.chiplot.online/tvbot.html>) 进行可视化; 利用 TBtools 软件提取 *PnGLR* 基因家族基因起始密码子 (ATG) 上游 2 000 bp 作为基因启动子序列, 并提交 PlantCARE 在线

网站进行分析^[26]。通过 SOPMA 网站 (<https://npsa.lyon.inserm.fr>) 分析蛋白二级结构, Swissmodel 网站 (<https://swissmodel.expasy.org/>) 分析蛋白三级结构, 并以 AtGLR3.4 进行同源建模^[10]。

2.3 外源激素及 *L-Glu* 处理

取长势一致的一年生三七幼苗, 分别喷施 3 种不同浓度激素, 分别为 100 $\mu\text{mol/L}$ MeJA、200 $\mu\text{mol/L}$ SA, 1 mmol/L ABA, 喷施蒸馏水作为对照。处理后分别在 3、6、12、24、48、72 h 采集叶片样本^[23,27]。用浓度为 1 mmol/L 和 10 mmol/L 的 *L-Glu*, 喷施蒸馏水作为对照, 每天 1 次, 第 3 次喷施后采集叶片进行尖孢镰刀菌 *F. oxysporum* 接种, 3 d 后拍照记录叶片的发病状况, 利用 ImageJ 软件进行病斑面积计算^[12,28-31]。样品于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱中保存, 用于后续 RNA 的提取。

2.4 RNA 提取与 RT-qPCR 验证

使用 RNA 提取试剂盒对三七材料进行 RNA 的提取, 测定其浓度及纯度后, 并使用 Prime Script RT reagent kit (Takara) 试剂盒反转录为 cDNA; 利用 Primer Premier 3.0 plus (<https://www.primers3.com/>) 在线网站进行引物设计, 使用两步法 RT-qPCR 检测目标基因的表达, 每个样品设置 3 个生物学重复, 采用 ChamQ Universal SYBR qPCR Master Mix 的 PCR 反应体系, 以 *PnACT2* (GenBank No. KF815706.2) 为内参基因, RT-qPCR 反应条件为: 95 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 30 s; 95 $^{\circ}\text{C}$ 变性 10 s、60 $^{\circ}\text{C}$ 退火 30 s, 循环反应 40 次, 95 $^{\circ}\text{C}$ 、15 s, 60 $^{\circ}\text{C}$ 、60 s, 95 $^{\circ}\text{C}$ 、15 s。用 $2^{-\Delta\Delta\text{Ct}}$ 法计算基因的相对表达量^[27], RT-qPCR 引物序列见表 1。

3 结果与分析

3.1 *PnGLR* 基因家族成员的鉴定和理化性质

从三七基因组中筛选并鉴定 12 个 *PnGLR* 基因, 非均匀分布在 Chr1、2、4、8、9、10 号染色体上, 根据染色体上的位置依次命名为 *PnGLR1*~*PnGLR12* (表 2)。理化特征分析结果显示, PnGLR 蛋白的氨基酸长度介于 693~1 372 aa, 相对分子质量介于 77 745.31~152 808.1, 理论等电点在 5.88~8.96, 其中 7 个 PnGLR 属于碱性蛋白, 5 个 PnGLR 属于酸性蛋白; 脂肪系数位于 84.71~104.53, 不稳定系数在 33.67~42.31; 平均亲水系数除 PnGLR5、PnGLR7、PnGLR8、PnGLR9 为亲水性蛋白, 其余均为疏水性蛋白。TMHMM 跨膜预测表明, 12 个 PnGLR 具有 2~5 个跨膜结构不等, 亚细胞定位预测表明, 其均位于质膜上, 这与 GLR 作为离子通道蛋白发挥功能一致。

表 1 *PnGLR* 基因家族实时荧光定量引物

Table 1 Primers for RT-qPCR analysis of *PnGLR* gene family

基因名称	正向引物 (5'→3')	反向引物 (5'→3')
<i>PnACT2</i>	GATTGATCTTGGCACCGGGA	TGACCAACCCACGACCTTTC
<i>PnGLR1</i>	TTGGCATGGTTGGAGCTTTG	GGATAGAGTGGGGTCTGTGG
<i>PnGLR2</i>	ACACCAATTGCAGCGGATTT	AAAGCAGAGAGAGTGGGGTTC
<i>PnGLR3</i>	TTCGAGCTTGGTGGTTTTGG	GTTGAGGATGAGGAGGAGCA
<i>PnGLR4</i>	CTGCCTGGGGATTTGCTTTT	GACAGAGTCCGGAGAAGCTT
<i>PnGLR5</i>	CCATGAAAAGGTTGCCGGAA	GCAAGCTCATGTCTTTTCGGA
<i>PnGLR6</i>	CCGGAGTGACAAGTTGCAAA	TTGTAACGACGGCTCCTGAT
<i>PnGLR7</i>	CCCTCGCTTCTTCCAACAG	GCTGCCCAATACCACAAGTT
<i>PnGLR8</i>	TTACAGTCCAGCAGCTTCCA	CGGCCCTTCTTTAGTGCTC
<i>PnGLR9</i>	GGGACAGTTGCGCTAAAGAG	GGAAATGAACCACCCCAACC
<i>PnGLR10</i>	TCATACGATCCGCTGACTGG	GACACATCACC AACTACCGC
<i>PnGLR11</i>	AACTCAACATCGCCAAATCAAGG	TCTTGAAAATGCAAATCCCCACC
<i>PnGLR12</i>	ATGGGAGGAGGCAGCTTTAG	TTTTGCCAACTGAAGGACCG

表 2 *PnGLR* 基因家族的理化性质预测分析

Table 2 Predicted analysis of physicochemical properties of *PnGLR* gene family

名称	基因 ID	染色体	氨基酸数	相对分子质量	等电点	不稳定系数	脂肪系数	总平均亲水系数	跨膜区域	亚细胞定位
<i>PnGLR1</i>	Pno01G000431.t1	Chr1	923	102 240.78	7.61	40.20	99.54	0.133	5	质膜
<i>PnGLR2</i>	Pno01G000779.t1	Chr1	693	77 745.31	8.74	33.94	99.42	0.017	2	质膜
<i>PnGLR3</i>	Pno01G006006.t1	Chr1	897	99 517.11	8.35	40.61	89.77	0.006	2	质膜
<i>PnGLR4</i>	Pno02G001846.t1	Chr2	882	98 198.24	8.25	33.72	99.23	0.113	3	质膜
<i>PnGLR5</i>	Pno02G006237.t1	Chr2	877	98 397.63	7.96	33.67	86.01	-0.117	4	质膜
<i>PnGLR6</i>	Pno04G000506.t1	Chr4	877	98 500.93	6.63	38.05	104.53	0.108	5	质膜
<i>PnGLR7</i>	Pno08G002481.t1	Chr8	966	106 927.9	5.88	33.83	87.00	-0.083	3	质膜
<i>PnGLR8</i>	Pno08G003084.t1	Chr8	909	101 975.59	8.96	34.31	96.17	-0.013	3	质膜
<i>PnGLR9</i>	Pno08G004739.t1	Chr8	1 372	152 808.10	6.12	42.31	84.71	-0.234	3	质膜
<i>PnGLR10</i>	Pno08G005371.t1	Chr8	866	96 687.28	6.94	39.09	93.22	0.059	3	质膜
<i>PnGLR11</i>	Pno09G000012.t1	Chr9	938	104 502.44	8.75	38.30	98.22	0.058	4	质膜
<i>PnGLR12</i>	Pno10G000886.t2	Chr10	893	99 676.21	6.13	38.93	92.15	0.045	4	质膜

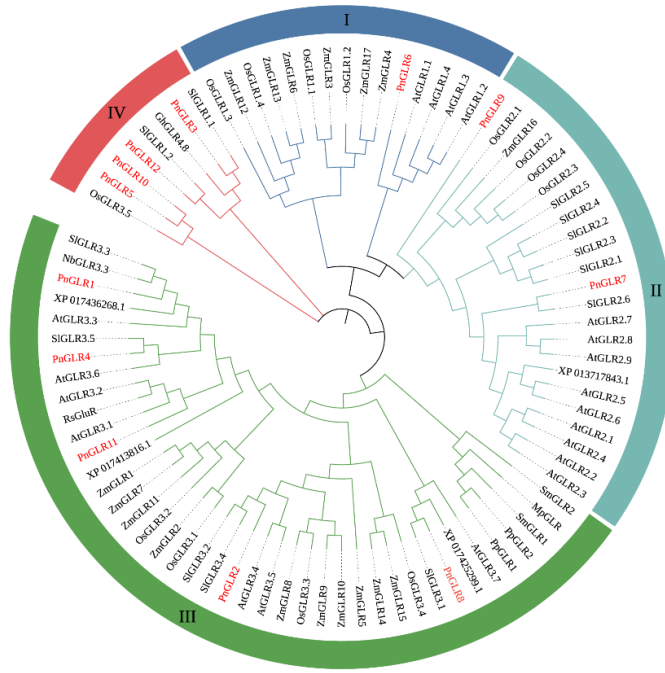
3.2 *PnGLR* 基因家族的系统发育树构建

将拟南芥 *A. thaliana*、水稻 *Oryza sativa*、番茄 *Solanum lycopersicum* 等 12 个物种 75 个 GLR 蛋白序列与 12 个 *PnGLR* 蛋白序列共建系统发育树，结果表明，*PnGLR* 基因家族成员分为 4 个分支（图 1），成员个数依次为第 I 分支 1 个（*PnGLR6*）、第 II 分支 2 个（*PnGLR7*、*PnGLR9*）、第 III 分支 5 个（*PnGLR1*、*PnGLR2*、*PnGLR4*、*PnGLR8*、*PnGLR11*）、第 IV 分支为 4 个（*PnGLR3*、*PnGLR5*、*PnGLR10*、*PnGLR12*）。其中第 III 分支成员数量最多，不仅包含 5 个 *PnGLR*，还包含小立碗藓 *PpGLR1~2*、地钱 *MpGLR*、江南卷柏 *SmGLR1~2*、萝卜 *RsGluR*、拟南芥 *AtGLR3.1~3.7* 等 36 个基因，这与第 III 分支被认为是最古老的分支一致；此外，三七分化出的第 IV 分支，该分支完全不包含拟南芥家族成员，但与

陆地棉 *GhGLR4.8*、番茄的 *SlGLR1.1~1.2*、水稻 *OsGLR3.5* 聚为一类。进化分支结果表明了 *PnGLR* 潜在功能的多样性。

3.3 *PnGLR* 基因家族的保守基序及蛋白结构分析

通过在线网站 MEME 对 *PnGLR1~PnGLR12* 蛋白进行 motif 分析表明，*PnGLR* 中 motifs 数量在 8~10 个 motifs 不等（图 2），motif1、motif2、motif4、motif5、motif7 在 12 个基因中均存在，motif6、motif10 仅在 *PnGLR2* 中缺失，其中 motif1 包含 M3 跨膜区高度保守 SYTAXLxxx 基序。在拟南芥中离子通道的关闭或传导主要由 4 个关键残基 T693、T697、T701 和 L705 贡献，同时在 iGluRs 中其同源残基是高度保守的 SYTANLAAF 基序的一部分或在 C 端（图 3-B）^[8,10]，而三七中其 4 个位置的氨基酸残基略有不同，揭示其门控和离子渗透机制可能存在差异。



At-拟南芥; Os-水稻; Sl-番茄; Zm-玉米; Pp-小立碗藓; Mp-地钱; Sm-江南卷柏; Rs-萝卜; Gh-陆地棉; Nb-本氏烟草。
At-*A. thaliana*; Os-*O. sativa*; Sl-*S. lycopersicum*; Zm-*Zea mays* L.; Pp-*Physcomitrium patens*; Mp-*Marchantia polymorpha* L.; Sm-*Selaginella moellendorffii* Hieron.; Rs-*Raphanus sativus* L.; Gh-*G. hirsutum*; Nb-*N. benthamiana*.

图 1 三七与拟南芥、水稻、番茄等物种的系统进化树分析

Fig. 1 Phylogenetic tree analysis of *P. notoginseng* with *A. thaliana*, *O. sativa*, *S. lycopersicum*, and other species

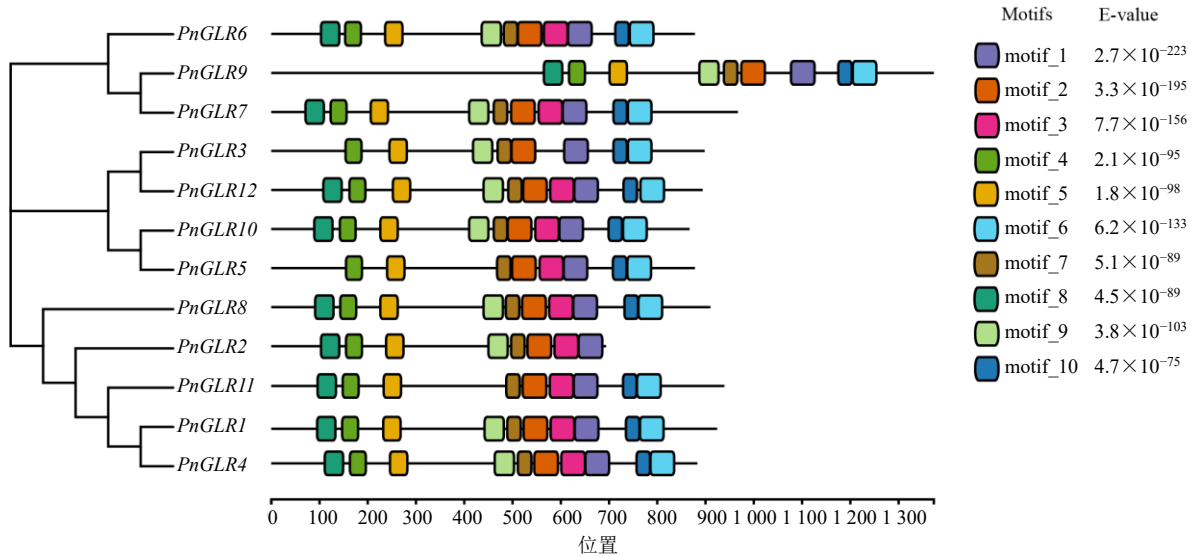


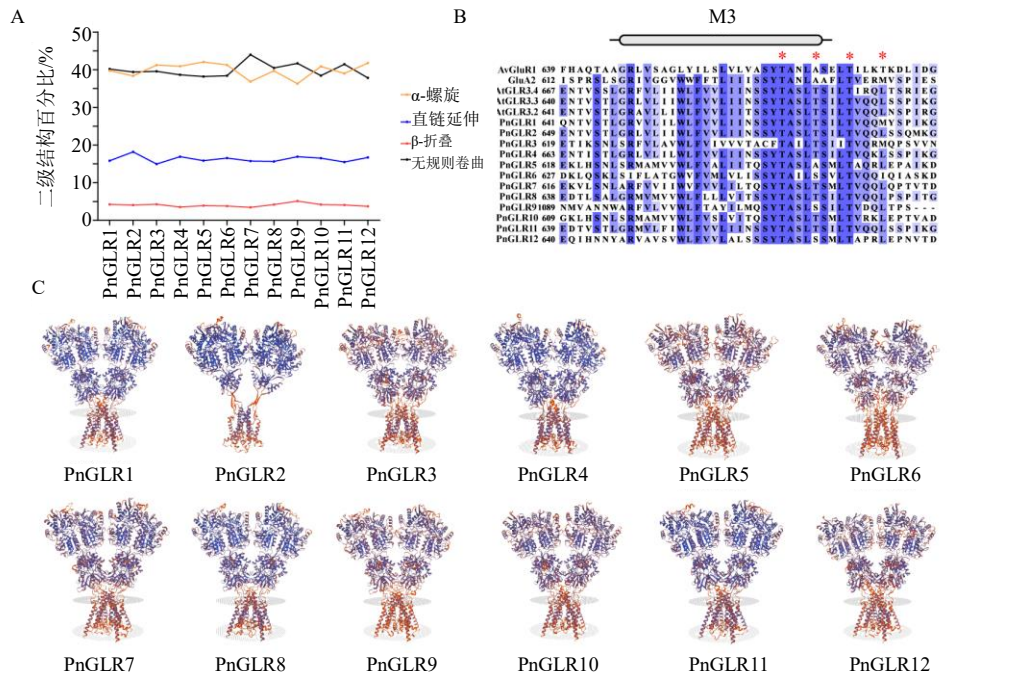
图 2 PnGLR 家族成员的保守基序

Fig. 2 Conserved motifs analysis of PnGLR family members

基于 SOPMA 在线网站进行蛋白二级结构预测, 12 个 PnGLR 蛋白均含有 α -螺旋、无规则卷曲、直链延伸和 β -折叠, 其中无规则卷曲占比 37.85%~44%, α -螺旋 36.85%~42.08%, 直链延伸 14.94%~18.18%, β -折叠比例 3.42%~5.10%。PnGLR1~PnGLR12 蛋白二级结构元件相同, 但组成比例不同, 以 PnGLR5 的 α -螺旋 (42.08%), PnGLR7 的无

规则卷曲 (44.00%), β -折叠 (3.42%), PnGLR2 的直链延伸 (18.18%) 占比最高 (图 3-A)。

已有研究表明, 植物 GLR 的结构特征与动物 iGluRs 类似, 拟南芥 AtGLR3.4 以同源四聚体形式组装^[10]; 通过 SWISS-MODEL 进行同源建模, 结果显示 PnGLR 蛋白结构与 AtGLR3.4 高度相似 (图 3-C), 进一步表明 GLR 家族蛋白在进化过程中的保守性。



A-PnGLR 二级结构分析; B-PnGLR 和 AvGluR1、GluA2、AtGLR3.2、AtGLR3.3、AtGLR3.4 序列比对; C-PnGLR 三级结构预测。
 A-secondary structure analysis of PnGLR; B-sequence alignment of PnGLR with AvGluR1, GluA2, AtGLR3.2, AtGLR3.3, and AtGLR3.4; C-prediction of tertiary structure of PnGLR.

图 3 PnGLR 家族蛋白的结构分析

Fig. 3 Structural analyses of PnGLR family proteins

3.4 PnGLR 基因启动子的顺式作用元件分析

顺式调控元件位于基因的启动子序列中,对植物的生长发育、代谢调控和胁迫应答方面具有重要作用。利用 PlantCARE 数据库对 PnGLR1 ~ PnGLR12 基因上游启动子序列进行预测(图 4),结果表明,启动子区域存在光响应元件、激素类响应元件、生物胁迫与非生物胁迫响应元件、生长发育响应元件。其中,8 个基因(PnGLR1、PnGLR2、

PnGLR3、PnGLR5、PnGLR8、PnGLR9、PnGLR11、PnGLR12)有 MeJA 响应元件;6 个基因(PnGLR2、PnGLR3、PnGLR5、PnGLR8、PnGLR9、PnGLR12)有 SA 响应元件;除 PnGLR10 外其余 11 个基因均预测到 ABA 响应元件。激素响应元件表明, PnGLR 基因在响应激素信号中发挥作用。此外,还发现多个生物与非生物胁迫相关的元件如低温、干旱响应和防御响应元件。

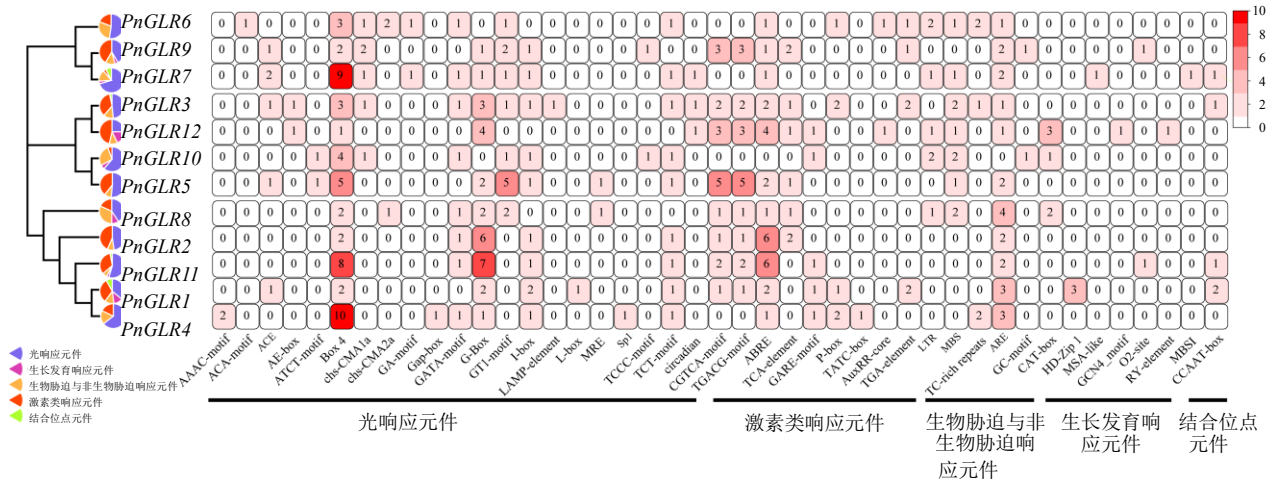


图 4 PnGLR 基因家族启动子的顺式调控元件发现

Fig. 4 Analysis of cis-regulatory elements on PnGLR gene family promoters

3.5 PnGLR 基因家族不同组织及激素处理下的表达分析

基于三年生三七不同部位须根、主根、剪口、茎、叶和花转录组数据进一步分析 *PnGLR* 基因的表达情况 (图 5), 结果表明不同亚家族基因表达具有相对特异性, *PnGLR1*、*PnGLR8*、*PnGLR9*、*PnGLR10*、*PnGLR11*、*PnGLR12* 在不同组织中均有表达, 但表达水平存在差异; *PnGLR2* 主要在茎、叶和花中表达, *PnGLR3*、*PnGLR4*、*PnGLR5* 在叶高表达, *PnGLR6*、*PnGLR7* 在须根高表达。

对 12 个 *PnGLR* 基因在外源激素 MeJA、SA、ABA 处理下的表达模式进行分析发现, 在 MeJA 处理后, 共有 10 个基因表达量显著上调, 具体表达模式为 *PnGLR2*、*PnGLR4*、*PnGLR8*、*PnGLR12* 在 3 h 或 6 h 显著上调, *PnGLR3*、*PnGLR5*、*PnGLR7*、*PnGLR9*、*PnGLR11* 在 48 h 或 72 h 显著上调, *PnGLR6* 在 72 h 达到峰值 (图 6)。在 SA 处理后, 共有 8 个基因表达量显著上调, 具体表达模式为 *PnGLR1*、*PnGLR2*、*PnGLR9*、*PnGLR10* 在前期 6 h 或 24 h 达

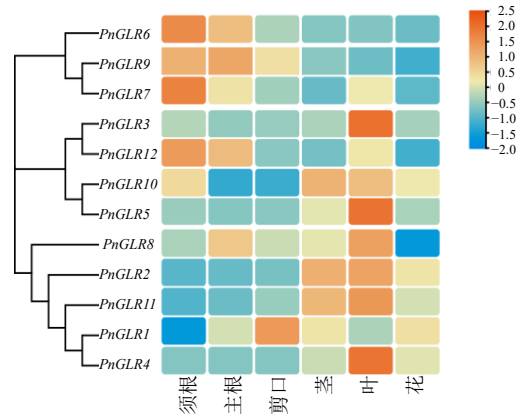
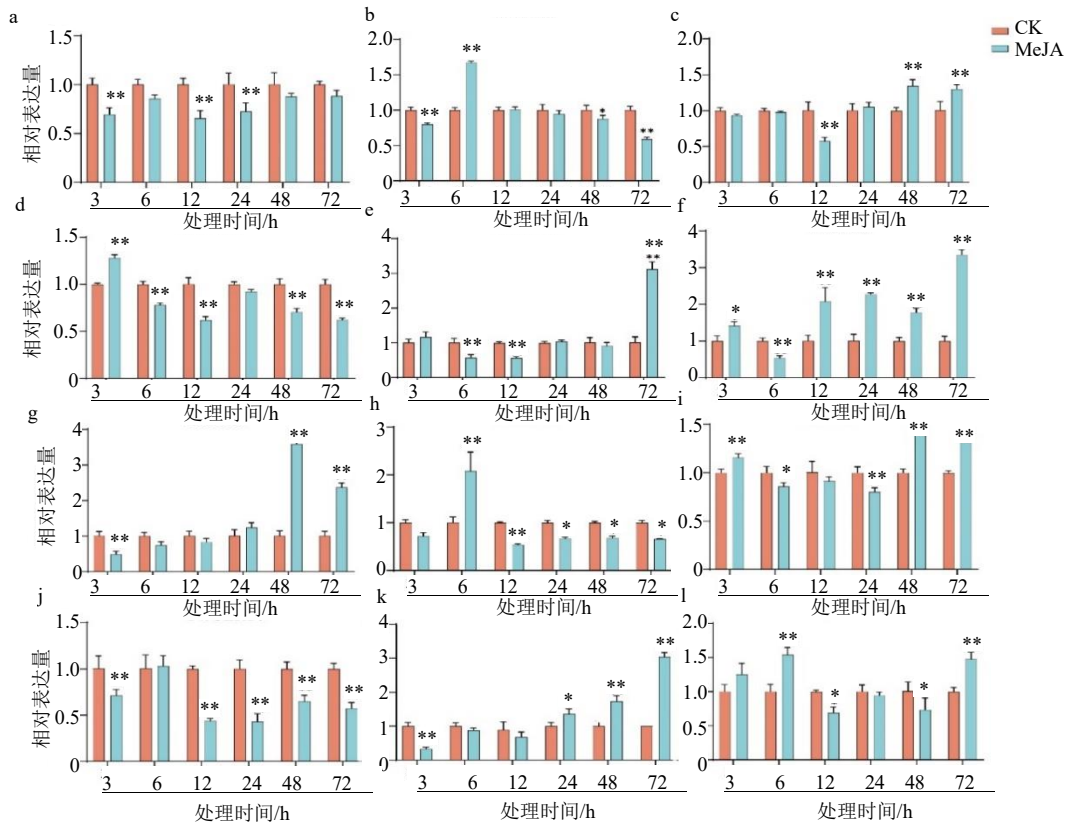


图 5 *PnGLR* 三年生不同组织的表达分析

Fig. 5 Expression analysis of *PnGLR* in three-year-old different tissues

到峰值, *PnGLR5*、*PnGLR6*、*PnGLR7*、*PnGLR11* 在 48 h 达到峰值 (图 7)。在 ABA 处理后, 共有 6 个基因表达量显著上调, 除 *PnGLR11* 在 24 h 达到峰值外, *PnGLR4*、*PnGLR5*、*PnGLR6*、*PnGLR7*、*PnGLR8* 均在 48 h 或 72 h 达到峰值 (图 8)。



a~l-*PnGLR1*~*PnGLR12*; 与对照 (CK) 比较: * $P < 0.05$ ** $P < 0.01$ 。下同。

a~l-*PnGLR1*~*PnGLR12*; * $P < 0.05$ ** $P < 0.01$ vs control (CK). Same as below.

图 6 *PnGLR* 基因在 MeJA 不同时间点处理下的表达模式分析

Fig. 6 Analysis of expression pattern of *PnGLR* gene under different time of MeJA treatment

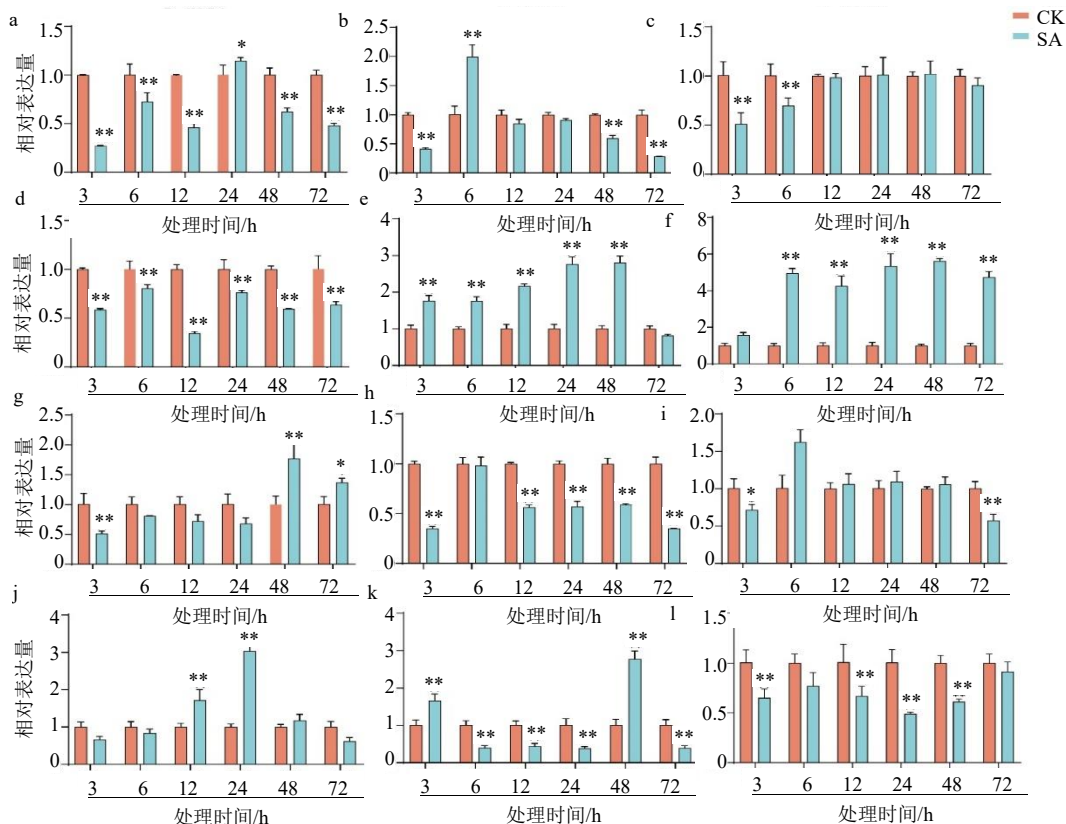


图 7 *PnGLR* 基因在 SA 不同时间点处理下的表达模式分析

Fig. 7 Analysis of expression pattern of *PnGLR* gene under different time of SA treatment

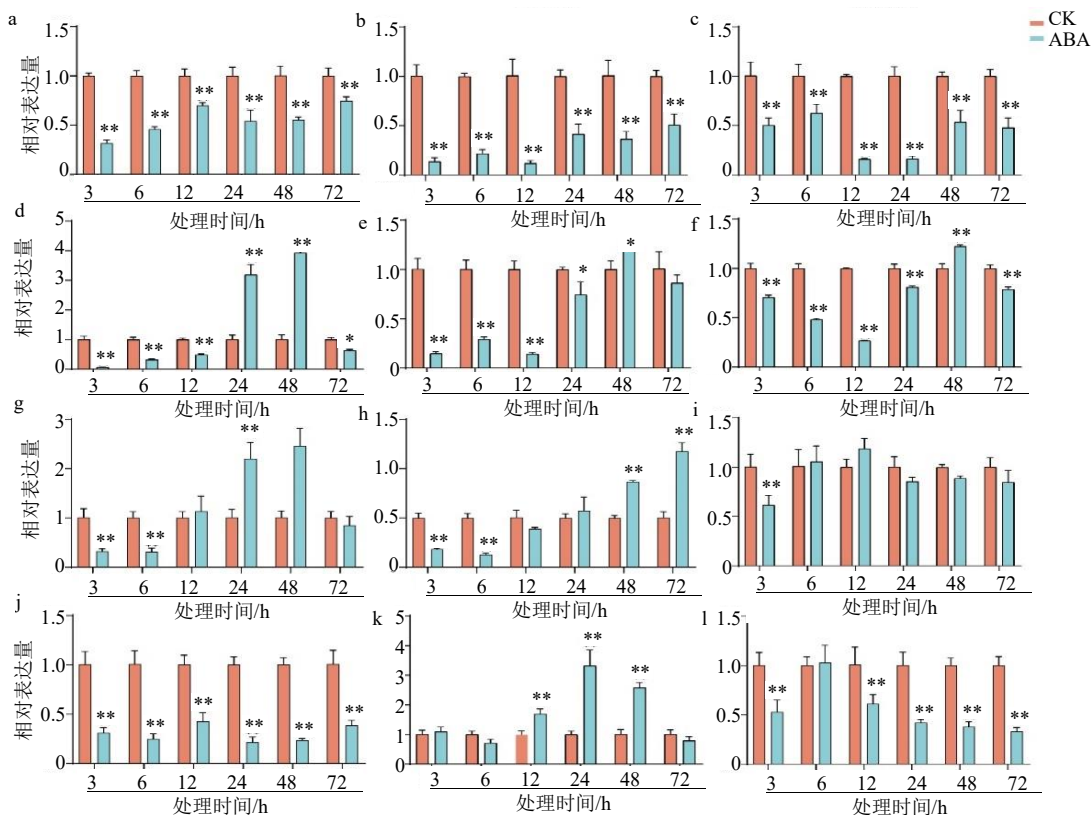


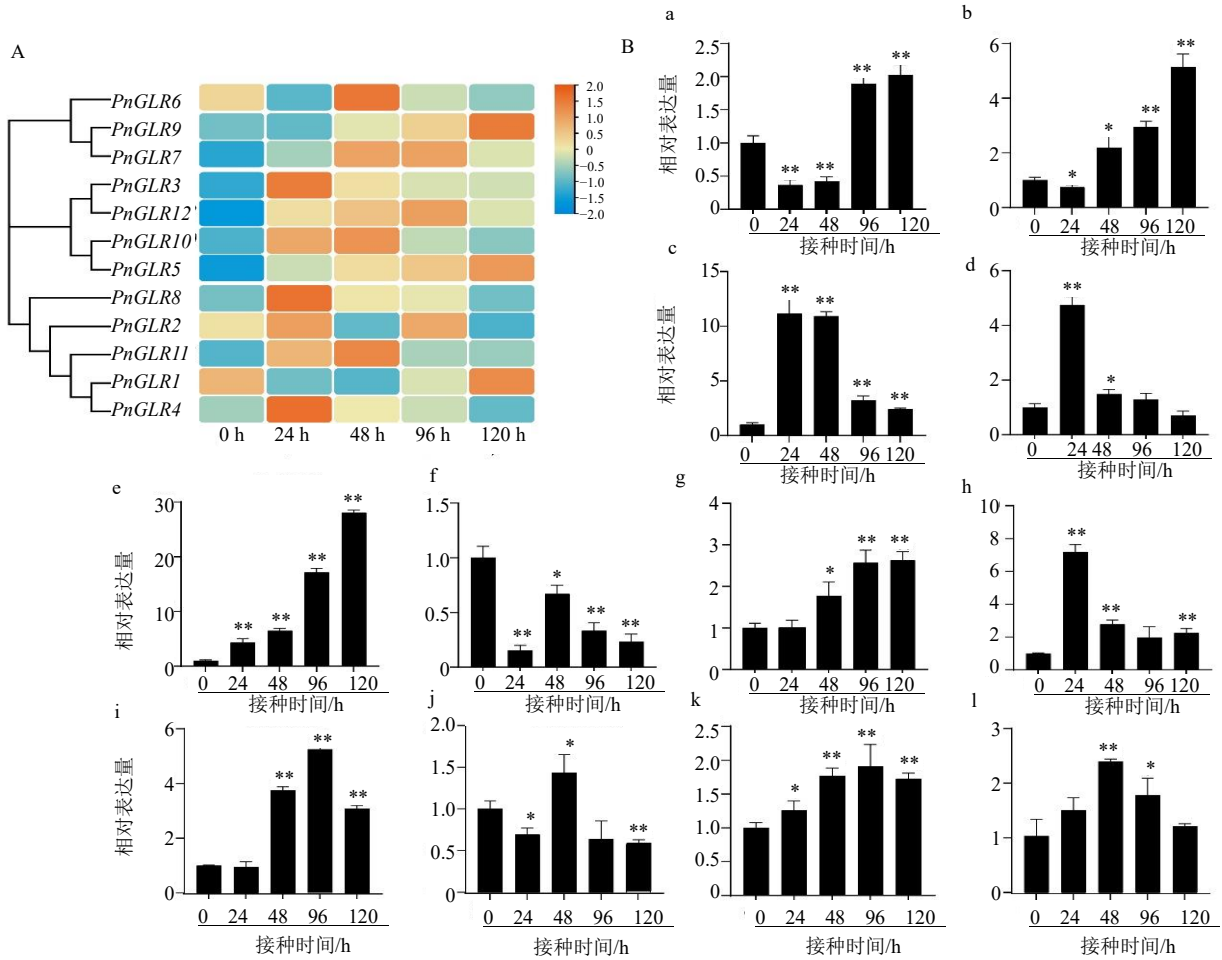
图 8 *PnGLR* 基因在 ABA 不同时间点处理下的表达模式分析

Fig. 8 Analysis of expression pattern of *PnGLR* gene under different time of ABA treatment

3.6 *PnGLR* 基因家族在毁灭柱孢菌 *C. destructans* 处理的表达分析

对不同时间点 (0、24、48、96、120 h) 毁灭柱孢菌侵染处理后的三七叶转录组数据中 *PnGLR* 基因进行分析并绘制热图 (图 9-A), 结果显示, 12 个 *PnGLR* 均对毁灭柱孢菌有不同程度的响应, 通过 RT-qPCR 对转录组结果进行验证 (图 9-B), *PnGLR2* 与其结果不一致, 其余基因在表达趋势上基本一致。RT-

qPCR 结果表明, 与处理 0h 相比, 11 个 *PnGLR* 基因表达水平显著上调, 其中 *PnGLR1*、*PnGLR2*、*PnGLR5*、*PnGLR7* 在 120 h 达到峰值, *PnGLR3*、*PnGLR4*、*PnGLR8*、*PnGLR10* 在 24 h 达到峰值, *PnGLR9* 在 96 h 达到峰值。此外, 第 IV 分支 *PnGLR3* 在 24 h 上调 11.15 倍, *PnGLR5* 表达量持续上调且在 120 h 上调 28.07 倍。结果表明, *PnGLR* 基因在毁灭柱孢菌侵染后呈现差异化表达模式。



与对照 (0h) 比较: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ 。A-*PnGLR* 不同时间点接种毁灭柱孢菌转录组数据 B-*PnGLR* 不同时间点接种毁灭柱孢菌 RT-qPCR。
* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ vs CK(0 h)。A-transcriptome data of *PnGLR* in response to *C. destructans* inoculation at different time points RT-qPCR of *PnGLR* in response to *C. destructans* inoculation at different time points.

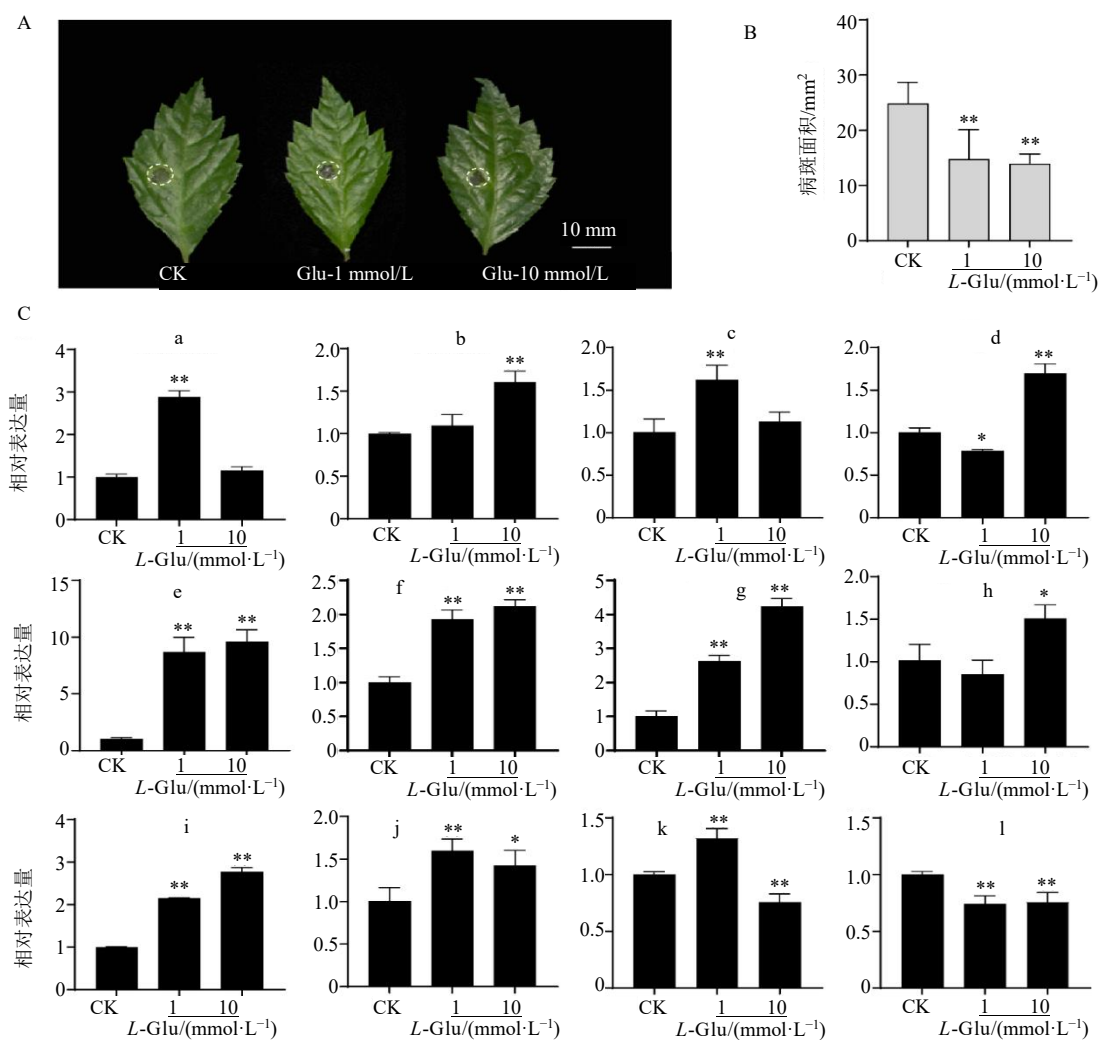
图 9 不同时间点接种毁灭柱孢菌的表达分析

Fig. 9 Expression analysis at different time points after inoculation with *C. destructans*

3.7 不同浓度 *L-Glu* 处理降低了三七对尖孢镰刀菌 *F. oxysporum* 的易感性

L-Glu 可作为植物 GLR 通道蛋白的激动剂, 在钙信号传导和抗病防御中发挥重要作用。对一年生三七叶片进行不同浓度的 *L-Glu* 外源处理, 结果表明不同浓度的 *L-Glu* 对 12 个 *GLR* 基因的表达调控呈现差异 (图 10-C), 在 1 mmol/L 处理

下, *PnGLR1*、*PnGLR3*、*PnGLR5*、*PnGLR6*、*PnGLR7*、*PnGLR9*、*PnGLR10*、*PnGLR11* 显著上调; 在 10 mmol/L 处理下, *PnGLR2*、*PnGLR4*、*PnGLR5*、*PnGLR6*、*PnGLR7*、*PnGLR8*、*PnGLR9*、*PnGLR10* 显著上调。尖孢镰刀菌处理后, 与对照 CK 相比, *L-Glu* 预处理均能显著降低病斑面积 (图 10-A、B)。



与对照 (CK) 比较: * $P < 0.05$ ** $P < 0.01$; A, B-使用 L-Glu 或蒸馏水预处理后, 接种尖孢镰刀菌感染后引起的病斑面积; C-预处理后 *PnGLR* 基因表达模式。
* $P < 0.05$ ** $P < 0.01$ vs CK. A, B-disease lesion areas of *P. notoginseng* after inoculation with *F. oxysporum* following pretreatment with L-Glu or distilled water; C-expression patterns of *PnGLR* after pretreatment.

图 10 L-Glu 处理增强了三七对尖孢镰刀菌的抗性

Fig. 10 L-Glu treatment enhances resistance of *P. notoginseng* to *F. oxysporum*

4 讨论

植物 GLR 是与哺乳动物 iGluRs 同源的一类离子通道, 目前 *GLR* 基因家族已在多个物种中得到鉴定, 家族成员个数因物种而异^[32-33]。本研究在三七全基因组数据中鉴定出 12 个候选成员, 该基因家族成员数低于拟南芥 *A. thaliana* 20 个^[6]、番茄 *S. lycopersicum* 13 个^[34]、大豆 *Glycine max* 29 个^[35]、油菜 *Brassica napus* 61 个^[36]等植物, 高于铁皮石斛 *Dendrobium catenatum* 8 个、鼓槌石斛 *D. chrysotoxum* 8 个^[37]。系统进化分析表明, 12 个 *PnGLR* 基因可分为 4 个分支, 与拟南芥 3 个分支不一致, 其中 *PnGLR3*、*PnGLR5*、*PnGLR10*、*PnGLR12*

单独聚成第 IV 分支, 与陆地棉第 IV 分支的 *GhGLR4.8* 聚为一类^[20]; 此外, 植物 GLR 与 iGluRs 均可通过四聚体形成离子通道, 其中 TMD 结构由跨膜结构域组成, 对通道离子选择性具有关键作用, M3 是蛋白中高度保守的结构域, SYTAxLxxx 基序是其典型结构^[10, 32], 本研究中 motif1 包含完整的 SYTAxLxxx 基序, 除 *PnGLR3* 是 xxTAxLxxx 外, 其余所有基因均遵循 SYTAxLxxx 保守“门”基序; 同时该家族成员的蛋白三级结构与 *AtGLR3.4* 的晶体结构高度相似, 进一步表明 *GLR* 基因家族进化过程中的保守性和稳定性, 为后续基因功能探究提供基础。

植物 *GLR* 基因在不同组织间均有表达, 拟南芥中其主要在叶、根和生殖器官中普遍表达。已有研究报道, *GLR* 通过介导钙离子内流激活下游反应, 第III分支成员发挥主要作用, 其中 *AtGLR3.1* 和 *AtGLR3.5* 介导钙离子内流并参与气孔调节并作用于 ROS 途径上游^[38], *AtGLR3.3/AtGLR3.6* 在对昆虫食草动物以及 *PstDC3000* 的抗性中发挥着关键作用, *AtGLR3.3/AtGLR3.6* 双突变体会降低 JA 和 JA-Ile 的积累^[13, 15, 39], 同时 *GhGLR4.8*、*GhGLR3.4*、*NbGLR3.3*、*SIGLR3.3/3.5*、*BnGLR35* 等亦在植物免疫调节和病虫害响应方面发挥了重要作用^[19-21, 36, 40]。本研究中该家族成员在不同部位均表达, *PnGLR3*、*PnGLR4*、*PnGLR5* 在叶中高表达, *PnGLR6*、*PnGLR7* 在须根高表达, 其余基因在不同部位普遍表达。第III分支成员中 *PnGLR4* 在叶高度表达, 与 *AtGLR3.3/AtGLR3.6*、*SIGLR3.5* 聚为一支, 在 MeJA 和 ABA 激素处理下显著响应上调, 且在 *C. destructans* 侵染的 24 h 上调 4.74 倍, 推测其可能在叶部气孔防御中发挥作用; 而 *PnGLR8* 在不同组织中均表达, 与 *AtGLR3.7*、*VaGLR3.7* 聚为一支, 在 MeJA 和 ABA 激素处理下显著响应上调, 且在 *C. destructans* 侵染的 24 h 上调 7.19 倍, 此外, *VaGLR3.7* 的表达受到光照刺激和 *U. vignae* 感染的诱导^[18], 顺式作用元件表明 *PnGLR4*、*PnGLR8* 存在光响应和激素响应元件, 二者可能形成同源或异源多聚体, 在介导钙离子内流和激素协同调控中参与三七的早期免疫反应。

L-Glu 可作为信号分子激活离子通道并参与植物防御应答。在拟南芥中, 外源 *L-Glu* 处理能增强植物对病原体相关分子模式 (PAMP) 和损伤相关分子模式 (DAMP) 的感知, 进一步诱导 SA 和 JA 信号通路相关防御基因的表达, 并显著降低希金斯炭疽菌 *Colletotrichum higginsianum* 等真菌侵染^[41]; 在拟南芥中 1 mmol/L *L-Glu* 可激活 *AtGLR3.5* 通道蛋白并触发 SA 信号通路, 促进防御标记基因 *PR1* 显著上调诱导气孔免疫^[30]; 在水稻中 10 mmol/L *L-Glu* 处理诱导稻瘟病抗性, 显著提高 *OsWRKY45*、*OsLOX*、*OsPR1b* 等防御基因的表达^[29]; 在马铃薯 *Solanum tuberosum* 中 4.5、10 mmol/L *L-Glu* 可显著诱导马铃薯 *StGLR3.2*、*StGLR3.4*、*StGLR3.5* 基因表达, 并降低硫色镰刀菌 *F. sulphureum* 的感染^[28]; 在番茄中 *L-Glu* 处理显著诱导了番茄果实对灰霉病的抗性, 并显著上调 9 个 *SIGLR* 基因^[42]。本研究通过

1 mmol/L 和 10 mmol/L 的 *L-Glu* 预处理三七叶片, 显著诱导 *PnGLR* 基因表达并降低尖孢镰刀菌的感染, 但具体机制还有待进一步研究。此外, *NbGLR2.9a* 和 *NbGLR2.9b* 作为 EDS1-SAG101-NRG1 信号模块下游, 与 NRG1 协同促进钙信号传导, 进而调控本氏烟草免疫应答, 但在拟南芥中并没有找到明确的直系同源物^[43]。*PnGLR3* 与 *GhGLR4.8* 共同位于第IV分支, *PnGLR3* 在 1 mmol/L *L-Glu* 处理下显著上调, 在 *C. destructans* 侵染的 24 h 和 48 h 高度响应, 其可能作为信号下游发挥作用, 进而促进细胞钙内流调节植物免疫应答。

综上所述, 本研究通过生物信息学方法鉴定并筛选了 12 个 *PnGLR* 基因家族成员, 对进化关系、蛋白结构、顺式作用元件、表达模式等进行分析, 此外, 进一步分析了 *PnGLR* 基因家族在不同组织、外源激素 (MeJA、SA、ABA)、*L-Glu* 处理及 *C. destructans* 侵染下的表达情况。研究表明, 部分 *PnGLR* 基因家族成员在抵御病原菌和激素响应中表达水平显著上调, 外源 *L-Glu* 处理能有效激活 *PnGLR* 基因并诱导植株对尖孢镰刀菌的抗性, 进一步为 *PnGLR* 基因家族的功能研究及抗病基因挖掘提供理论基础。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 中国药典 [S]. 一部. 2020: 12.
- [2] 线小云, 李葵秀, 李满桥, 等. 人参属药用植物种质资源研究进展 [J]. 中草药, 2025, 56(1): 360-373.
- [3] Li J B, Ai M T, Hou J E, et al. Plant-pathogen interaction with root rot of *Panax notoginseng* as a model: Insight into pathogen pathogenesis, plant defence response and biological control [J]. *Mol Plant Pathol*, 2024, 25(2): e13427.
- [4] Grenzi M, Bonza M C, Costa A. Signaling by plant glutamate receptor-like channels: What else! [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2022, 68: 102253.
- [5] Ahmed I, Kumar A, Bheri M, et al. Glutamate receptor like channels: Emerging players in calcium mediated signaling in plants [J]. *Int J Biol Macromol*, 2023, 234: 123522.
- [6] 葛硕实, 袁柱东, 刘运通, 等. 植物中谷氨酸代谢及其在响应逆境胁迫中的作用 [J]. 植物生理学报, 2025, 61(2): 125-132.
- [7] Riaz B, Zhang Y L, Riaz A, et al. Structural and functional diversity of glutamate receptors-like channels in plants [J]. *Physiol Plant*, 2025, 177(3): e70313.
- [8] Simon A A, Navarro-Retamal C, Feijó J A. Merging

- signaling with structure: Functions and mechanisms of plant glutamate receptor ion channels [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2023, 74: 415-452.
- [9] Lam H M, Chiu J, Hsieh M H, *et al.* Glutamate-receptor genes in plants [J]. *Nature*, 1998, 396(6707): 125-126.
- [10] Green M N, Gangwar S P, Michard E, *et al.* Structure of the *Arabidopsis thaliana* glutamate receptor-like channel GLR3.4 [J]. *Mol Cell*, 2021, 81(15): 3216-3226.
- [11] Gangwar S P, Green M N, Michard E, *et al.* Structure of the *Arabidopsis* glutamate receptor-like channel GLR3.2 ligand-binding domain [J]. *Structure*, 2021, 29(2): 161-169.
- [12] Li R, Yang Y F, Lou H, *et al.* Glutathione triggers leaf-to-leaf, calcium-based plant defense signaling [J]. *Nat Commun*, 2025, 16(1): 1915.
- [13] Yan C, Gao Q F, Yang M, *et al.* Ca²⁺/calmodulin-mediated desensitization of glutamate receptors shapes plant systemic wound signalling and anti-herbivore defence [J]. *Nat Plants*, 2024, 10(1): 145-160.
- [14] Jiang Y X, Ding P T. Calcium signaling in plant immunity: A spatiotemporally controlled symphony [J]. *Trends Plant Sci*, 2023, 28(1): 74-89.
- [15] Bjornson M, Pimprikar P, Nürnberger T, *et al.* The transcriptional landscape of *Arabidopsis thaliana* pattern-triggered immunity [J]. *Nat Plants*, 2021, 7(5): 579-586.
- [16] Xue N, Zhan C, Song J, *et al.* The glutamate receptor-like 3.3 and 3.6 mediate systemic resistance to insect herbivores in *Arabidopsis* [J]. *J Exp Bot*, 2022, 73(22): 7611-7627.
- [17] Li F, Wang J, Ma C L, *et al.* Glutamate receptor-like Channel3.3 is involved in mediating glutathione-triggered cytosolic calcium transients, transcriptional changes, and innate immunity responses in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2013, 162(3): 1497-1509.
- [18] Yin L H, Liu S M, Sun W N, *et al.* Genome-wide identification of glutamate receptor genes in adzuki bean and the roles of these genes in light and rust fungal response [J]. *Gene*, 2023, 879: 147593.
- [19] Wang Q Q, Yang G Q, Jia R Y, *et al.* Utilizing the mutant library to investigate the functional characterization of GhGLR3.4 regulating jasmonic acid to defense pest infestation [J]. *Plant J*, 2024, 120(6): 2889-2903.
- [20] Liu S M, Zhang X J, Xiao S H, *et al.* A single-nucleotide mutation in a GLUTAMATE RECEPTOR-LIKE gene confers resistance to *Fusarium* Wilt in *Gossypium hirsutum* [J]. *Adv Sci*, 2021, 8(7): 2002723.
- [21] 张启平. NbGLRs 基因家族鉴定及其调控烟草系统性抗性防御 TMV 侵染的机制 [D]. 扬州: 扬州大学, 2022.
- [22] Lin Y, Hao B, Lu Y C, *et al.* PanaxGDB: A comprehensive platform for *Panax* [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 883818.
- [23] Li M Q, Tao Y R, Lv W H, *et al.* Genome-wide analysis of pathogenesis-related (PR) protein gene families in *Panax notoginseng* response to root rot pathogen infection [J]. *Ind Crops Prod*, 2025, 235: 121686.
- [24] Yang Z J, Liu G Z, Zhang G H, *et al.* The chromosome-scale high-quality genome assembly of *Panax notoginseng* provides insight into dencichine biosynthesis [J]. *Plant Biotechnol J*, 2021, 19(5): 869-871.
- [25] Wilkins M R, Gasteiger E, Bairoch A, *et al.* Protein identification and analysis tools in the ExPASy server [J]. *Methods Mol Biol*, 1999, 112: 531-552.
- [26] Tamura K, Stecher G, Kumar S. MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11 [J]. *Mol Biol Evol*, 2021, 38(7): 3022-3027.
- [27] Li M Q, Che X L, Liang Q W, *et al.* Genome-wide identification and characterization of WRKYs family involved in responses to *Cylindrocarpon destructans* in *Panax notoginseng* [J]. *BMC Genomics*, 2025, 26(1): 104.
- [28] Jiang H, Liu W G, Zheng X Y, *et al.* Genome-wide analysis of glutamate receptor-like (GLR) gene family and its role in response to wound stress in potato [J]. *Potato Res*, 2025, 68(4): 3817-3842.
- [29] Kadotani N, Akagi A, Takatsuji H, *et al.* Exogenous proteinogenic amino acids induce systemic resistance in rice [J]. *BMC Plant Biol*, 2016, 16: 60.
- [30] Tsuruda T, Yoshida R. L-Glutamate activates salicylic acid signaling to promote stomatal closure and PR1 expression in *Arabidopsis* [J]. *Physiol Plant*, 2023, 175(1): e13858.
- [31] Toyota M, Spencer D, Sawai-Toyota S, *et al.* Glutamate triggers long-distance, calcium-based plant defense signaling [J]. *Science*, 2018, 361(6407): 1112-1115.
- [32] De Bortoli S, Teardo E, Szabó I, *et al.* Evolutionary insight into the ionotropic glutamate receptor superfamily of photosynthetic organisms [J]. *Biophys Chem*, 2016, 218: 14-26.
- [33] 陈梦娇, 李洋洋, 郭倩. 谷氨酸受体蛋白调控植物生长与胁迫应答的研究进展 [J]. *生物技术通报*, 2024, 40(10): 62-75.
- [34] Aouini A, Matsukura C, Ezura H, *et al.* Characterisation of 13 glutamate receptor-like genes encoded in the tomato genome by structure, phylogeny and expression profiles [J]. *Gene*, 2012, 493(1): 36-43.
- [35] 李媛, 孙志成, 王佳, 等. 大豆谷氨酸受体通道蛋白基因家族鉴定与表达分析 [J]. *植物遗传资源学报*, 2025, 26(8): 1619-1633.
- [36] Gulzar R M A, Ren C X, Fang X, *et al.* Glutamate receptor-

- like (GLR) family in *Brassica napus*: Genome-wide identification and functional analysis in resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* [J]. *Int J Mol Sci*, 2024, 25(11): 5670.
- [37] Zhu M, Wang X Y, Li X R. Genome-wide identification and expression analysis of glutamate receptor-like genes in three *Dendrobium* species [J]. *Biochim Biophys Acta Gen Subj*, 2025, 1869(6): 130789.
- [38] Kong D D, Hu H C, Okuma E, *et al.* L-Met activates *Arabidopsis* GLR Ca^{2+} channels upstream of ROS production and regulates stomatal movement [J]. *Cell Rep*, 2016, 17(10): 2553-2561.
- [39] Salvador-Recatalà V. New roles for the Glutamate RECEPTOR-LIKE 3.3, 3.5, and 3.6 genes as on/off switches of wound-induced systemic electrical signals [J]. *Plant Signal Behav*, 2016, 11(4): e1161879.
- [40] Hu C, Duan S, Zhou J, *et al.* Characteristics of herbivory/wound-elicited electrical signal transduction in tomato [J]. *Front Agric Sci Eng*, 2021, 8(2): 292-301.
- [41] Goto Y, Maki N, Ichihashi Y, *et al.* Exogenous treatment with glutamate induces immune responses in *Arabidopsis* [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2020, 33(3): 474-487.
- [42] Sun C, Jin L F, Cai Y T, *et al.* L-Glutamate treatment enhances disease resistance of tomato fruit by inducing the expression of glutamate receptors and the accumulation of amino acids [J]. *Food Chem*, 2019, 293: 263-270.
- [43] Wang J L, Sun X H, Xiong F, *et al.* Coordinated actions of NLR-assembled and glutamate receptor-like calcium channels in plant effector-triggered immunity [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2025, 122(35): e2508018122.

[责任编辑 时圣明]