

分类号：  
学 号：20222012008

密 级：公开  
单位代码：10759

# 石河子大学

## 硕 士 学 位 论 文



### 棉花 SCAMP 基因家族鉴定及 *GhSCAMP13* 耐 盐调控机制研究

学 位 申 请 人	何赵杰
指 导 教 师	孙杰 教授
申请学位门类级别	农学硕士
学 科、专 业 名 称	作物学
研 究 方 向	作物遗传育种
所 在 学 院	农学院

中国·新疆·石河子

2025 年 6 月

分类号:

学 号: 20222012008

密 级: 公开

单位代码: 10759

# 石河子大学

## 硕 士 学 位 论 文



### 棉花 SCAMP 基因家族鉴定及 *GhSCAMP13* 耐盐调控机制研究

学 位 申 请 人	何赵杰
指 导 教 师	孙杰 教授
申请学位门类级别	农学硕士
学 科、专 业 名 称	作物学
研 究 方 向	作物遗传育种
所 在 学 院	农学院

中国·新疆·石河子

2025 年 6 月

**The identification of the SCAMP gene family in cotton and the study  
of the salt tolerance regulation mechanism of *GhSCAMP13***

A Dissertation Submitted to

**Shihezi University**

In Partial Fulfillment of the Requirements

for the Degree of

**Master of Agriculture**

By

**He ZhaoJie**

**(Crop Science)**

June 2025

## 石河子大学学位论文独创性声明及使用授权声明

### 学位论文独创性声明

本人所呈交的学位论文是在我导师的指导下进行的研究工作及取得的研究成果。据我所知，除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含其他个人已经发表或撰写过的研究成果。对本文的研究做出重要贡献的个人和集体，均已在文中作了明确的说明并表示谢意。

研究生签名：何起杰

时间：2015年5月29日

### 使用授权声明

本人完全了解石河子大学有关保留、使用学位论文的规定，学校有权保留学位论文并向国家主管部门或指定机构送交论文的电子版和纸质版。有权将学位论文在学校图书馆保存并允许被查阅。有权自行或许可他人将学位论文编入有关数据库提供检索服务。有权将学位论文的标题和摘要汇编出版。保密的学位论文在解密后适用本规定。

研究生签名：何起杰

时间：2015年5月29日

导师签名：孙小杰

时间：2015年5月29日

## 摘要

**【目的】**棉花是世界上最重要的经济作物之一，其纤维和棉籽都具有很高的经济价值。与其他作物相比，尽管棉花耐盐性较强，但随着全球气候变暖和不合理的耕作，土壤盐渍化成为了棉花可持续发展的一大障碍。因此，发掘与棉花耐盐性相关的基因对于棉花遗传改良变得非常重要。分泌载体蛋白（Secretory carrier membrane protein,简称SCAMP）在植物生长发育中发挥着多样性的作用，并在一些植物如拟南芥、小麦、大豆中被证实与耐盐性相关，但在棉花中未见报道。本研究从基因组水平对棉花SCAMP家族进行了系统分析，并对*GhSCAMP13*基因耐盐功能进行了研究，旨在揭示其调控棉花耐盐性的分子机制。这一研究对解析棉花耐盐机制和挖掘耐盐基因有重要意义。

**【方法】**(1) 基于最新基因组数据，对陆地棉、海岛棉、亚洲棉和雷蒙德氏棉的SCAMP基因家族进行对比分析，利用公共转录组数据库进行基因表达特征分析，结合盐胁迫试验鉴定陆地棉中与耐盐相关的*GhSCAMP*基因。(2) 对筛选得到的*GhSCAMP13*进行生物信息学分析，包括*GhSCAMP13*的保守结构域、蛋白结构、系统发育树及启动子顺式作用元件分析。(3) 基于*GhSCAMP13*在盐胁迫下的表达水平的变化，利用病毒诱导的基因沉默（VIGS）技术沉默该基因，通过植株表型观察及酶活测定等，分析*GhSCAMP13*在棉花耐盐中的功能。(4) 构建*GhSCAMP13*过表达载体并转化拟南芥，验证该基因异位表达对拟南芥耐盐性的影响。(5) 构建*GhSCAMP13*基因的CRISPR/Cas9基因编辑载体，遗传转化陆地棉，获得基因敲除突变体植株，鉴定并分析其表型性状。(6) 通过RNA-seq解析*GhSCAMP13*在棉花耐盐性中的分子调控机制，通过蛋白互作以及LUC实验分析*GhSCAMP13*与*GhNHX7b*的互作关系，采用VIGS技术沉默*GhSCAMP4*（*GhSCAMP13*同源基因），并在拟南芥中过表达*GhSCAMP4*验证其在植物耐盐性中的功能。

**【结果】**(1) 本研究共鉴定出53个SCAMP基因，系统发育分析将其划分为五个亚家族，其中绝大部分同源四倍体棉花SCAMP基因与二倍体棉花在同一进化分支上。共线性分析发现，串联重复和片段重复是SCAMP基因家族扩张的主要驱动力。MEME工具和蛋白保守结构域鉴定揭示了SCAMP的motif特征及结构域组成。顺式作用元件分析表明，*GhSCAMPs*广泛参与棉花的生长发育及非生物胁迫响应。RNA-Seq和qRT-PCR分析显示，大多数*GhSCAMPs*在多种组织中高表达（根、茎和纤维最为显著），并在盐害、干旱、寒冷和热胁迫下呈现差异表达。

(2) 从陆地棉中克隆了*GhSCAMP13*，序列分析表明，该基因cDNA全长954bp，编码317个氨基酸，其蛋白序列包含SCAMP保守结构域和DUF3552超家族结构域，且定位在细胞膜。启动子分析表明，*GhSCAMP13*含有大量防御和胁迫相关顺式作用元件，如MeJARE（茉莉酸相关）、SARE（水杨酸相关）。qRT-PCR结果显示，*GhSCAMP13*在根系中高表达，并在盐胁迫1h和12h表达量显著升高。*GhSCAMP13*突变体和VIGS沉默*GhSCAMP13*后，植株耐盐性增强，主要抗氧化酶活性（过氧化氢酶（CAT）、过氧化物酶（POD）和超氧化物歧化酶（SOD）活性）显著提高，丙二醛（MDA）含量显

著下降，而在拟南芥中过表达*GhSCAMP13*则导致耐盐性降低，且主要抗氧化酶活性显著降低，丙二醛（MDA）活性显著升高。

（3）RNA-seq结果显示，沉默植株TRV: *GhSCAMP13*在盐胁迫下上调黄酮类生物合成基因，促进次生代谢产物合成，同时抑制氨基酸和二萜类生物合成，并下调MAPK信号通路相关基因。蛋白互作分析证实，*GhSCAMP13*与*GhNHX7b*存在互作关系，二者在耐盐应答中形成拮抗调控模式，显示*GhNHX7b*发挥正向调控作用，而*GhSCAMP13*通过抑制*GhNHX7b*的表达起到负调控作用。

（4）VIGS沉默*GhSCAMP13*的同源基因*GhSCAMP4*后，植株耐盐性降低，主要抗氧化酶活性显著降低，丙二醛（MDA）含量显著上升，而在拟南芥中过表达*GhSCAMP4*则导致耐盐性上升，主要抗氧化酶活性显著上升，丙二醛（MDA）活性显著下降。

**【结论】**系统阐明了棉花SCAMP基因家族的进化特征及其在非生物胁迫响应中的潜在功能，揭示了*GhSCAMP13*在棉花耐盐性中发挥负调控作用并通过与*GhNHX7b*的蛋白互作形成拮抗调控模式。同时还验证了其同源基因*GhSCAMP4*正调控棉花的耐盐性。

**关键词：**陆地棉；分泌性载体蛋白SCAMP；耐盐性；RNA-seq

## Abstract

**【Objective】** Cotton (*Gossypium hirsutum*) is one of the most important economic crops in the world, with significant economic value in its fibers and cottonseeds. Although cotton exhibits relatively high salt tolerance compared to other crops, soil salinization has become a major obstacle to its sustainable development due to global warming and improper agricultural practices. Therefore, identifying genes related to cotton salt tolerance is crucial for genetic improvement in cotton. Secretory carrier membrane proteins (SCAMPs) play diverse roles in plant growth and development and have been shown to be associated with salt tolerance in plants such as *Arabidopsis thaliana*, *Triticum aestivum*, and *Glycine max*. However, no reports exist on SCAMPs in cotton. This study systematically analyzed the SCAMP family in cotton at the genomic level and investigated the salt tolerance function of *GhSCAMP13*, aiming to elucidate its molecular mechanism in regulating cotton salt tolerance. This study is of great significance for elucidating cotton salt tolerance mechanisms and identifying salt tolerance genes.

**【Methods】** (1) Based on the latest genomic data, SCAMP genes were genome-wide identified in four *Gossypium* species (*Gossypium hirsutum*, *Gossypium barbadense*, *Gossypium arboreum*, *Gossypium raimondii*) Gene expression profiles were analyzed using public transcriptomic databases, and salt stress experiments were conducted to identify salt-related *GhSCAMP* genes in *Gossypium hirsutum*. (2) *GhSCAMP13* was subjected to bioinformatics Analysis, including the identification of conserved domains, protein structure, phylogenetic tree construction, and promoter cis-element Analysis. (3) Given the expression changes of *GhSCAMP13* under salt stress, virus-induced gene silencing (VIGS) was used to silence the gene. Plant phenotypic observations and enzyme activity assays were conducted to analyze the role of *GhSCAMP13* in cotton salt tolerance. (4) An overexpression vector of *GhSCAMP13* was constructed and transformed into *Arabidopsis thaliana* to validate its effect on salt tolerance. (5) A CRISPR/Cas9 gene editing vector for *GhSCAMP13* was constructed and used to transform *Gossypium hirsutum*, and the resulting knockout mutants were analyzed for phenotypic traits. (6) RNA-seq was performed to elucidate the molecular regulatory mechanism of *GhSCAMP13* in cotton salt tolerance. Protein interaction assays and LUC (luciferase) experiments were conducted to analyze the interaction between *GhSCAMP13* and *GhNHX7b*. Additionally, VIGS was used to silence *GhSCAMP4* (a homolog of *GhSCAMP13*), and its function in plant salt tolerance was validated through overexpression in *Arabidopsis thaliana*.

**【Results】** (1) A total of 53 *SCAMP* genes were identified in this study. Phylogenetic Analysis grouped them into five clades, with most tetraploid cotton *SCAMP* genes clustered with diploid cotton genes. Collinearity Analysis revealed that tandem duplication and segmental duplication were the primary drivers of *SCAMP* family expansion. Using the MEME tool and protein domain Analysis, the motif characteristics and domain composition of *SCAMPs* were identified. Promoter cis-element Analysis indicated that *GhSCAMPs* are widely involved in cotton growth, development, and responses to abiotic stress. RNA-Seq and qRT-PCR analyses showed that most *GhSCAMPs* are highly expressed in multiple tissues (with roots, stems, and fibers being the most significant) and exhibit differential expression under salt, drought, cold, and heat stress.

(2) *GhSCAMP13* was cloned from *Gossypium hirsutum*. Sequence Analysis revealed that the full-length cDNA is 954 bp, encoding 317 amino acids, with the protein containing conserved *SCAMP* domains and the DUF3552 superfamily domain, localized to the plasma membrane. Promoter Analysis showed that *GhSCAMP13* contains numerous defense- and stress-related cis-elements, such as MeJARE (jasmonic acid -related) and SARE (salicylic acid-related). qRT-PCR results indicated that *GhSCAMP13* is highly expressed in roots and its expression significantly increases at 1h and 12h under salt stress. Knockout mutants and VIGS-silenced *GhSCAMP13* plants exhibited enhanced salt tolerance, with significantly increased activities of antioxidant enzymes (catalase (CAT), peroxidase (POD), and superoxide dismutase (SOD)) and decreased malondialdehyde (MDA) content. In contrast, overexpression of *GhSCAMP13* in *Arabidopsis thaliana* reduced salt tolerance, decreased antioxidant enzyme activities, and increased MDA levels.

(3) RNA-seq Analysis revealed that the silenced plant TRV:*GhSCAMP13* upregulates flavonoid biosynthesis genes, promotes secondary metabolite synthesis, inhibits amino acid and sesquiterpene biosynthesis, and downregulates genes related to the MAPK signaling pathway under salt stress. Protein interaction assays confirmed that *GhSCAMP13* interacts with *GhNHX7b*, forming an antagonistic regulatory model in salt stress response: *GhNHX7b* positively regulates salt tolerance, while *GhSCAMP13* negatively regulates it by inhibiting *GhNHX7b* expression.

(4) VIGS-mediated silencing of *GhSCAMP4* (a homolog of *GhSCAMP13*) resulted in decreased salt tolerance, reduced antioxidant enzyme activities, and increased MDA content. Conversely, overexpression of *GhSCAMP4* in *Arabidopsis thaliana* improved salt tolerance, increased antioxidant enzyme activities, and decreased MDA levels.

**【Conclusion】** This study systematically elucidated the evolutionary characteristics of the cotton *SCAMP* gene family and its potential functions in abiotic stress responses. It revealed that *GhSCAMP13* negatively regulates cotton salt tolerance and interacts with *GhNHX7b* to form an antagonistic r

regulatory model. Additionally, the study validated the positive regulatory role of its homolog, *GhS* *CAMP4*, in cotton salt tolerance.

**Key words:** *Gossypium hirsutum*; Secretory carrier membrane protein SCAMP; Salt tolerance; Y2H; RNA – seq

# 目录

摘要.....	I
Abstract.....	III
目录.....	VI
缩略词.....	X
第一章 文献综述.....	1
1.1 植物与非生物胁迫.....	1
1.2 盐胁迫危害.....	1
1.2.1 渗透胁迫.....	2
1.2.2 离子胁迫.....	3
1.2.3 营养胁迫.....	3
1.2.4 盐胁迫对植物形态结构的影响.....	3
1.3 植物的耐盐机理.....	4
1.3.1 SOS 系统.....	4
1.3.2 NHX 系统.....	6
1.3.3 其他信号通路.....	6
1.3.4 激素调节.....	7
1.4 棉花耐盐性研究进展.....	8
1.4.1 耐盐相关基因的鉴定与功能.....	8
1.4.2 耐盐信号转导通路.....	10
1.4.3 表观遗传调控机制.....	11
1.4.4 代谢物响应与适应性调节.....	12
1.5 分泌载体膜蛋白 <i>SCAMP</i> 基因的研究进展.....	13

1.6	<i>SCAMP</i> 在植株生长发育过程中的研究进展	16
1.7	研究目的与意义	16
1.8	技术路线	17
第二章	材料与amp;方法	18
2.1	实验材料	18
2.1.1	植物材料和生长条件	18
2.1.2	载体和菌株	18
2.1.3	主要试剂	18
2.1.4	主要溶液及抗生素配制	18
2.1.5	主要培养基	18
2.1.6	主要仪器设备	20
2.1.7	实验所用到的数据库和生物学软件	20
2.2	实验方法	21
2.2.1	棉花 <i>SCAMPs</i> 基因家族分析	21
2.2.2	棉花和拟南芥 DNA 的提取	23
2.2.3	棉花及拟南芥 RNA 的提取及反转录	24
2.2.4	qRT-PCR	24
2.2.5	PCR 反应扩增目的片段	25
2.2.6	PCR 产物回收	26
2.2.7	载体构建	26
2.2.8	<i>GhSCAMP13</i> 的亚细胞定位	33
2.2.9	棉花 VIGS 实验及耐盐性鉴定	33
2.2.10	过表达拟南芥实验	34
2.2.11	利用 CRISPR/Ca9 进行棉花的遗传转化	36
2.2.12	盐胁迫下 <i>GhSCAMP13</i> 沉默植株的转录组分析	36
2.2.13	酵母双杂试验	37
2.2.14	双荧光素酶互补试验	38

第三章 结果与分析 .....	39
3.1 四个棉种 <i>SCAMPs</i> 基因家族分析 .....	39
3.1.1 四个棉种 <i>SCAMPs</i> 基因家族成员鉴定 .....	39
3.1.2 四种棉花中 <i>SCAMP</i> 基因的染色体定位 .....	40
3.1.3 四个棉种 <i>SCAMP</i> 基因的系统发育分析 .....	40
3.1.4 <i>GhSCAMP</i> 蛋白基序结构分析 .....	42
3.1.5 <i>GhSCAMPs</i> 的顺式作用元件分析 .....	43
3.1.6 <i>GhSCAMPs</i> 家族成员的共线性分析 .....	44
3.1.7 <i>GhSCAMPs</i> 基因不同组织表达模式分析 .....	45
3.1.8 <i>GhSCAMPs</i> 基因非生物胁迫下表达模式分析 .....	46
3.2 <i>GhSACMP13</i> 耐盐调控机制研究 .....	49
3.2.1 <i>GhSCAMP13</i> 的克隆和进化树分析 .....	49
3.2.2 <i>GhSCAMP13</i> 表达模式分析及亚细胞定位 .....	49
3.2.3 过表达 <i>GhSCAMP13</i> 降低拟南芥耐盐性 .....	51
3.2.4 沉默 <i>GhSCAMP13</i> 提高陆地棉的耐盐性 .....	54
3.2.5 <i>GhSCAMP13</i> 在陆地棉中的敲除 .....	55
3.2.6 沉默植株 <i>Ghscamp13</i> 盐胁迫后的 RNA-seq 分析 .....	57
3.2.7 <i>GhSCAMP13</i> 互作蛋白验证 .....	61
3.2.8 沉默 <i>GhNHX7b</i> 降低了棉花的耐盐性 .....	62
3.3 <i>GhSACMP4</i> 的相关研究 .....	64
3.3.1 沉默 <i>GhSCMAP4</i> 导致棉花耐盐性降低 .....	64
3.3.2 过表达 <i>GhSCAMP4</i> 导致拟南芥耐盐性增强 .....	65
第四章 结论与讨论 .....	68
4.1 讨论 .....	68
4.1.1 棉花 <i>GhSCAMPs</i> 基因家族的鉴定与分析 .....	68
4.1.2 棉花 <i>GhSCAMP</i> 基因在不同组织及非生物胁迫下的表达模式 .....	70
4.1.3 <i>GhSCAMP13</i> 在棉花耐盐性中发挥重要作用 .....	70

4.2 结论.....	73
4.3 展望.....	74
参考文献.....	76
附录 A.....	87
附录 B.....	97
致谢.....	101
作者简介.....	103
导师评阅表.....	104

## 缩略词

### Abbreviations

缩写 Abbreviation	英文名称 English Name	中文名称 Chinese Name
ABA	Abscisic acid	脱落酸
AS	Dimethoxy-4-hydroxyacetophenone	乙酰丁香酮
BR	brassinosteroid	油菜素内酯
bp	Base pair	碱基对
cDNA	Complementary DNA	互补DNA
CDS	Coding sequence	蛋白质编码序列
CTAB	Cetyltrimethylammonium Bromide	溴化十六烷三甲基氨
CRISPR	Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats	规律间隔成簇 短回文重复序列
DNA	Deoxyribonucleic Acid	脱氧核糖核酸
DDO	SD/-Trp/-Leu	酵母三缺培养基
DMSO	Dimethyl sulfoxide	二甲基亚砷
DAPI	4',6-diamidino-2-phenylindole	4',6-二脒基-2-苯基吲哚
EDTA	Ethylenediaminetetraacetic acid	乙二胺四乙酸
JA	Jasmonic Acid	茉莉酸
Jin668	<i>Gossypium hirsutum</i> Jin668	陆地棉Jin668
KT	Kinetin	细胞分裂素
LB	LB Culture	LB培养基
LUC	Luciferase	荧光素酶
MAPK	Mitogen-activated protein kinase	丝裂原活化蛋白激酶
MES	4-Morpholineethanesulfonic acid	吗啉乙磺酸
mV	millivolt	毫伏
ml	Milliliter	毫升
OE	Over Expression	超表达
qRT-PCR	Quantitative Real-time PCR	实时荧光定量PCR
RNA	Ribonucleic Acid	核糖核酸
rpm	Revolution per minute	每分钟转速
SA	Salicylic Acid	水杨酸
TDO	SD/-Trp/-Leu/-His	酵母四缺培养基
μl	Microliter	微升
VIGS	Virus-induced gene silencing	病毒诱导的基因沉默
Y2H	Yeast Two-Hybrid	酵母双杂交

## 第一章 文献综述

作为全球最主要的天然纤维来源，棉花在纺织工业中占据着举足轻重的地位，其产量占世界纤维总产量的三分之一以上<sup>[1]</sup>。然而，日益加剧的土壤盐渍化问题正严重威胁着棉花的可持续生产，这一问题在棉花作为重要经济支柱的发展中国家尤为突出<sup>[2]</sup>。尽管棉花相较于其他作物展现出较强的耐盐特性，并常被选作盐渍地改良的先锋作物<sup>[3]</sup>，但盐渍化土壤仍会显著抑制棉花的种子萌发与生长发育。盐胁迫通过干扰植株的生理生化过程，最终导致植株死亡，造成棉花产量的大幅下降<sup>[4,5]</sup>。鉴于此，深入解析棉花耐盐的分子机制，发掘关键耐盐基因，对于培育抗盐新品种、保障棉花产业可持续发展具有重要的理论和实践意义。

### 1.1 植物与非生物胁迫

植物在整个生命周期中都暴露于动态变化的自然环境之中，其生长过程不可避免地受到多种生物与非生物胁迫因子的影响。在众多环境胁迫中，以高温、低温、干旱、土壤盐碱化以及重金属污染为代表的非生物胁迫，对植物的正常生长发育造成严重威胁。这些非生物胁迫不仅干扰植物的正常生理代谢，更是导致农作物减产的重要因素之一<sup>[6]</sup>。值得注意的是，伴随着全球工业化进程的加速发展，极端气候事件的发生频率呈现显著上升趋势，这一现象进一步加剧了非生物胁迫对农业生产系统的负面影响。这种持续的环境压力不仅制约了农业生产的可持续发展，更对全球农产品安全构成了潜在威胁<sup>[7]</sup>。

### 1.2 盐胁迫危害

土壤中过量的盐离子会导致土壤结构发生改变，进而影响其透气性和导水性能。钠离子（ $\text{Na}^+$ ）的过量积累会显著降低根系表面的水势梯度，从而削弱植物的水分吸收能力，并干扰其渗透调节机制。通过植物体内的运输系统，吸收的盐分会大量积累在叶片细胞中，这不仅阻碍了其他必需离子的正常吸收，还破坏了细胞内的离子平衡<sup>[8]</sup>。此外，钠离子的过量存在会导致植物体内钾离子（ $\text{K}^+$ ）的缺乏，进而抑制依赖钾离子的多种关键生理过程。在高盐环境中，植物细胞膜的透性增强，流动性降低，这会加速活性氧（ROS）的生成速率，导致其大量积累。过量的ROS会对光合作用和呼吸作用造成显著损害，抑制植物的正常生长，严重时甚至可能导致植株死亡<sup>[9,10]</sup>。研究表明，高盐胁迫会显著降低棉花的出苗率和株高，同时导致叶片中叶绿素含量明显下降，从而抑制其生

长发育<sup>[11]</sup>。此外，高盐环境还会增加棉花的渗透调节物质含量、ROS生成速率以及丙二醛（MDA）的积累。研究发现，高盐胁迫会导致海岛棉种子的生物量、根冠比和根系长度显著下降<sup>[12]</sup>，并限制细胞的生长和分裂，进而抑制棉花的整体发育<sup>[13]</sup>。高盐环境还会干扰棉花的有丝分裂过程，导致染色体结构变异，增加离子毒害的风险<sup>[14]</sup>。同时，高盐胁迫会降低棉花的光合作用效率，增强呼吸作用，并抑制蛋白质的合成。

已有研究证实，当土壤含盐量达到0.3%时，大多数植物会遭受不同程度的损害<sup>[15]</sup>。盐胁迫主要通过渗透胁迫和离子胁迫等机制对植物造成危害，其中最显著的表现是抑制植物的生长发育<sup>[16]</sup>。盐胁迫会导致植物在生长发育过程中出现迟缓现象，抑制其组织和器官的正常生长与分化。

### 1.2.1 渗透胁迫

植物在高盐胁迫环境中主要承受原初盐害（primary salt injury）与次生盐害（secondary salt injury）双重伤害机制<sup>[17]</sup>。原初盐害根据作用途径可分为直接型与间接型：直接原初盐害源于高浓度盐离子引发的物理化学效应，具体表现为细胞膜系统组成改变、透性异常及离子跨膜运输功能紊乱，进而导致膜结构完整性受损与生理功能失调；间接原初盐害则归因于高盐环境对植物组织造成的非接触性胁迫效应。次生盐害主要由渗透胁迫（osmotic stress）主导，当土壤可溶性盐分浓度超过阈值时，其通过降低土壤溶液水势抑制植物根系水分吸收能力，进而引发渗透失衡效应<sup>[18]</sup>。持续性渗透胁迫不仅造成植物组织水势梯度破坏，还导致离子稳态失调及毒性离子积累。该胁迫状态显著抑制植物萌发期形态建成与营养生长期代谢活性，并随生育进程呈现累积效应，最终引发生理功能不可逆损伤直至植株死亡（如图1-1）。

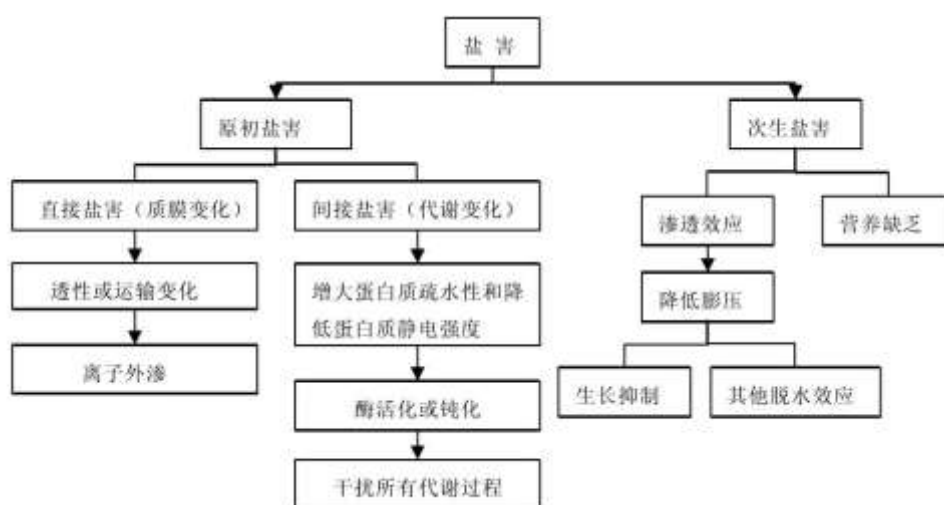


图1-1 植物的盐害分类<sup>[17]</sup>

Fig.1-1 plant salt stress