北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

家榆种子粘液的性质及生理功能

杨宇寒 习杨杨 何雨潼 薛华

Properties and physiological functions of mucilage from *Ulmus pumila* seeds

Yang Yuhan, Xi Yangyang, He Yutong, Xue Hua

引用本文:
杨宇寒, 习杨杨, 何雨潼, 薛华. 家榆种子粘液的性质及生理功能[J]. 北京林业大学学报, 2025, 47(8):55-63. doi: 10.12171/j.1000-1522.20250010
Yang Yuhan, Xi Yangyang, He Yutong, Xue Hua. Properties and physiological functions of mucilage from *Ulmus pumila* seeds[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(8):55-63. doi: 10.12171/j.1000-1522.20250010

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20250010

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

胡杨*PeREM6.5*调控拟南芥水分胁迫耐受机制
Populus euphratica PeREM6.5 regulating tolerance mechanism to water stress in *Arabidopsis thaliana*
北京林业大学学报, 2022, 44(9): 40-51. https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20210195

青*PwUSP1*基因特征及对干旱和盐胁迫的响应
Characteristics of *PwUSP1* in *Picea wilsonii* and its response to drought and salt stress
北京林业大学学报, 2020, 42(10): 62-70. https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20200063

盐胁迫下胡杨根系发育与遗传调控
Root development and genetic regulation in *Populus euphratica* under salt stress
北京林业大学学报, 2025, 47(1): 72-84. https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20230374

山新杨*PdaGLK1*基因在盐胁迫响应中的功能研究
Functional study of *PdaGLK1* gene in salt stress response of *Populus davidiana* × *Populus alba* var. *pyramidalis*
北京林业大学学报, 2025, 47(7): 11-20. https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20240440

耐盐锻炼黑果枸杞适应盐胁迫的特征
Characteristics of *Lycium ruthenicum* adapting to salinization stress after salt tolerance training
北京林业大学学报, 2020, 42(12): 83-90. https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20200123

过表达细叶百合*LpNAC6*基因增强烟草的耐盐性
Overexpression of *LpNAC6* gene in *Lilium pumilum* enhancing salt tolerance in transgenic tobacco
北京林业大学学报, 2020, 42(4): 69-79. https://doi.org/10.12171/j.1000-1522.20190342

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250010

家榆种子粘液的性质及生理功能

杨宇寒　习杨杨　何雨潼　薛　华
（北京林业大学生物科学与技术学院，林木遗传育种全国重点实验室，林木育种与生态修复国家工程研究中心，北京 100083）

摘要:【目的】分泌粘液是植物种子在进化过程中为应对复杂环境而形成的一种独特适应机制，具有极为重要的生物学意义。本研究旨在探究家榆种子粘液的理化性质以及在保水和抗逆方面的生理功能，进而为解析木本植物逆境胁迫下的生态适应性机制提供重要的理论依据。**【方法】**以家榆保留粘液的完整种子和去粘液种子为实验材料，以拟南芥种子作为参照，在体式显微镜以及扫描电镜下观察粘液的物理性状和形态，采用低场核磁共振方法测定种子粘液的保水能力，使用离子色谱法分析种子粘液的单糖组成，对比分析完整种子和去粘液种子在多种胁迫下的萌发情况，探究粘液对种子的生理作用。**【结果】**(1)家榆种子粘液遇水即可释放，可被钌红染色。遇水吸胀后，完整种子可保存 9 倍自身质量的水分，而去粘液种子仅可保存 1.5 倍自身质量的水分。与去粘液种子相比，完整种子中自由水含量显著增加。(2)家榆种子粘液包含半乳糖、半乳糖醛酸、鼠李糖、葡萄糖、葡萄糖醛酸和阿拉伯糖 6 种单糖，主要多糖组分为果胶和纤维素。(3)与保留粘液的完整种子相比，去粘液种子对盐胁迫、渗透胁迫以及不同 pH 的环境更为敏感，发芽率与发芽势均显著降低。**【结论】**粘液的存在大幅提高了种子自身的吸水与保水能力，从而显著提升了家榆种子对盐胁迫、渗透胁迫以及高酸碱环境的抗性。

关键词：家榆；种子粘液；盐胁迫；渗透胁迫；多糖；单糖；自由水
中图分类号：Q945；Q946.3；S722　　**文献标志码**：A　　**文章编号**：1000−1522(2025)08−0055−09
引文格式：杨宇寒，习杨杨，何雨潼，等. 家榆种子粘液的性质及生理功能［J］. 北京林业大学学报，2025，47(8)：55−63.
Yang Yuhan, Xi Yangyang, He Yutong, et al. Properties and physiological functions of mucilage from *Ulmus pumila* seeds[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2025, 47(8): 55−63.

Properties and physiological functions of mucilage from *Ulmus pumila* seeds

Yang Yuhan　Xi Yangyang　He Yutong　Xue Hua
(School of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, National Engineering Research Center of Tree Breeding and Ecological Remediation, Beijing 100083, China)

Abstract:［**Objective**］Secreting mucilage is a special function evolved by the seeds of many plant species to cope with the complex environment, which holds extremely important biological significance. This study aims to explore the properties and physiological functions in water retention and stress resistance of *Ulmus pumila* seed mucilage. It intends to provide an important theoretical basis for unraveling the ecological adaptation mechanisms of woody plants under adverse stress.［**Method**］Using intact *U. pumila* seeds and demucilage seeds as experimental materials, with arabidopsis seeds serving as a reference, the physical properties and morphology of the mucilage were observed under a stereo microscope and a scanning electron microscope. The water retention capacity of seed mucilage was analyzed by low-field nuclear magnetic resonance method. The monosaccharide composition of seed mucilage was analyzed by ion chromatography. By comparing the germination of intact elm seeds and demucilage seeds under various stresses, the

收稿日期: 2025−01−03　**修回日期:** 2025−04−23
基金项目: 北京林业大学“5·5 工程”科研创新团队项目(BLRC2023C06)，国家自然科学基金面上项目(31971646)。
第一作者: 杨宇寒。主要研究方向：种子生物学与细胞信号转导。Email: Yyh1234@bjfu.edu.cn　地址：100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学生物科学与技术学院。
责任作者: 薛华，教授。主要研究方向：种子生物学与细胞信号转导。Email: xuehua2013@bjfu.edu.cn　地址：同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

physiological role of mucilage on seeds was explored. [**Result**] (1) It was observed that the seed mucilage of elm could be released upon contact with water and could be stained by ruthenium red. After imbibing in water, the intact seeds could retain water amounting to 9 times of their own mass, while the demucilage seeds could only retain water equivalent to 1.5 times of their own mass. Compared with demucilage seeds, the content of free water in the intact seeds increased significantly. (2) The mucilage of *U. pumila* seeds contained six types of monosaccharides, namely galactose, galacturonic acid, rhamnose, glucose, glucuronic acid, and arabinose, with pectin and cellulose as main polysaccharide components. (3) Compared with intact seeds with mucilage retained, the demucilage seeds were more sensitive to osmotic stress, drought stress and environments with different pH values, and both germination percentage and germination potential decreased significantly. [**Conclusion**] The above results indicate that the presence of mucilage has greatly enhanced the seed's own water absorption and water retention capacities, thereby significantly improving the resistance of elm seeds to salt stress, osmotic stress and highly acidic or alkaline environments.

Key words: *Ulmus pumila*; seed mucilage; salt stress; osmotic stress; polysaccharide; monosaccharide; free water

在十字花科(Brassicaceae)和车前科(Plantaginaceae)等植物种子发育过程中，种皮细胞会分泌一种透明的且富含强亲水性酸性及中性多糖(如果胶、阿拉伯聚糖、纤维素、甘露聚糖及鼠李糖等)的凝胶状物质(如果胶、阿拉伯糖、纤维素、甘露糖、鼠李糖等)[1]，称为种子粘液。以拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)为例，在种子胚胎发育早期(约受精后 3～7 d)，外层初生细胞壁中央形成大量淀粉体，随后种皮表皮细胞合成粘液并沿径向细胞壁分泌到膜外区域，淀粉体被推挤至细胞壁中央形成柱状小体[2−3]。随着种子的成熟，粘液会脱水干燥，覆盖在种皮表面。当种子再次与水接触时，粘液吸收水分并膨胀，冲破初生壁释放出来，完全包裹住种子[4]。

种子粘液是植物在干旱环境中演化出的关键适应性状，具有多重生态功能。如土壤中处于休眠状态的种子在遇水吸胀时，种子释放的粘液可作为一道外层屏障抵御病原体侵染[5]；粘液还可以增强种子对渗透胁迫的抵抗能力，在干旱、渗透胁迫下增加发芽率[6−7]；种子粘液还可以作为生物粘合剂，将土壤颗粒结合形成稳定的集合体，从而改善水分保持与通气状况，为萌发创造有利的微环境[8]。在植物的生活周期中，种子阶段是对环境因素最为敏感的时期。种子对于环境因素的耐受力，是植物适应环境的重要体现。干旱地区是具粘液种子植物的密集分布区，种子粘液的产生成为植物适应干旱生境的核心策略之一，具有重要的生物学意义[9−10]。

家榆(*Ulmus pumila*)为榆科(Ulmaceae)榆属(*Ulmus*)植物，又名白榆、榆树，广泛分布于东北、华北、西北及西藏、四川北部，是一种耐旱、耐盐碱的落叶乔木，具有重要的生态、文化和经济价值。例如在河北坝上地区的三北防护林工程中，家榆被用作乔灌混交林的主要树种，具有防风固沙的生态作用[11]。家榆各部分常被食用，其根、树皮和叶具有药用价值，富含多种营养成分及萜类、黄酮类等活性物质，是极具价值的保健食品[12]。家榆种子无休眠时期，在吸胀后可以迅速萌发，萌发率接近 100%，被用作研究种子生物学特性的理想材料[13−14]。前人对种子粘液的研究主要集中在拟南芥、甘西鼠尾草(*Salvia przewalskii*)、兔唇鼠尾草(*Salvia lagochila*)、北美车前(*Plantago virginica*)、白沙蒿(*Artemisia blepharolepis*)和乌丹蒿(*Artemisia wudanica*)等草本植物和灌木中，对木本植物尤其是乔木种子粘液的研究较少，且尚缺乏对家榆种子粘液的相关研究。木本植物与草本植物生长环境差异大，其种子粘液的化学组成亦有所不同，因此，对家榆种子粘液成分与功能进行深入研究，对于进一步理解不同物种的生态适应性具有重要意义。

为了从种子粘液的角度揭示家榆在干旱、盐碱等逆境下存活率高、抗逆性强的内在原因，本文拟以家榆种子为实验材料，以拟南芥种子为参照，探究粘液的形态、多糖的单糖构成和保水能力，对比分析完整家榆种子与去粘液种子粘液在盐、渗透以及酸碱胁迫下对种子萌发的影响，旨在为深入研究木本植物种子粘液的性质和生理、生态功能提供重要参考。

1 材料与方法

1.1 材 料

家榆种子于 2022 年 5 月采自北京林业大学校园。采回后室温阴干一周，日光晒干去皮后挑选成熟、饱满度一致的种子，储存在−20 ℃ 冰箱中保存备用。拟南芥种子采自实验室所种植的 Col-0 野生型拟南芥。

1.2　研究方法

1.2.1　家榆种子粘液释放与去粘液处理

家榆种子浸入水中会释放粘液。将种子包裹于纱布中，用洗瓶滴加蒸馏水冲洗，使种子逐渐释放粘液。用纱布轻轻擦除种子粘液，反复数次，直到种子不再产生粘液为止。该处理后的种子称为去粘液种子，未经擦除粘液处理的种子称为完整种子。去粘液种子于实验室风干后与完整种子一同储存在−20 ℃冰箱中保存备用。

1.2.2　种子形态特征观察

选取外观饱满的家榆种子置于培养皿中，浸没于蒸馏水中，每 10 min 在体视显微镜（LEICA M205FA）下观察粘液释放过程并拍照。将已释放粘液的种子浸没在 0.01% 钌红溶液中染色 10 min，之后在体式显微镜下观察、拍照。选取完整、饱满且干燥的种子安装在扫描电镜（HITACHI S-3400N）的短柱上，在 E1045 离子溅射镀膜机（HITACHI）中用金铂进行镀膜。镀膜处理完成后，分别对拟南芥野生型种子、完整家榆种子以及去粘液种子的种皮表皮结构在 20 kV 的加速电压下拍摄图像，进行观察和分析。

1.2.3　种子吸水与脱水过程测定

将两种状态的家榆种子（去粘液种子和完整种子）置于室温 28 ℃、湿度 15% 环境中，平衡至质量恒定后，放入含去离子水的培养皿中，使去离子水没过种子。之后每隔 30 min 将种子取出，在电子天平上迅速称质量后，放回培养皿继续吸水，直到种子质量不再增加。然后再将这些种子转移到干净且干燥的培养皿中，在室温 28 ℃、湿度 15% 环境下进行脱水实验。每隔 30 min 测定 1 次质量，直至种子质量不再减少。每皿 25 粒种子，每组设置 4 个重复。选取吸胀 0、30 和 60 min 的完整家榆种子和去粘液种子，采用低场核磁共振分析与成像分析仪（VTMIR20-010v-1，China）测定其吸胀前后的水分组成和分布，绘制低场核磁 T2 反转光谱瀑布图。每组处理设置 3 个重复。

1.2.4　粘液多糖的单糖构成检测

采用物理方法提取家榆种子粘液，具体来说，将种子用纱布包裹，完全浸没于装有水的培养皿中，直至种子完全释放粘液。此时，外层粘液溶于水中，直接收集即可；内层粘液需要从种子中挤出，并收集纱布中附着在种子表面的粘液。共提取 3 组粘液样品，每组 20 mL。

对样品进行预处理：取适量粘液样品，旋转浓缩或氮气吹干；加入 125 μL 72% 硫酸溶液酸解，30 ℃ 孵育 1 h；再加入 1.35 mL 蒸馏水涡旋混匀，并于 121 ℃ 加热 2 h；用 0.5 mol/L 氢氧化钠调 pH 至中性后稀释适当倍数，并转入色谱瓶中待测。后采用 Thermo Dionex ICS 5000$^+$ 离子色谱系统（ICS 5000$^+$, Thermo Fisher Scientific, USA），利用电化学检测器对单糖组分进行分析检测。利用软件 Chromeleon 处理色谱数据。样品中各组分含量为仪器读取浓度（C，μg/mL）与稀释因子（F）的乘积。

1.2.5　家榆种子粘液在非生物胁迫下对种子萌发的影响

为了探究粘液在非生物胁迫下对种子生理功能的影响，以完整种子和去粘液种子为材料，在盐胁迫、渗透胁迫和不同酸碱度溶液中进行萌发实验。

1.2.5.1　盐胁迫下粘液对家榆种子萌发的作用

先在 9 cm 培养皿底部垫两层滤纸，再将消毒后的完整家榆种子和去粘液种子分别均匀铺在滤纸上进行萌发实验。每个培养皿中放置 50 粒种子，分别加入 0、50、150、300 mmol/L 的 NaCl 溶液 8 mL 作为吸胀溶液，进行不同浓度的盐胁迫处理。在 25 ℃ 培养箱中进行萌发实验，每 24 h 统计 1 次发芽情况，共统计 7 d。每种处理设置 3 个重复，共计 24 个培养皿。计算发芽率（发芽种子数与总种子数的百分比）和发芽势（发芽高峰期发芽种子数与总种子数的百分比），发芽高峰期是指发芽种子数最多的统计日。

1.2.5.2　渗透胁迫下粘液对家榆种子萌发的作用

使用不同浓度的 PEG6000 溶液模拟渗透环境。PEG6000 溶液的质量体积比分别为 0、5%、10%、15%、20%（W/V），相对应的渗透势依次为 0.0、−0.054、−0.177、−0.393、−0.735 MPa。将消毒后的完整家榆种子和去粘液种子分别均匀置于 9 cm 培养皿中进行萌发实验，每个培养皿中放置 50 粒种子，分别加入不同浓度梯度的 PEG6000 溶液 8 mL 作为吸胀溶液。萌发实验条件、统计指标、统计时间同 1.2.5.1 盐胁迫处理。

1.2.5.3　不同 pH 环境下粘液对家榆种子萌发的作用

将消毒后的完整家榆种子和去粘液种子分别均匀置于培养皿中进行萌发实验，每个培养皿中放置 50 粒种子，分别加入不同浓度的 HCl 或 NaOH 溶液 8 mL 作为吸胀溶液，调 pH 至 3、5、7、9 和 11，分别对应土壤酸碱度五级划分法中的强酸性、酸性、中性、碱性和强碱性，进行不同 pH 梯度处理。萌发实验条件、统计指标、统计时间同 1.2.5.1 盐胁迫处理。

1.3　数据统计

数据统计分析和作图均使用 GraphPad Prism 9.5.1 完成，所有的萌发率数据均采用多重 t 检验分析进行组间比较，并绘制图表。

2 结果与分析

2.1 家榆种子粘液物理性质

2.1.1 家榆种子粘液形态特征观察

体视显微镜观察结果显示，在吸胀过程中(0 ~ 60 min)，家榆种子粘液层逐渐增厚，种子表面由皱缩逐渐变得光滑(图 1A ~ G)；释放出的家榆种子粘液可被钌红染色(图 1H)。家榆种子粘液的动态释放过程和已报道的拟南芥种子粘液释放过程[4]相近。

利用扫描电镜进一步对完整拟南芥种子、完整家榆种子以及去粘液家榆种子的粘液相关结构进行观察。拟南芥种皮表皮细胞呈明显的蜂窝状，在其中央可观察到突出的柱状小体，且形状不规则(图 2A、B)；在完整家榆种子表面，只显现出被粘液包裹的柱状小体的顶部(图 2C、D)；而在去粘液家榆种子中(图 2E、F)，才能够观察到呈规则多边形的柱状小体，表明家榆种皮表皮细胞沉积了更多粘液，使柱状小体不易观察。

2.1.2 家榆种子粘液对吸水与脱水过程的影响

充足的水分是种子萌发最重要的条件，完整家榆种子和去粘液种子的吸水过程是相似的，均分为 3 个阶段：前 1 h 为迅速吸水阶段，1 ~ 2 h 缓慢吸水，2 h 后达到平衡(图 3A)。在吸水饱和之后，单颗完整种子的平均含水质量为 0.063 86 g，约为未吸胀种子质量的 9 倍；而去粘液种子平均含水质量为 0.010 91 g，仅为未吸胀种子的 1.5 倍。

家榆种子的脱水过程可以看作是其吸水过程的反转，分为迅速脱水、缓慢脱水和脱水平衡 3 个阶段(图 3B)。去粘液种子在 2.5 h 左右干燥至其初始质量，而完整家榆种子则需要约 4.5 h。可见，粘液包裹能提高种子的吸水和保水能力。

2.1.3 低场核磁共振分析

吸水实验证明家榆种子粘液具有很强的保水能力，在种子吸胀过程中，最多可观察到 4 个波峰出现的区间，分别代表强结合水($T2_1$，0 ~ 1 ms)、弱结合水($T2_2$，1 ~ 10 ms)、不易移动水($T2_3$，10 ~ 100 ms)和自由水($T2_4$，100 ~ 10 000 ms)4 个水种群。其中，干种子内部的水分组成基本没有差异，主要由自由水、少量强结合水及大量弱结合水组成；吸胀后种子中的水分组成主要为自由水和不易移动水(图 4A、B)。吸胀 30 或 60 min 后，在完整家榆种子中，自由水含量高于不易移动水；而在去粘液种子中，不易移动水的含量更高。以上结果表明，粘液能使完整种子保存更高含量的自由水，并具有更高的含水量。

2.2 离子色谱法测定家榆种子粘液的单糖含量

为了探究家榆种子粘液具有强亲水性的原因，对粘液的单糖成分进行了鉴定。对种子粘液进行酸解后，使用离子色谱对单糖进行检测，共鉴定出 6 种单糖(图 5A)。其中半乳糖(Gal)含量最高，达到 91.35 μg/mg，占所有单糖的摩尔百分比为 39.4%；半乳糖醛酸(Gal-UA)与鼠李糖(Rha)含量相近，分别为 43.38 和 43.59 μg/mg，占单糖总量的 18.25% 和 18.95%；葡萄糖(Glc)与葡萄糖醛酸(Glc-UA)分别占总量的摩尔百分比为 10.2% 和 10.7%；还检测出少量的阿拉伯糖(Ara)，仅占单糖总量的 2.5%(图 5B)。其中，鼠李糖、半乳糖醛酸、阿拉伯糖和半乳糖是果胶的主要成分，葡萄糖和葡萄糖醛酸是纤维素的主要成分。以上结果表明，家榆种子粘液的主要多糖组分为果胶和纤维素。

2.3 家榆种子粘液在非生物胁迫下对种子萌发的影响

2.3.1 盐胁迫下粘液对家榆种子萌发的作用

以不同浓度的 NaCl 溶液为吸胀溶液进行萌发

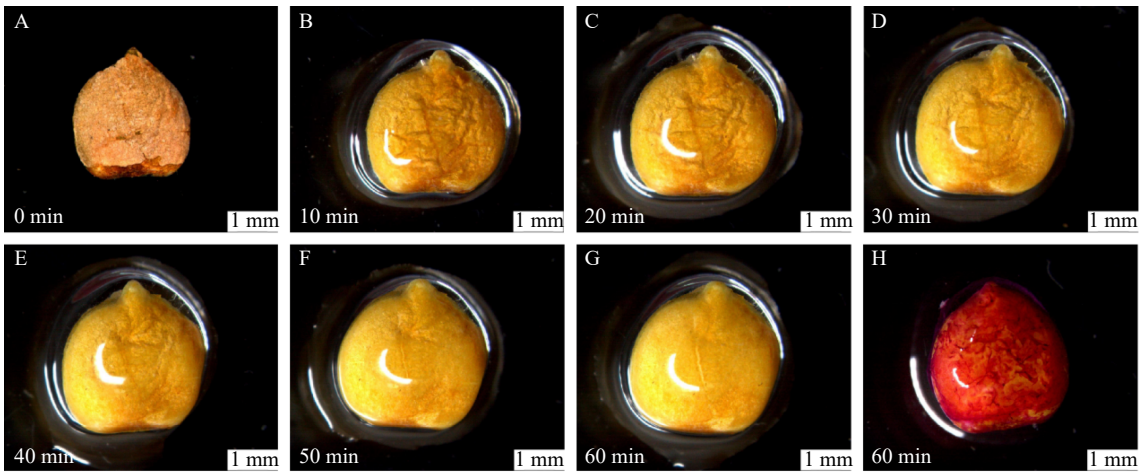
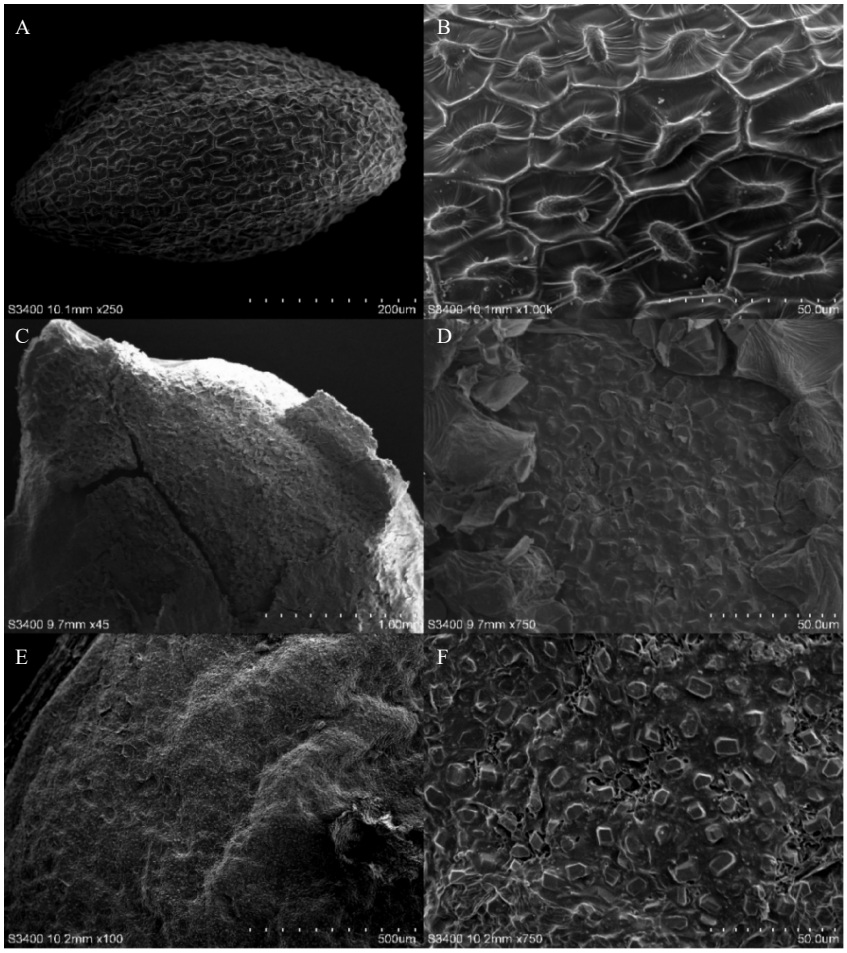


图 1 家榆种子不同吸胀时间粘液释放过程及钌红染色

Fig. 1 Release process of mucilage of *Ulmus pumila* seeds and ruthenium red staining of mucilage



A、B 为野生型拟南芥种子（比例尺分别为 200、50 μm）；C、D 为完整家榆种子（比例尺分别为 1 mm、50 μm）；E、F：去粘液家榆种子（比例尺分别为 500 μm、50 μm）

图 2　野生型拟南芥种子、完整家榆种子以及去粘液种子扫描电镜图

Fig. 2　Scanning electron microscope (SEM) photos of wild-type *Arabidopsis thaliana* seeds, intact *Ulmus pumila* seeds and demucilage seeds

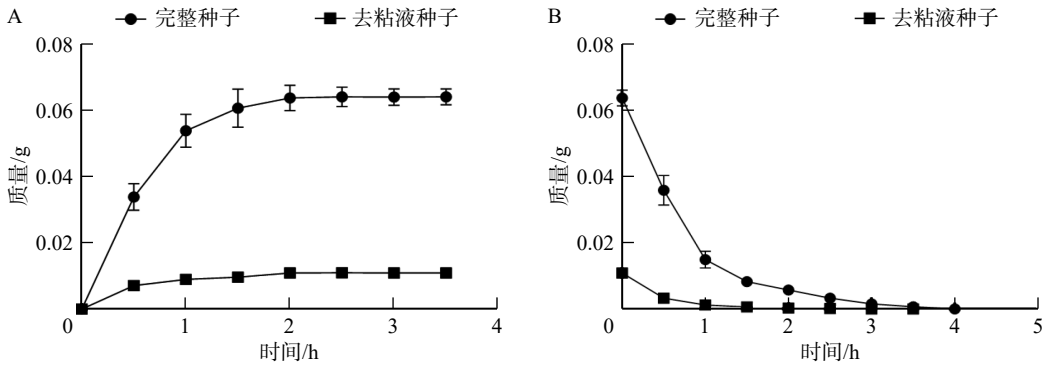


图 3　完整家榆种子与去粘液种子吸水（A）与脱水（B）的动态变化

Fig. 3　Dynamic changes in water absorption (A) and dehydration (B) of intact *U. pumila* seeds and demucilage seeds

实验，7 d 后统计发芽率。结果表明，完整种子和去粘液种子的发芽率和发芽势均随 NaCl 溶液浓度增加而下降（图 6A、B）。在 NaCl 溶液浓度为 50 或 150 mmol/L 的条件下，完整种子的发芽率比去粘液种子分别显著高出 14.6% 和 20.0%，说明在较高 NaCl 浓度下，粘液对种子的保护能力更为突出。在 300 mmol/L 的极高盐浓度下，只有极少数种子可以萌发，此时完整种子的发芽率仍显著高于去粘液种子。相比于发芽率，完整种子和去粘液种子的发芽势差异更加显著，粘液的存在对种子的发芽势正向调节幅度更大。以上结果表明，粘液的存在显著提高了种子对盐胁迫的耐受性。

2.3.2　渗透胁迫下粘液对家榆种子萌发的作用

以不同浓度的 PEG-6000 溶液为吸胀溶液进行

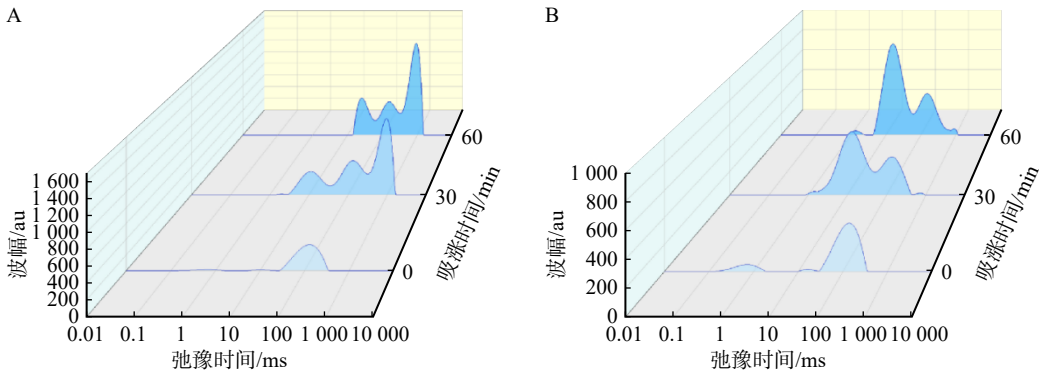
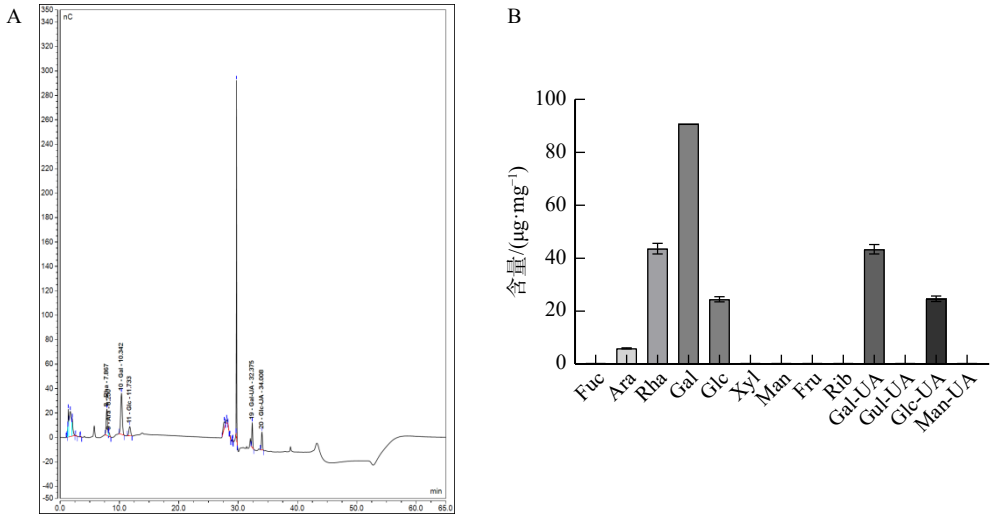


图 4 完整家榆种子(A)和去粘液种子(B)低场核磁 T2 反转光谱瀑布图

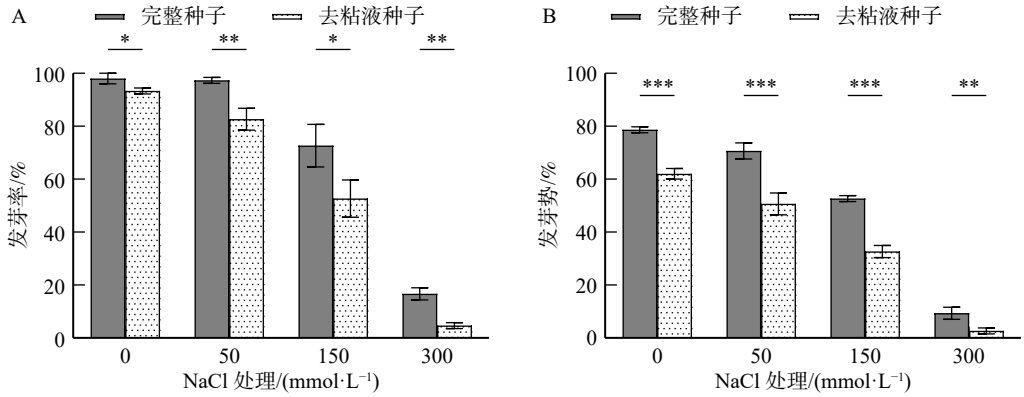
Fig. 4 LF-NMR T2 relaxation time inversion spectrum waterfall of intact *U. pumila* seeds (A) and demucilage seeds (B)



A. 单糖组成的离子色谱图; B. 单糖的相对含量。Fuc. 岩藻糖; Ara. 阿拉伯糖; Rha. 鼠李糖; Gal. 半乳糖; Glc. 葡萄糖; Xyl. 木糖; Man. 甘露糖; Fru. 果糖; Rib. D-核糖; Gal-UA. 半乳糖醛酸; Gul-UA. 古罗糖醛酸; Glc-UA. 葡萄糖醛酸; Man-UA. 甘露糖醛酸。

图 5 家榆种子粘液的单糖组成

Fig. 5 Monosaccharide composition in mucilage of *U. pumila* seeds



*表示同一处理中完整种子和去粘液种子在 0.05 水平上差异显著，**表示在 0.01 水平上差异显著，***表示在 0.001 水平上差异显著。下同。

图 6 不同 NaCl 浓度下完整家榆种子和去粘液种子的发芽率(A)和发芽势(B)

Fig. 6 Germination percentage (A) and germination potentials (B) of intact *U. pumila* seeds and demucilage seeds under different NaCl concentrations

萌发实验，7 d 后统计发芽率。结果表明，完整种子和去粘液种子的发芽率和发芽势均随渗透势的增加而下降(图 7A、B)。在 5%、10% 和 15%PEG-6000 溶液中，完整有粘液种子的发芽率和发芽势均显著高于去粘液种子，其中在 15%PEG 中，两者发芽率差异最为明显，差值高达 15.3%。在 20% 的 PEG 浓度下，只有极少数种子可以萌发，此时完整种子和去粘液种子的发芽率、发芽势均很低，但完整种子仍然显著高于去粘液种子。发芽率和发芽势结果表明，种子粘液的存在显著提高了家榆种子对渗透胁迫的耐受性。

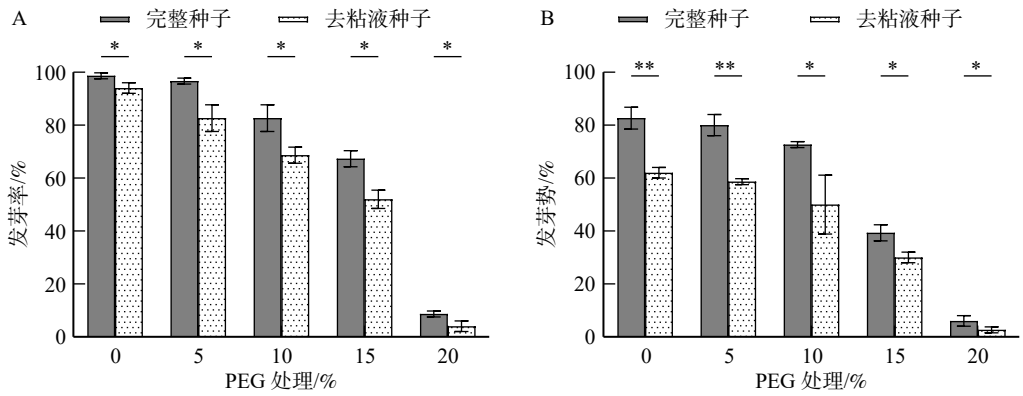


图 7　渗透胁迫下完整家榆种子和去粘液种子的发芽率(A)和发芽势(B)

Fig. 7　Germination percentage (A) and germination potential (B) of intact *U. pumila* seeds and demucilage seeds under different osmotic stress conditions

2.3.3　不同 pH 下粘液对家榆种子萌发的作用

以不同 pH 值(3、5、7、9、11 分别对应土壤酸碱度五级划分法中的强酸性、酸性、中性、碱性和强碱性)的溶液为吸胀溶液，进行家榆种子的萌发实验，7 d 后统计发芽率。结果表明，在任一 pH 值下，完整种子的发芽率和发芽势均显著高于去粘液种子(图 8A、B)。pH=7 时，完整种子和去粘液种子的发芽率和发芽势均为最高值，此时完整种子的发芽率比去粘液种子高出 4.7%。pH 值越偏离 7，发芽率越低，且完整种子与去粘液种子发芽率的差异更加明显，差值均大于 16.0%。将不同 pH 值的萌发数据进行对比，发现完整种子的发芽率和发芽势受到 pH 值影响的程度小于去粘液种子，与中性条件相比，完整种子在强酸、强碱条件下发芽率平均降低了 18.4%，而去粘液种子的发芽率平均降低了 39.2%。以上发芽率和发芽势结果表明，种子粘液的存在显著提高了家榆种子对极端 pH 的耐受性。

3　讨　　论

种子粘液具有很强的保水能力，这就使种子在干旱少雨的环境中可以利用有限的水资源，避免种子无法萌发甚至脱水死亡，进而保持种子的生活能力[15−16]。因此，种子粘液结构可能是干旱地区植物在应对缺水环境时进化出的有效策略[17]。木本植物家榆是一种耐旱、耐盐碱的落叶乔木，具有重要的生态、文化和经济价值。家榆种子遇水吸胀后，种皮表面也释放粘液，但其化学组成、微观结构及生理功能仍缺乏系统研究，推测与草本植物的种子粘液存在一定差别。因此，对家榆种子粘液成分与功能进行深入研究，将为揭示木本植物在干旱环境中的独特适应策略提供重要依据。

家榆种子粘液的形态结构与拟南芥相近，但成分差异显著。此前研究表明，拟南芥种子粘液主要由果胶、半纤维素和纤维素组成[18]。本研究发现，家榆种子粘液的主要成分是果胶和纤维素，半纤维素含量极少(未检测到木糖)。家榆种子粘液中半乳糖醛酸和鼠李糖含量较低，因而果胶含量低于拟南芥，而纤维素含量高于拟南芥。果胶是强亲水性多糖，纤维素在细胞壁结构维持中起主要的机械支撑作用，尤其在内层粘液与种皮的粘附性结合中发挥关键作用[4]。家榆生境多样，在大陆季风气候、中温带、中干旱地区和盐碱地区均有分布。尽管其种子粘液中

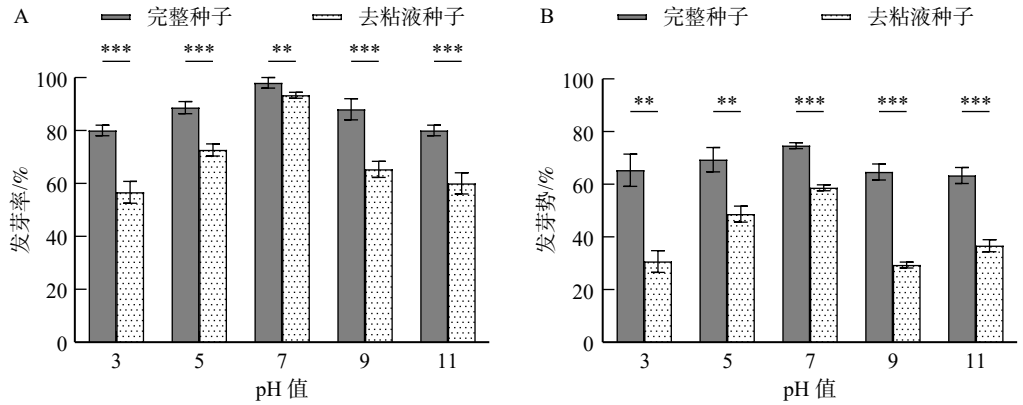


图 8　不同 pH 值下完整家榆种子和去粘液家榆种子的发芽率(A)和发芽势(B)

Fig. 8　Germination percentage (A) and germination potential (B) of intact *U. pumila* seeds and demucilage seeds under different pH values

果胶含量不高，但其含有大量半乳糖，因而含有较多的聚半乳糖侧链，加之家榆分泌的粘液量比拟南芥多，推测其粘液的亲水性并不会受到影响。另外，较高的纤维素含量增加了粘液与种皮的结合程度，从而为种子萌发提供长效的、适宜的水分环境，使家榆种子在各种复杂生境下均能够受到粘液的保护。其他研究[19]表明，沙蒿（*Artemisia desertorum*）种子粘液中 D-葡萄糖含量最多；亚麻（*Linum usitatissimum*）种子粘液主要由含支链的 RG-Ⅰ和半纤维素阿拉伯木聚糖组成[20]；罗勒属（*Ocimum*）植物的种子粘液与拟南芥种子粘液成分相似，但含有阿拉伯半乳聚糖和半乳聚糖[21]。粘液主要化学成分的差异导致其功能有所不同。对拟南芥突变体的研究表明，不同去甲酯化程度的同型半乳糖醛酸聚糖会影响粘液的释放以及内外层粘液的多糖分配[22]；木聚糖[23]和葡甘露聚糖[24]均可与纤维素相互作用并参与种子粘液的结构化以及对种子的附着过程。

种子萌发受到外界条件，如温度、水分、氧气、土壤酸碱度等[25]的综合影响，其中土壤因素[26]是调节种子萌发的重要因素。在较为干旱的环境中，水分是制约种子萌发的重要因素。种子粘液主要是由亲水性的果胶构成，对萌发的影响主要是通过改变种子的吸水和保水能力、保护和防御能力以及物理调节能力来实现的[27]。对拟南芥突变体[28]和白沙蒿[29]的研究显示，在水分供应不充足的情况下，具粘液的种子能够更好地萌发。本研究亦表明，粘液可以结合更多的自由水，有助于种子适应水分变化，提高对盐、渗透和酸碱胁迫的耐性。另一方面，粘液层的存在发挥了对不利因素的隔离和缓冲的作用。例如，有研究[30]表明，种子粘液可能作为一种“过滤器”或是“吸附器”，使种子直接接触到的盐分减少，从而保护萌发中的种子免受高盐环境的伤害。在过酸或者过碱的条件下，粘液的缓冲功能使种子免受环境 pH 胁迫的影响。

综上，本研究明确了家榆种子粘液的成分和生理功能，表明其能够增强种子对非生物胁迫的抗性，提高逆境下的萌发率和生存能力。同时，该研究也为后续对于种子粘液在植物幼苗阶段生理影响的研究打下基础，有利于更全面地了解种子粘液对植物生长发育的作用。未来，一方面可以研究家榆种子粘液在野外生境下的具体生态功能，二是在基因组信息更为明确的基础上，挖掘粘液相关基因，为后续获得高抗逆性表型的植物提供可能。

4 结　　论

本研究针对家榆种子粘液的性质和功能不明晰的问题，利用体式显微镜、扫描电镜观察粘液的物理性状和形态，采用低场核磁共振方法测定种子粘液的水分组成，使用离子色谱法分析种子粘液的单糖组成，对比分析完整种子和去粘液种子在多种胁迫下的萌发情况，探究粘液对种子的生理作用。研究得到以下结论。

（1）家榆种子粘液遇水即可释放，可被钌红染色。遇水吸胀后，完整种子可保存 9 倍自身质量的水分，而去粘液种子仅可保存 1.5 倍自身质量的水分。与去粘液种子相比，完整种子吸水能力更强，自由水含量显著增加。

（2）家榆种子粘液包含半乳糖、半乳糖醛酸、鼠李糖、葡萄糖、葡萄糖醛酸和阿拉伯糖 6 种单糖，主要多糖组分为果胶和纤维素。

（3）与去粘液种子相比，保留粘液的完整种子对盐胁迫、渗透胁迫以及不同 pH 的环境胁迫的抗性更强。

研究结果将为深入研究粘液的形成过程与生态功能建立了基础，也为干旱地区植物的保水抗旱提供了新思路。未来可深入研究家榆种皮表皮细胞和粘液分泌细胞的分化过程与分子机制，并进行分子设计育种，获得所需的种子粘液表型，提高种子和幼苗的抗逆性。

参 考 文 献

[1] 叶晓倩, 刘瑞曦, 冯金慧, 等. 车前种子黏液对其劣变和萌发抗逆性的影响 [J]. 草地学报, 2021, 29(12): 2728−2732.
Ye X Q, Liu R X, Feng J H, et al. Effect of mucilage of *Plantago asiatica* seeds on its deterioration and germination resistance[J]. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(12): 2728−2732.

[2] Western T L, Skinner D J, Haughn G W. Differentiation of mucilage secretory cells of the arabidopsis seed coat[J]. Plant Physiology, 2000, 122(2): 345−356.

[3] North H M, Berger A, Saez-Aguayo S, et al. Understanding polysaccharide production and properties using seed coat mutants: future perspectives for the exploitation of natural variants[J]. Annals of Botany, 2014, 114(6): 1251−1263.

[4] 鲁明闽, 徐艳, 王易平, 等. 拟南芥种皮粘液质形成及调控机制研究进展 [J]. 植物生理学报, 2018, 54(8): 1288−1304.
Lu M M, Xu Y, Wang Y P, et al. Research progress on biosynthesis and regulation of seed coat mucilage in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Physiology Journal, 2018, 54(8): 1288−1304.

[5] Hubert B, Leprince O, Buitink J. Sleeping but not defenseless: seed dormancy and protection[J]. Journal of Experimental Botany, 2024, 75(19): 6110−6124.

[6] de Souza M J, Mercadante-Simões M O, Ribeiro L M. Secondary-cell-wall release: a particular pattern of secretion in the mucilaginous seed coat of *Magonia pubescens*[J]. American Journal of Botany, 2020, 107(1): 31−44.

[7] Tsai A Y L, McGee R, Dean G H, et al. Seed mucilage: biological

functions and potential applications in biotechnology[J]. Plant and Cell Physiology, 2021, 62(12): 1847−1857.

[8] Sechet J, Marion-Poll A, North H M. Emerging functions for cell wall polysaccharides accumulated during eudicot seed development[J]. Plants, 2018, 7(4): 81.

[9] 刘晓风, 谭敦炎. 荒漠植物种子粘液的生态学意义 [J]. 植物学通报, 2007, 24(3): 414−424.
Liu X F, Tan D Y. Ecological significance of seed mucilage in desert plants[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2007, 24(3): 414−424.

[10] 伍晨曦, 孙羽, 冯固. 小车前 (*Plantago minuta* Pall.) 种子表面粘液物质的吸水特性及其对种子在干旱环境中萌发的影响 [J]. 生态学报, 2009, 29(4): 1849−1858.
Wu C X, Sun Y, Feng G. Water absorbance features of mucilage on the seeds of a desert ephemeral plant, *Plantago minuta* Pall. , and its role in germination of the seeds under drought stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(4): 1849−1858.

[11] 刘倩愿, 俞振东, 张微微. 河北坝上乔灌木植物根系无机和有机氮吸收速率及其偏好 [J]. 植物生态学报, 2024, 48(10): 1−13.
Liu Q Y, Yu Z D, Zhang W W. Uptake rate and preference of inorganic and organic nitrogen in roots of tree and shrub plants in Bashang, Hebei, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2024, 48(10): 1−13.

[12] Jeong C, Lee C H, Seo J, et al. Catechin and flavonoid glycosides from the *Ulmus* genus: exploring their nutritional pharmacology and therapeutic potential in osteoporosis and inflammatory conditions[J]. Fitoterapia, 2024, 178: 106188.

[13] Li Y, Wang Y, He Y Q, et al. Glutathionylation of a glycolytic enzyme promotes cell death and vigor loss during aging of elm seeds[J]. Plant Physiology, 2024, 195(4): 2596−2616.

[14] Wang Y, Li Y, Xue H, et al. Reactive oxygen species-provoked mitochondria-dependent cell death during ageing of elm (*Ulmus pumila* L.) seeds[J]. The Plant Journal, 2015, 81(3): 438−452.

[15] Huang Z Y, Gutterman Y, Hu Z H. Structure and function of mucilaginous achenes of *Artemisia monosperma* inhabiting the Negev Desert of Israel[J]. Israel Journal of Plant Sciences, 2000, 48(4): 255−266.

[16] Yang X, Baskin J M, Baskin C C, et al. More than just a coating: ecological importance, taxonomic occurrence and phylogenetic relationships of seed coat mucilage[J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2012, 14(6): 434−442.

[17] Haughn G, Chaudhury A. Genetic analysis of seed coat development in arabidopsis[J]. Trends in Plant Science, 2005, 10(10): 472−477.

[18] Voiniciuc C, Yang B, Schmidt M H, et al. Starting to gel: how arabidopsis seed coat epidermal cells produce specialized secondary cell walls[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2015, 16(2): 3452−3473.

[19] 魏明山, 屠传忠. 沙蒿种子胶质的初步研究及固沙实验 [J]. 植物学报, 1980, 22(3): 300−301.
Wei M S, Tu C Z. Preliminary study of artemisia *Sphaerocephala krasch* seed coating polysaccharide and its sand-fixing test[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 1980, 22(3): 300−301.

[20] Naran R, Chen G, Carpita N C. Novel rhamnogalacturonan I and arabinoxylan polysaccharides of flax seed mucilage[J]. Plant Physiology, 2008, 148(1): 132−141.

[21] Khan M R, Salimath P V, Anjaneyalu Y V, et al. Structural features of an arabinogalactan from the seeds of *Becium filamentosum*[J]. Phytochemistry, 1987, 26(4): 1197−1198.

[22] Ding A M, Tang X F, Yang D H, et al. ERF4 and MYB52 transcription factors play antagonistic roles in regulating homogalacturonan de-methylesterification in arabidopsis seed coat mucilage[J]. The Plant Cell, 2021, 33(2): 381−403.

[23] Hu R B, Li J L, Wang X Y, et al. Xylan synthesized by *Irregular Xylem* 14 *(IRX*14*)* maintains the structure of seed coat mucilage in arabidopsis[J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(5): 1243−1257.

[24] Li Y, Shi D C, Li J L, et al. Cellulose Synthase-Like A2, a glucomannan synthase, is involved in maintaining adherent mucilage structure in arabidopsis seed[J]. Plant Physiology, 2014, 164(4): 1842−1856.

[25] 周芝琴, 李廷山, 武艳培, 等. 长芒草种子适宜萌发条件 [J]. 草业科学, 2013, 30(2): 218−222.
Zhou Z Q, Li T S, Wu Y P, et al. A study of optimum germination conditions of *Stipa bungeana* seeds[J]. Pratacultural Science, 2013, 30(2): 218−222.

[26] 黄振英, Gutterman Y, 胡正海, 等. 白沙蒿种子萌发特性的研究 Ⅱ. 环境因素的影响 [J]. 植物生态学报, 2001, 25(2): 240−246.
Huang Z Y, Gutterman Y, Hu Z H, et al. Seed germination in *Artemisia sphaerocephala* (Ⅱ): the influence of environmental factors[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2001, 25(2): 240−246.

[27] 黄振英, Gutterman Y, 胡正海, 等. 白沙蒿种子萌发特性的研究 Ⅰ. 粘液瘦果的结构和功能 [J]. 植物生态学报, 2001, 25(1): 22−28.
Huang Z Y, Gutterman Y, Hu Z H, et al. Seed germination in *Artemisia sphaerocephala* (Ⅰ): the structure and function of the mucilaginous achene[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2001, 25(1): 22−28.

[28] Rautengarten C, Usadel B, Neumetzler L, et al. A subtilisin-like serine protease essential for mucilage release from arabidopsis seed coats[J]. The Plant Journal, 2008, 54(3): 466−480.

[29] Penfield S, Meissner R C, Shoue D A, et al. MYB61 is required for mucilage deposition and extrusion in the arabidopsis seed coat[J]. The Plant Cell, 2001, 13(12): 2777−2791.

[30] Yang X, Dong M, Huang Z. Role of mucilage in the germination of *Artemisia sphaerocephala* (Asteraceae) achenes exposed to osmotic stress and salinity[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(2): 131−135.

（责任编辑　赵田芸
责任编委　马履一）