生物技术通报
· 研究报告 · BIOTECHNOLOGY BULLETIN 2026, 42(10):207-215

钙调素结合蛋白StIQD20介导马铃薯耐盐性的功能研究

冯瑞云 李京昊 王紫腾 宋宇鹏 侯雅静 段永红 宋倩娜 梅超*
（山西农业大学农学院 马铃薯遗传改良与种质创新山西省重点实验室，太原 030031）

摘 要：【目的】揭示马铃薯*StIQD20*基因在盐胁迫应答中的功能，明确其增强马铃薯耐盐性的内在机制，为马铃薯耐盐分子育种提供新的基因资源和遗传材料。【方法】克隆*StIQD20*基因，构建过表达载体，转化二倍体野生型马铃薯‘C65’获得阳性植株，对比分析不同盐胁迫下过表达植株与野生型植株的表型性状、生理生化指标，进行Ca^{2+}表型恢复实验与盐胁迫相关基因表达量测定。【结果】获得5棵过表达植株，RT-qPCR检测表明过表达植株*StIQD20*基因表达量为野生型植株的1.5-2.9倍；盐胁迫下过表达植株的株高、鲜重及叶片数均高于野生型，在盐胁迫条件下，施加100 μmol/L $CaCl_2$较50 μmol/L能有效地缓解幼苗受害程度；不同盐胁迫浓度处理下，过表达植株的抗氧化酶活性与脯氨酸含量显著高于野生型，丙二醛含量显著低于野生型；过表达植株中盐胁迫响应基因*SnRK2s*、*ABF4*、*ABI3*、*MYB2*和*DREB2A*的表达水平均高于野生型，*ABI5*基因的表达量相对较低。【结论】StIQD20通过调控Ca^{2+}信号及抗氧化防御系统，促进渗透调节物质积累并调控相关基因表达，从而显著增强马铃薯的耐盐性。

关键词：马铃薯；*StIQD20*；愈伤组织转化体系；盐胁迫；Ca^{2+}

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2025-1346

Functional Study of the Calmodulin-binding Protein StIQD20 in Mediating Salt Tolerance in Potato

FENG Rui-yun LI Jing-hao WANG Zi-teng SONG Yu-peng HOU Ya-jing DUAN Yong-hong SONG Qian-na MEI Chao*
（*College of Agriculture / Key Laboratory of Potato Genetic Improvement and Germplasm Innovation in Shanxi Province, Shanxi Agricultural University, Taiyuan* 030031）

Abstract:【Objective】This study aimed to elucidate the function of the potato *StIQD20* gene in response to salt stress, clarify its intrinsic mechanism for enhancing potato salt tolerance, and provide new gene resources and genetic materials for molecular breeding of salt-tolerant potatoes.【Method】The *StIQD20* gene was cloned, and an overexpression vector was constructed. The vector was transformed into the diploid wild-type potato ‘C65’ to obtain positive plants. Phenotypic traits and physiological and biochemical indicators of the overexpression plants and wild-type plants under different salt stress conditions were compared and analyzed. A Ca^{2+} phenotypic recovery experiment and expression level measurement of salt stress-related genes were conducted.【Result】Five overexpression plants were obtained. RT-qPCR analysis showed that the expression level of the *StIQD20* gene in overexpression plants was 1.5-2.9 times higher than that in wild-type plants. Under salt stress, plant height, fresh weight, and number of blades of overexpression plants were higher than those of wild-type plants. The application of 100 μmol/L $CaCl_2$ was more effective than 50 μmol/L in alleviating seedling damage under salt stress conditions. Under different salt stress concentrations, the antioxidant enzyme activities and proline content in overexpression plants were significantly higher than those in wild-type plants, while malondialdehyde (MDA) content was significantly lower. The expression levels of salt stress-responsive genes *SnRK2s*, *ABF4*, *ABI3*, *MYB2*, and *DREB2A* in overexpression plants were higher than those in wild-type plants, while the expression level of the *ABI5* gene was relatively lower.

收稿日期：2025-12-10
基金项目：中央引导地方科技发展资金项目（YDZJSX2025D044），山西省重点实验室开放基金项目资助（ST202403），马铃薯遗传改良与种质创新山西省重点实验室项目（202304010921003），山西省农业关键核心技术攻关项目（NYGG30-02），山西省现代农业产业技术体系建设专项资金（2026CYJSTX06-11）
*通信作者：梅超 meichao@sxau.edu.cn

【Conclusion】 StIQD20 significantly enhances salt tolerance in potato by modulating Ca^{2+} signaling and the antioxidant defense system, promoting the accumulation of osmoregulatory substances, and modulating the expression of related genes.

Keywords: potato; *StIQD20*; callus transformation system; salt stress; Ca^{2+}

土壤盐分的升高会诱发渗透胁迫，损害水分吸收并引发细胞脱水，最终导致作物生长受到抑制和产量损失[1]。土壤盐碱化的加剧使粮食安全面临重大风险，亟待可持续的解决方案，面对盐碱化土地，耐盐作物具备长期适应性与产量稳定性，此类研究对于发展韧性农业具有重要意义[2]。马铃薯（*Solanum tuberosum* L.）是除禾本科作物外全球最重要的粮食作物，其对中度盐渍化土壤敏感[3]。土壤高盐会降低光合效率，诱导氧化损伤与加速衰老，对马铃薯的生理功能与营养生长产生负面影响，最终导致减产[4]。马铃薯的耐盐性依赖于离子稳态、渗透平衡和抗氧化防御机制等调节[5]。盐胁迫会诱导胞外Ca^{2+}内流，由CAM/CML蛋白感知并解码钙信号，通过CDPKs、CBL-CIPK等通路上调脯氨酸（PRO）合成关键酶的表达与活性，促进脯氨酸积累以维持渗透平衡[6]；同时激活SOD、POD等抗氧化酶系统，协同清除活性氧（ROS），从而增强植物耐盐性[7]。

IQD（IQ67-domain-containing protein）基因家族成员是植物特有的CAM/CML结合靶蛋白，广泛存在于高等植物中，通常以多基因家族的形式出现。其典型特征为包含1个由67个氨基酸构成的保守IQ67结构域，该结构域常以串联重复的方式排列。近年来，已在多个物种中完成了*IQD*基因家族全基因组鉴定，研究表明该家族成员的表达受盐胁迫显著诱导，并通过调控下游抗逆基因表达来增强植物的耐盐性[8]。在陆地棉中，*GhIQD31*与*GhIQD32*在盐胁迫下表达显著上调，通过正向调控抗氧化防御系统来维持细胞稳态[9]。在茶树中鉴定出的38个*CsIQD*基因中，部分成员在干旱和盐胁迫处理下表达量显著变化，推测它们通过整合钙信号和ABA信号通路来响应盐胁迫[10]。研究表明StIQD20可能通过介导钙信号通路，与ABA核心信号模块（如SnRK2-ABF/ABI通路）协同作用，共同激活下游耐盐相关基因的表达[11]。

SNF1-related protein kinase 2（SnRK2s）是ABA信号通路的核心激酶，行使调节气孔关闭、抑制生长、激活保护性基因表达等功能[12]。ABRE binding factor 4（ABF4）是SnRK2激酶的主要磷酸化底物之一，是维持植物细胞耐盐状态的关键蛋白[13]。Abscisic acid insensitive 5（ABI5）主要在植物幼苗期响应盐胁迫与ABA信号，通常与ABF协同作用，精细调控植物对于胁迫响应和生长发育的平衡[14]。Abscisic acid insensitive 3（ABI3）作为ABA信号通路中的正调控转录因子，在植物的抗旱耐盐中起重要作用，与ABI5相互作用，建立与维持马铃薯植株对于胁迫下的适应状态[15]。R2R3-MYB transcription factor 2（MYB2）主要功能是在植物受到盐胁迫诱导后，参与调控一系列涉及活性氧清除、离子稳态（如Na^+/K^+平衡）与渗透调节等生理过程[16]。DREB-binding protein 2A（DREB2A）主要响应盐胁迫引起的渗透压与脱水信号，确保植物在盐胁迫下的多重保障[17]。*SnRK2s*、*ABF4*、*ABI3*、*MYB2*、*DREB2A*与*ABI5*这些基因构成了一个从信号感知、转导、转录调控到下游响应的完整网络，通过检测这些基因的表达变化，可以揭示*StIQD20*基因在抗盐信号通路中的重要功能。

在前期研究中，本团队通过分析马铃薯全基因组数据，成功鉴定出23个*StIQDs*基因。通过RT-qPCR实验证实了14个*StIQDs*对各种非生物胁迫具有不同程度的响应，发现在非生物胁迫下*StIQD20*的应激反应最为显著，并对Na^+及Ca^{2+}的刺激有明显响应。为研究*StIQD20*基因在盐胁迫响应中的生物学功能，本研究选用二倍体马铃薯品种‘C65’作为遗传转化受体，获得稳定过表达*StIQD20*基因的阳性株系，并分析这些转基因植株中多个盐胁迫相关基因的表达水平，旨在揭示*StIQD20*在逆境信号通路中的调控机制。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究所用植物材料为野生型二倍体马铃薯品种‘C65’组培苗，由山西农业大学农学院植物基因编辑实验室提供。菌株：大肠杆菌（*Escherichia coli*）

DH5α、根癌农杆菌（*Agrobacterium tumefaciens*）GV3101。实验过程中所用抗生素为卡那霉素（Kanamycin）和利福平（Rifampicin）。RNA提取、质粒提取、琼脂糖凝胶回收等均使用TIANGEN公司快速提取试剂盒完成。反转录实验均用Promega公司的试剂盒完成。过表达载体pMDC85、Taq DNA聚合酶、T4-DNA连接酶、限制性内切酶等酶类物质、抗氧化酶活性检测试剂盒、渗透调节物质含量测定试剂盒与DL2000 DNA marker均购自生工生物工程（上海）股份有限公司。其他常规生化试剂均为国产分析纯。

1.2　*方法*

1.2.1　马铃薯*StIQD20*基因克隆　从NCBI（https://www.ncbi.nlm.nih.gov）下载马铃薯*StIQD20*基因CDS序列，根据CDS序列设计相应的*StIQD20*基因克隆引物：正向引物（F：5′-ATGGGGAAAAAAGGCAGTTGG-3′），反向引物（R：5′-TCACACAAATCTGTTAAATGGTC-3′）。提取二倍体马铃薯‘C65’的RNA，反转录为cDNA，并以此为模板，PCR扩增*StIQD20*基因的CDS全长序列，通过琼脂糖凝胶电泳实验检测扩增产物条带大小，预期扩增结果为1 608 bp，扩增成功后进行凝胶回收，对回收产物进行测序分析验证结果。

1.2.2　马铃薯*StIQD20*基因过表达载体构建　对pMDC85空载体进行酶切使其线性化，暴露出两个不同的黏性末端，酶切位点分别为*Asc* I与*Pac* I，在T4 DNA连接酶的作用下，将*StIQD20*基因的CDS序列利用双酶切定向克隆法构建至载体pMDC85中，形成重组载体pMDC85-*StIQD20*。将重组载体转入大肠杆菌DH5α后提取质粒，将质粒通过化学转化法导入农杆菌感受态细胞GV3101中，将转化后的菌液均匀地涂布在含卡那霉素的LB固体培养基上，晾干后将其置于28 ℃的恒温培养箱中培养1 d。挑取培养基表面的单菌斑进行PCR验证，确认为阳性菌斑后，摇菌培养并保存菌株，进行测序以及酶切验证。

1.2.3　遗传转化阳性植株鉴定与*StIQD20*基因表达量测定　以生长周期为4周的‘C65’无菌组培苗为植物材料，选取长度约为1 cm且无腋芽的新鲜茎段作为外植体，采用农杆菌介导法进行遗传转化。外植体经过预培养、共培养、愈伤组织诱导及分化培养后，将再生苗转移至含有MS固体培养基及农杆菌抑菌抗生素的生根培养瓶中进行培养。培养3周后，分别采集再生植株及野生型‘C65’的叶片，提取基因组DNA进行PCR扩增与凝胶电泳实验鉴定过表达阳性植株，根据pMDC85的载体序列与*StIQD20*基因的CDS序列设计正向引物*StIQD20*-F（5′-GATCGGACGATTGCGTCGCAT-3′）与反向引物*GFP*-R（5′-CGTGGATATGTCCTGCGGGTAA-3′），扩增长度约1 500 bp。将验证为阳性的再生植株标记为过表达阳性植株，继续继代扩繁培养。分别取野生型植株‘C65’与过表达阳性植株的新鲜叶片进行RNA提取，反转录为cDNA并稀释后，进行RT-qPCR实验测定*StIQD20*基因表达量。引物通过NCBI Primer-BLAST工具设计，分别为*StIQD20*-F与*StIQD20*-R，具体序列详见附表1。以*Actin*基因作为内参基因，采用QuantStudio 6 Flex实时PCR系统进行表达分析。反应体系包括：10 μL TB Green Premix Ex TaqII（Tli RNaseH Plus）（2×）、正向引物0.8 μL、反向引物0.8 μL、稀释后cDNA 2 μL、ROX Reference Dye 0.4 μL与6 μL灭菌水。程序为：95 ℃预变性30 s；95 ℃变性5 s，60 ℃退火34 s，72 ℃延伸15 s，40个循环，60 ℃复性60 s。以野生型‘C65’为对照，采用$2^{-\Delta\Delta Ct}$计算基因相对表达量，用SPSS25.0软件做方差齐性检验（levene test），使用Duncan新复级差法分析显著性差异。

1.2.4　盐胁迫处理下表型性状测定与Ca^{2+}表型恢复实验　选取生长约4周的过表达阳性植株与野生型植株无菌组培苗，将每种组培苗分别转接至含不同浓度NaCl（0、50、100、150 mmol/L）的MS固体培养基中，进行继代扩繁培养，30 d后对比观察不同NaCl浓度处理下的植株表型，并对株高、叶片数与鲜重进行测量与统计分析。每组实验设3个生物学重复。使用刻度钢尺测定植株的株高，记录植株的叶片数。随后，用蒸馏水轻轻冲洗去除根部残留的培养基，待晾干后，使用精量天平精确称量植株的鲜重。选取在不同盐胁迫实验中生长指标最优的3种过表达植株与野生型植株进行Ca^{2+}表型恢复实验，在50 mmol/L NaCl浓度的MS固体培养基中进行，在培养基中分别添加不同浓度的$CaCl_2$（50、100 μmol/L），将4类组培苗分别转移至培养基中进行培养，每组实验设置3个生物学重复。30 d后对比观察不同$CaCl_2$

浓度下的各种植株表型。

1.2.5 生理指标与盐胁迫相关基因表达量测定 过表达阳性植株与野生型植株无菌培养25 d后，将其从培养瓶中取出，用清水洗去附着在植株根部的MS固体培养基，分别将过表达植株与野生型植株进行无土栽培培养。以1/2霍格兰（Hoagland）营养液浇灌培养3周后，将不同株系平均分为4组实验处理：1组对照与3组不同的盐胁迫处理（50、100、150 mmol/L NaCl），每组照常设置3个生物学重复。对照组以清水代替营养液，处理组施加相应浓度的NaCl溶液代替营养液。处理2 d后，分别采集不同株系在不同实验处理下的新鲜叶片，立即用液氮速冻，暂存于-80 ℃冰箱中以待后续实验。取保存的叶片材料并使用相应的生理指标检测试剂盒进行实验测定。盐胁迫相关基因表达量的测定选取基因表达量最佳的2种过表达株系与野生型植株进行，取上述100 mmol/L NaCl处理下的3种株系的叶片材料，进行RT-qPCR实验，实验方法同1.2.3，盐胁迫相关基因及其引物具体序列详见附表1。

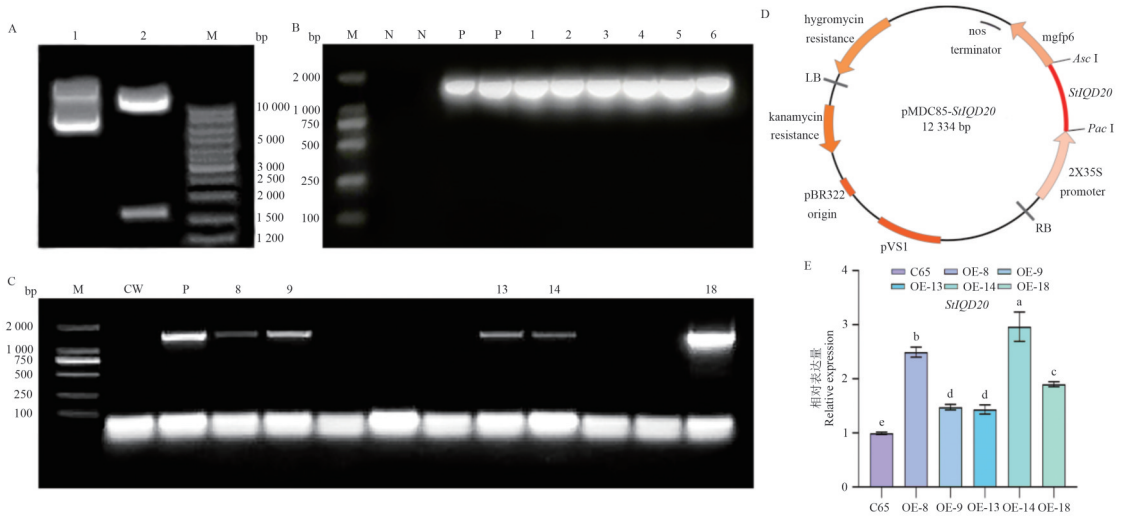
2 结果

2.1 马铃薯*StIQD20*的克隆与过表达载体构建

*StIQD20*基因的PCR产物为单一明亮条带，大小为1 608 bp，与目的基因大小片段一致。将*StIQD20*基因连接到过表达载体pMDC85上，经酶切鉴定及测序比对，确保序列完整无突变（图1-A）。

2.2 *StIQD20*基因的农杆菌转化

将pMDC85-*StIQD20*重组质粒转化至大肠杆菌感受态细胞DH5α中，在含卡那霉素的LB固体培养基中涂板，待菌斑生成后挑取单菌落进行PCR鉴定，鉴定结果如图1-B所示，成功扩增出与目标基因长度相同的条带，初步确定为阳性菌斑，将阳性菌斑进行摇菌，将菌液进行测序，将测序结果正确的菌株保存至-80 ℃冰箱中以备后续使用。



A:1代表含目的基因*StIQD20*的pMDC85质粒;2代表*Asc* I-*Pac* I酶切质粒;M代表10 000 bp DNA marker。B:M代表2 000 bp DNA marker;N代表阴性对照;P代表阳性对照;1–6代表阳性菌斑。C:M代表2 000 bp DNA marker;CW代表野生型;P代表重组载体质粒;8、9、13、14、18代表过表达阳性植株。D:pMDC85-*StIQD20*重组载体图。E:C65代表二倍体野生型植株;OEs代表过表达阳性植株;显著性差异通过Duncan新复极差法确定;不同字母表示差异显著(P<0.05);误差线代表平均值±SD,n=3,下同

A: 1 represents the pMDC85 plasmid containing the target gene *StIQD20*; 2 represents the plasmid digested by Asc I-Pac I; M represents the 10 000 bp DNA marker. B: M represents the 2 000 bp DNA marker; N represents the negative control; P represents the positive control; 1–6 represent the positive colonies. C: M represents the 2 000 bp DNA marker; CW represents the wild type; P represents the recombinant vector plasmid; 8, 9, 13, 14, 18 represent the overexpressing positive plants. D: The recombinant vector map of pMDC85-*StIQD20*. E: C65 represent a diploid wild-type plant. OEs represent the overexpressing positive plants; significant differences among groups were identified using Duncan's new multiple range test; values followed by different lowercase letters are significantly different (P<0.05); error bars in the figures denote average value ± the standard deviation derived from three independent biological replicates, n=3, the same below

图1 马铃薯*StIQD20*过表达载体构建与基因表达分析

Fig. 1 Construction of the overexpression vector of *StIQD20* in potato and analysis of gene expression

2.3　过表达植株鉴定与*StIQD20*基因表达量的测定

提取上述大肠杆菌的质粒并通过化学转化法转化到农杆菌感受态细胞GV3101中，进行农杆菌介导遗传转化实验。图2展示了农杆菌介导遗传转化过程中阳性单克隆菌斑的筛选、愈伤组织的形成过程与再生植株的扩繁培养。最终PCR扩增与凝胶电泳结果如图1-C所示，5棵植株成功扩增出目标长度，并且与阳性对照条带一致，初步确定此5棵植株为过表达阳性植株，并将其标记为不同株系：OE-8、OE-9、OE-13、OE-14、OE-18。

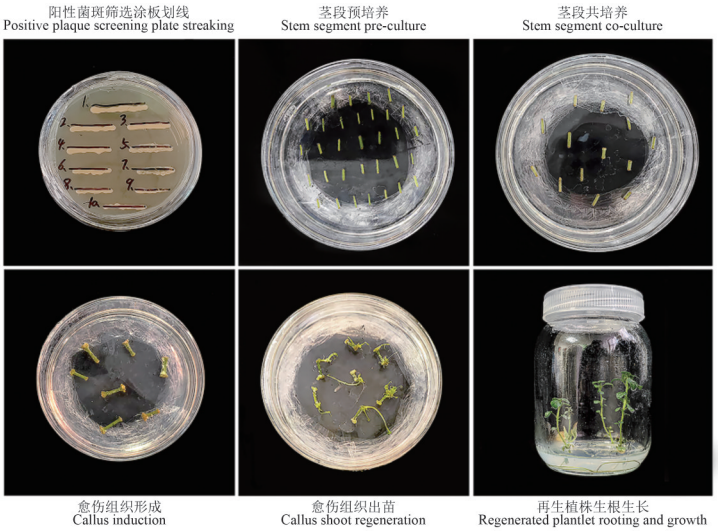


图2　马铃薯*StIQD20*基因过表达阳性植株遗传转化过程

Fig. 2　The genetic transformation process of positive plants overexpressing *StIQD20* gene in potato

RT-qPCR检测*StIQD20*基因表达量结果如图1-E所示，*StIQD20*基因在各过表达阳性植株中的相对表达量均明显高于野生型，OE-8、OE-9、OE-13、OE-14、OE-18相对于野生型‘C65’的*StIQD20*基因表达量分别增高了2.6倍、1.6倍、1.5倍、2.9倍、1.9倍。由此正式确定5棵植株为过表达阳性植株。

2.4　盐胁迫下过表达植株的表型分析

对不同NaCl浓度下过表达阳性植株与野生型植株进行表型观测时，由于在150 mmol/L盐浓度下两类植株均未生根生长而死亡，因此未记录该浓度下的相关数据。如图3所示，在30 d盐胁迫处理后，过表达阳性植株在0、50和100 mmol/L盐浓度中均能生根生长。随着盐浓度的升高，过表达阳性植株与野生型植株的株高、鲜重及叶片数显著降低；且同一NaCl浓度处理下过表达阳性植株的生长指标数值均普遍高于野生型植株，不同类型植株间的差异均达到显著水平。在5棵过表达阳性植株中，不同处理下的生长指标OE-18较野生型最不显著（图4）。此实验结果初步表明*StIQD20*基因的过表达有助于提高植株对盐胁迫的耐受性。

2.5　盐胁迫下外源Ca^{2+}对*StIQD20*过表达株系表型恢复分析

在50 mmol/L盐浓度下，过表达阳性植株表现出优于野生型植株的生长状态（图3–4）。在盐胁迫处理中施加Ca^{2+}的条件下，两种马铃薯幼苗的生长均有明显好转。野生型植株和过表达阳性植株在施加$CaCl_2$处理后，相较于无$CaCl_2$处理的株高均有较大的提升，表明在盐胁迫条件下，适量外源Ca^{2+}的施加能够显著减轻其对马铃薯植株的生长抑制作用。此外，施加100 μmol/L $CaCl_2$处理下相较于施加50 μmol/L $CaCl_2$处理下，高浓度的$CaCl_2$处理对于缓解盐胁迫的作用更加显著（图5）。

2.6　盐胁迫下超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶活性与脯氨酸、丙二醛含量测定

如图6所示，在不同的NaCl浓度处理下，过表达阳性植株的SOD、POD、CAT与PRO数值均高于

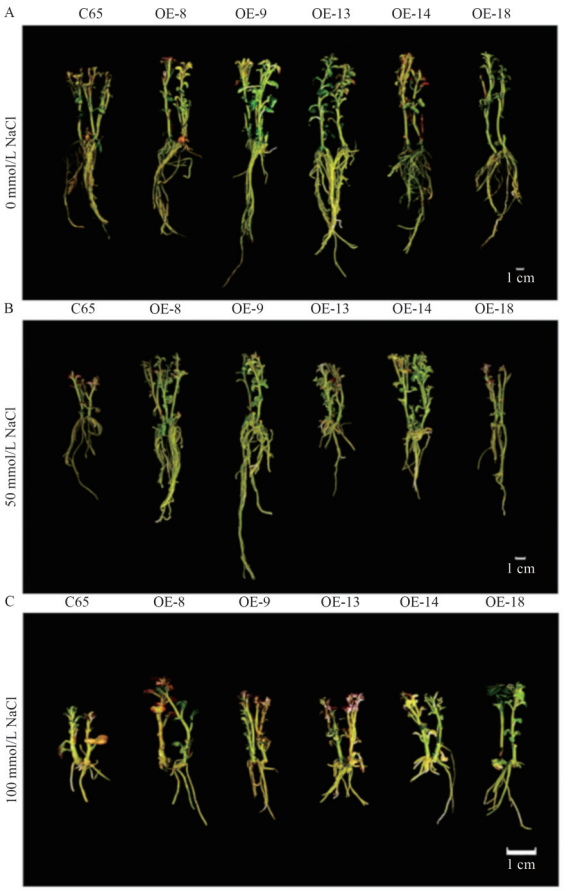


图3 盐胁迫处理30 d后野生型植株与过表达阳性植株表型

Fig. 3 Phenotypes between wild-type plants and overexpressing positive plants after 30 days of salt stress treatment

同等NaCl浓度下的野生型植株，且植株的抗氧化酶活性与PRO含量随NaCl浓度升高呈上升趋势；而过表达阳性植株的MDA含量均低于同等NaCl浓度下的野生型植株，随着NaCl浓度的增加，过表达阳性植株的MDA含量均呈下降趋势，野生型植株呈上升趋势。在图6-A中，随着盐浓度的增加OE-9的SOD酶活性最高。在图6-B中，除OE-18外，其余过表达阳性植株的POD活性均随着NaCl浓度的升高而显著增强。图6-C中，当存在盐胁迫时，OE-13的CAT活性较其余过表达阳性植株更低。以上结果表明，过表达阳性植株能够通过不断增强酶活性与脯氨酸含量，并降低体内MDA含量减小植株受到盐胁迫的损害。

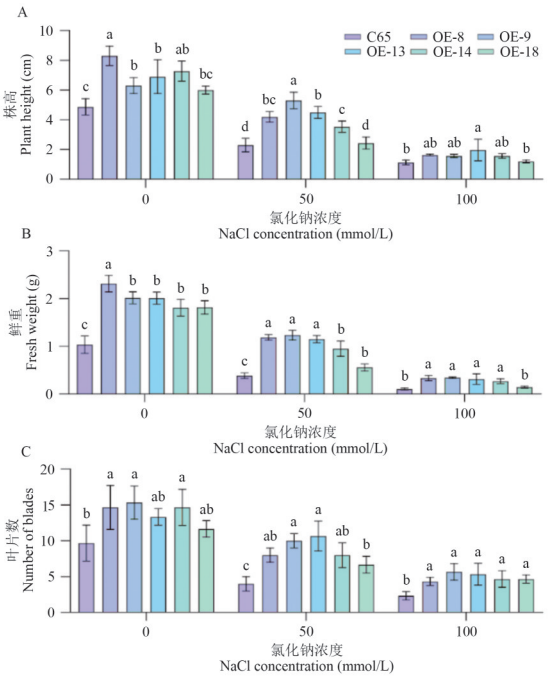


图4 盐胁迫下野生型植株与过表达阳性植株生长指标

Fig. 4 Growth indicators of wild-type plants and overexpressing positive plants under salt stress

2.7 马铃薯相关胁迫响应基因的表达

利用RT-qPCR分析100 mmol/L的盐胁迫处理下过表达阳性植株与野生型植株胁迫响应相关基因的表达量。结果如图7所示，过表达阳性植株的盐胁迫响应基因*SnRK2s*、*ABF4*、*ABI3*、*MYB2*、*DREB2A*的表达水平均显著高于野生型植株；*ABI5*的表达均低于野生型植株。上述结果表明，*StIQD20*基因在马铃薯中可能通过调控多个胁迫相关基因的转录水平，提高植物对盐胁迫的适应能力。

3 讨论

*IQD*基因家族在植物生长发育调控以及非生物胁迫响应中具有重要作用[18]，其在植物盐胁迫响应中扮演着“钙信号解码与细胞形态塑造”的角色；它们并不直接参与离子转运，而是作为Ca^{2+}信号与微管组织之间的桥梁，通过调控下游基因表达和细胞结构来增强植物的耐盐性[19]。

在盐胁迫下，植物体内的Ca^{2+}信号能够诱导ABA快速积累，从而促进保卫细胞内阴离子及K^+外排，同时抑制K^+的内流。这一过程最终促使气孔关

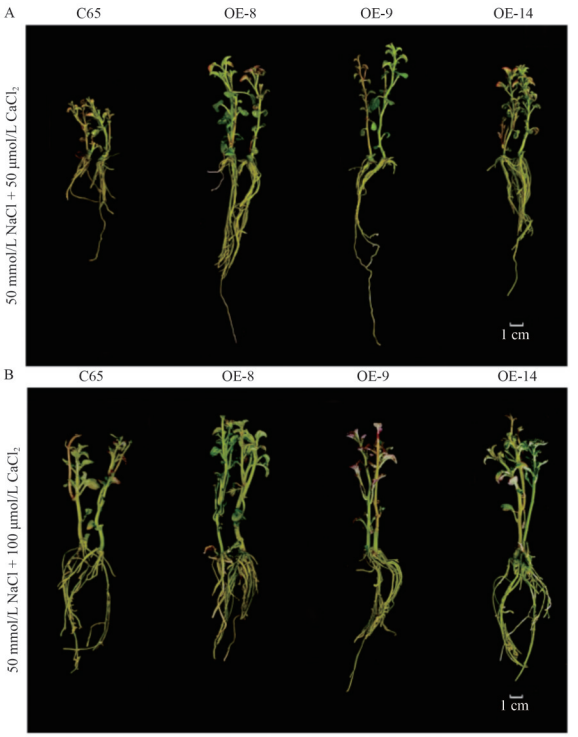


图5　不同$CaCl_2$浓度对盐胁迫下马铃薯幼苗生长发育的影响

Fig. 5　Effects of different $CaCl_2$ concentrations on the growth and development of potato seedlings under salt stress

闭，减少因蒸腾作用导致的水分流失，从而提升植物的耐盐能力[20]。在盐胁迫下，Ca^{2+}还能够与水杨酸共同作用，有效减少组织中MDA和H_2O_2的含量，保护植物免受氧化损伤[21]。本研究成功筛选得到5个*StIQD20*过表达阳性株系，RT-qPCR实验检测过表达阳性植株中*StIQD20*基因的表达水平显著高于野生型。且在盐胁迫下表型分析表明，过表达株系的株高、鲜重与叶片数在50、100 mmol/L NaCl处理下均显著优于野生型植株。这直接证明了过表达*StIQD20*能够有效增强马铃薯植株对盐胁迫的耐受性，促进其在逆境下的生物量积累。

在生理生化方面，过表达株系表现出更强的抗氧化和渗透调节能力。在不同浓度盐胁迫实验处理下，过表达植株的抗氧化酶活性（SOD、POD、CAT）以及渗透调节物质脯氨酸（PRO）的含量显著高于野生型，丙二醛（MDA）含量在过表达植株中显著降低。这些结果表明，*StIQD20*基因过表达可能通过增强活性氧清除系统与维持细胞渗透平衡，减轻盐胁迫对细胞膜系统的氧化损伤，从而维持细胞的正常生理功能。此外，外源Ca^{2+}处理可缓解盐胁迫对植株生长的抑制，且100 μmol/L浓度的效果优于50 μmol/L。这与前人研究结果相符：盐胁迫条件下，植物细胞质中游离Ca^{2+}浓度升高，Ca^{2+}与钙调蛋白（CaM）结合，进而在胁迫响应中发挥重要作用[22]。结合IQD蛋白作为钙调素结合蛋白的特性，我们推测StIQD20可能通过感知和传递钙离子信号，参与调控下游的耐盐应答通路。钙信号是重要的第二信使，在植物逆境信号转导中发挥核心作用，StIQD20可能作为其

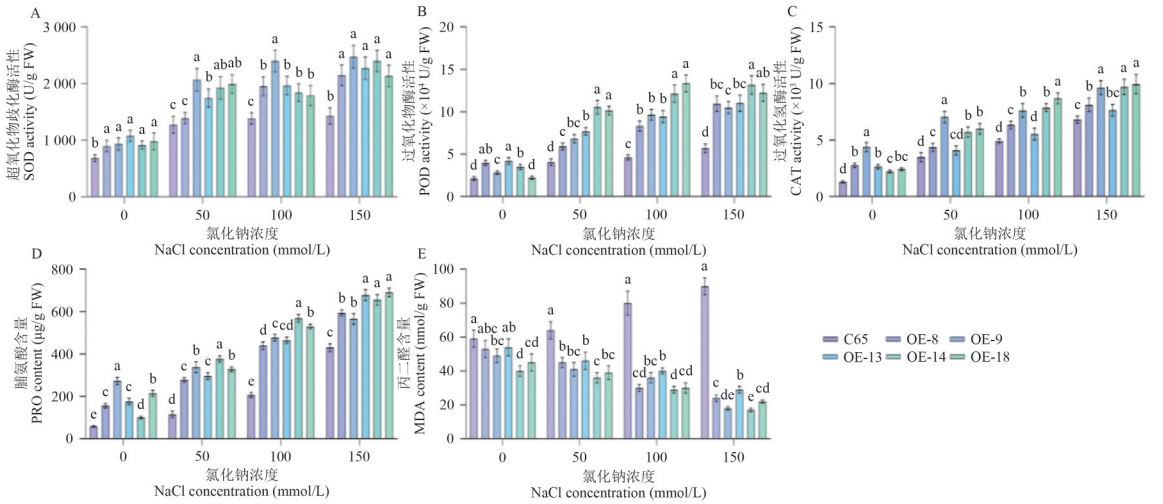


图6　不同氯化钠浓度下植株中抗氧化指标的变化

Fig. 6　Changes in antioxidant indicators in plants under different NaCl concentrations

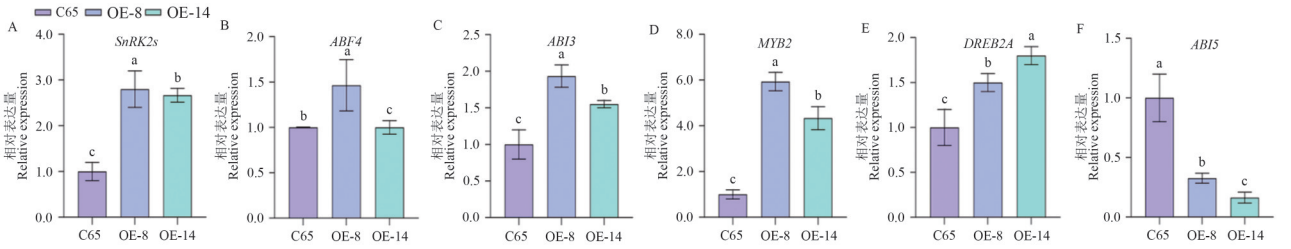


图7 过表达*StIQD20*阳性植株中盐胁迫相关基因的表达量分析

Fig. 7 Analysis of the expression levels of salt stress-related genes in *StIQD20*-overexpressing positive plants

中的关键节点，连接盐胁迫触发的钙信号与下游防御反应[23]。

RT-qPCR结果显示，盐胁迫处理后*SnRK2s*、*ABF4*、*ABI3*、*MYB2*和*DREB2A*等胁迫响应基因的表达均上调。这些基因从功能层面共同构成了多层次、高效的胁迫防御系统。相关研究表明，*SnRK2s*和*ABF4*的上调可增强ABA胁迫信号，*MYB2*和*DREB2A*的上调可以确保渗透压和氧化应激等伤害得到有效应对，这种基因协同性是植物增强耐盐性的经典途径[24-25]。ABI5是ABA信号通路下游的一个转录抑制因子，能够直接结合并抑制一系列生长促进基因的启动子，解除植物生长阻滞[26]。这些生长促进基因大多与细胞伸长、分裂以及光合作用相关[27]，此外，ABI5的磷酸化通常影响其活性与稳定性，一些基因可通过结合ABI5的Ser-145（*SnRK2s*的磷酸化位点）来降低其磷酸化活性和稳定性[28]。ABI3与ABI5互作可增强后者的转录激活功能[29]，如BR信号通路中的BES1可通过结合ABI5来阻止其与ABI3的互作，从而抑制ABI5活性[30-31]。StIQD20作为“盐胁迫→钙信号→ABA响应”这一通路中的关键节点，可能同样会通过促进ABI5蛋白的泛素化降解或阻碍ABI5的转录激活复合物形成等途径来抑制ABI5的转录激活功能。

本研究以野生型二倍体马铃薯‘C65’为材料，克隆*StIQD20*基因，构建过表达载体，并筛选得到阳性植株。RT-qPCR检测表明，过表达阳性植株中*StIQD20*的表达量显著高于野生型。在相同盐胁迫条件下，外源钙离子的处理能显著缓解盐胁迫对马铃薯植株的损伤。研究*StIQD20*基因的功能，将有助于进一步揭示Ca^{2+}/CaM信号转导在植物生长发育和细胞生理过程中的调控机制。

4 结论

*StIQD20*基因编码蛋白作用于钙信号转导通路的下游环节，可能作为钙信号与盐胁迫响应转录网络间的桥梁。主要通过正向调控*SnRK2s*、*ABF4*等保护性基因，同时下调转录抑制因子*ABI5*的表达，在激活抗氧化、渗透调节等多重生理防御的同时，缓解生长抑制，实现了生长与防御的再平衡。

文章所有附图附表请点击链接查看（https://biotech.aiijournal.com/fileup/1002-5464/NEWS/20260506104140_NewsFile_96.pdf）

参考文献

[1] Chele KH, Tinte MM, Piater LA, et al. Soil salinity, a serious environmental issue and plant responses: a metabolomics perspective [J]. Metabolites, 2021, 11(11): 724.

[2] 刘国永, 周雪雁, 蒋才富, 等. 植物耐盐碱胁迫分子机制研究进展: 从模式植物到玉米 [J]. 科学通报, 2025, 70(25): 4272-4287.
Liu GY, Zhou XY, Jiang CF, et al. Molecular mechanisms underlying plant adaptation to saline-alkaline stress: from model systems to *Zea mays* [J]. Chin Sci Bull, 2025, 70(25): 4272-4287.

[3] 田京江, 井大炜, 朱炎辉, 等. 我国马铃薯耐盐性研究进展 [J]. 安徽农学通报, 2018, 24(8): 38-39, 44.
Tian JJ, Jing DW, Zhu YH, et al. Research progress on salt tolerance of potato in China [J]. Anhui Agric Sci Bull, 2018, 24(8): 38-39, 44.

[4] 胡钰婕, 吴玺, 王证德, 等. 盐碱胁迫对马铃薯生理生态特性的影响研究进展 [J]. 热带农业科学, 2022, 42(12): 80-85.
Hu YJ, Wu X, Wang ZD, et al. Research progress on effects of saline alkali stress on physiological and ecological characteristics of potato [J]. Chin J Trop Agric, 2022, 42(12): 80-85.

[5] Li Q, Qin YZ, Hu XX, et al. Physiology and gene expression analysis of potato (*Solanum tuberosum* L.) in salt stress [J]. Plants, 2022, 11(12): 1565.

[6] 殷秀霞, 陈芹芹, 刘海双, 等. 钙信号在植物响应盐胁迫中的作

用研究进展 [J]. 分子植物育种, 2023, 21(3): 850-857.
Yin XX, Chen QQ, Liu HS, et al. Research progress in the role of calcium signaling in plant response to salt stress [J]. Mol Plant Breed, 2023, 21(3): 850-857.

[7] 陈娇娆, 续旭, 胡章立, 等. 植物感受盐胁迫及相关钙信号的研究进展 [J]. 植物研究, 2022, 42(4): 713-720.
Chen JR, Xu X, Hu ZL, et al. Recent advances on salt stress sensitivity and related calcium signals in plants [J]. Bull Bot Res, 2022, 42(4): 713-720.

[8] Abel S, Bürstenbinder K, Müller J. The emerging function of IQD proteins as scaffolds in cellular signaling and trafficking [J]. Plant Signal Behav, 2013, 8(6): e24369.

[9] Yang X, Kirungu JN, Magwanga RO, et al. Knockdown of *GhIQD31* and *GhIQD32* increases drought and salt stress sensitivity in *Gossypium hirsutum* [J]. Plant Physiol Biochem, 2019, 144: 166-177.

[10] 练珊珊, 张宝会, 姚新转, 等. 茶树 *CsIQD* 基因家族的鉴定和表达模式分析 [J]. 特产研究, 2021, 43(5): 26-34.
Lian SS, Zhang BH, Yao XZ, et al. Identification and expression pattern analysis of *CsIQD* gene family in *Camellia sinensis* L [J]. Spec Wild Econ Anim Plant Res, 2021, 43(5): 26-34.

[11] Kumar M, Kesawat MS, Ali A, et al. Integration of abscisic acid signaling with other signaling pathways in plant stress responses and development [J]. Plants, 2019, 8(12): 592.

[12] Kamiyama Y, Katagiri S, Umezawa T. Growth promotion or osmotic stress response: how SNF1-related protein kinase 2 (SnRK2) kinases are activated and manage intracellular signaling in plants [J]. Plants, 2021, 10(7): 1443.

[13] Al-Sawa'eer AS, Al-Samydai A, Odeh L, et al. Early plant development as a systems-level trait: integrating omics, artificial intelligence, and emerging biotechnologies [J]. Plants, 2026, 15 (5): 787.

[14] Chang HC, Tsai MC, Wu SS, et al. Regulation of ABI5 expression by ABF3 during salt stress responses in *Arabidopsis thaliana* [J]. Bot Stud, 2019, 60: 16.

[15] Tang RY, Yang JJ, Han X, et al. Evening complex proteins antagonize ABI3 and ABI5 to temporally regulate abscisic acid signaling and seed germination [J]. Plant Cell, 2025, 37(8): koaf189.

[16] Wang XP, Niu YL, Zheng Y. Multiple functions of MYB transcription factors in abiotic stress responses [J]. Int J Mol Sci, 2021, 22(11): 6125.

[17] Nakashima K, Shinwari ZK, Sakuma Y, et al. Organization and expression of two *Arabidopsis DREB2* genes encoding *DRE*-binding proteins involved in dehydration- and high-salinity-responsive gene expression [J]. Plant Mol Biol, 2000, 42(4): 657-665.

[18] 柯清林. 小麦 IQ67-domain 基因家族的全基因组鉴定、表达分析及进化研究 [D]. 南昌: 江西农业大学, 2022.
Ke QL. Genome-wide identification, expression analysis and evolutionary relationships of the IQ67-domain gene family in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [D]. Nanchang: Jiangxi Agricultural University, 2022.

[19] 崔之瀚, 魏庆镇, 胡娜, 等. 园艺作物 *IQD* 基因研究进展 [J]. 生物技术通报, 2026, 42(3): 230-241.
Cui ZH, Wei QZ, Hu N, et al. Research progress of *IQD* gene in horticultural crops [J]. Biotechnol Bull, 2026, 42(3): 230-241.

[20] Cheung WY. Calmodulin plays a pivotal role in cellular regulation [J]. Science, 1980, 207(4426): 19-27.

[21] Methenni K, Ben Abdallah M, Nouairi I, et al. Salicylic acid and calcium pretreatments alleviate the toxic effect of salinity in the Oueslati olive variety [J]. Sci Hortic, 2018, 233: 349-358.

[22] Liu S, Zhao LY, Cheng MZ, et al. Calmodulins and calmodulin-like proteins-mediated plant organellar calcium signaling networks under abiotic stress [J]. Crop J, 2024, 12(5): 1321-1332.

[23] 尹倩倩, 李明, 丁博, 等. 植物钙调素结合蛋白IQD的研究概况 [J]. 分子植物育种, 2016, 14(11): 3224-3231.
Yin QQ, Li M, Ding B, et al. Research advances on plant calmodulin binding protein IQD [J]. Mol Plant Breed, 2016, 14(11): 3224-3231.

[24] Yoshida T, Mogami J, Yamaguchi-Shinozaki K. ABA-dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in plants [J]. Curr Opin Plant Biol, 2014, 21: 133-139.

[25] Fang SM, Hou X, Liang XL. Response mechanisms of plants under saline-alkali stress [J]. Front Plant Sci, 2021, 12: 667458.

[26] Zhao HY, Zhang YM, Zheng Y. Integration of ABA, GA, and light signaling in seed germination through the regulation of ABI5 [J]. Front Plant Sci, 2022, 13: 1000803.

[27] Yang C, Li XB, Chen SQ, et al. ABI5-FLZ13 module transcriptionally represses growth-related genes to delay seed germination in response to ABA [J]. Plant Commun, 2023, 4(6): 100636.

[28] Zheng XN, Mo WL, Zuo ZC, et al. From regulation to application: the role of abscisic acid in seed and fruit development and agronomic production strategies [J]. Int J Mol Sci, 2024, 25(22): 12024.

[29] Lopez-Molina L, Mongrand S, McLachlin DT, et al. ABI5 acts downstream of ABI3 to execute an ABA-dependent growth arrest during germination [J]. Plant J, 2002, 32(3): 317-328.

[30] Zhao X, Dou LR, Gong ZZ, et al. BES1 hinders ABSCISIC ACID INSENSITIVE5 and promotes seed germination in *Arabidopsis* [J]. New Phytol, 2019, 221(2): 908-918.

[31] Sirko A, Wawrzyńska A, Brzywczy J, et al. Control of ABA signaling and crosstalk with other hormones by the selective degradation of pathway components [J]. Int J Mol Sci, 2021, 22(9): 4638.

（责任编辑　张婷婷）