

碳离子辐照对甜高粱糖分与蔗糖代谢相关酶活力的影响

杨陶丽薇^{1,2} 刘瑞媛^{1,2} 顾文婷² 毕阳¹ 李文建² 董喜存²

¹ (甘肃农业大学 兰州 730070)

² (中国科学院近代物理研究所 兰州 730000)

摘要 以碳离子辐照筛选出的早熟突变体 KF1210-3、KF1210-4 和对照 KFJT-CK 为材料,通过甜高粱茎秆中蔗糖、果糖、葡萄糖含量及蔗糖代谢相关酶活性的动态变化,探讨碳离子辐照对甜高粱茎秆不同糖分积累规律及蔗糖代谢相关酶活性的影响。结果表明:突变体 KF1210-3 和 KF1210-4 成熟期蔗糖含量显著增高,分别达到 147.58 mg/gFw 和 135.46 mg/gFw;蔗糖合成酶合成方向(Sucrose synthase synthesis, SSs)和蔗糖磷酸合成酶(Sucrose-phosphate synthase, SPS)活性显著升高,而蔗糖合成酶分解方向(Sucrose synthase cleavage, SSc)、酸性转化酶(Acid invertase, INVA)和中性转化酶(Neutral invertase, INVN)活性显著降低($p < 0.05$)。突变体中糖分积累是 SSs、SSc、SPS、INVA 和 INVN 协同作用的结果。和对照相比,较高的合成蔗糖能力和较低的分解蔗糖行为增加了两突变体的蔗糖含量,说明碳离子辐照对甜高粱茎秆糖分含量的提高有一定的促进作用。

关键词 甜高粱, 碳离子辐照, 蔗糖代谢, 酶活

中图分类号 S514, TL99

DOI: 10.11889/j.1000-3436.2015.rj.33.050402

高粱(*Sorghum bicolor* (L.) Moench)是位于玉米、小麦、水稻和大麦之后的世界第五大粮食作物。甜高粱被称为芦粟、糖高粱、甜秆和高粱甘蔗,是粒用高粱的一个变种^[1]。与粒用高粱相比,甜高粱生物学产量高、抗逆性强,籽粒可食用,茎秆富含糖分,可用于制糖、酿酒、青贮饲料及制造生物燃料等^[2-3],因此甜高粱被认为是一种极具商业价值的能源作物之一^[4-5]。

蔗糖是高等植物光合作用的主要产物,除了作为植物生长发育的能源物质之外^[6],也参与信号传导、细胞分裂分化及对逆境胁迫的反应等过程,因此,蔗糖的运输速率对植物的整个生长发育过程都有影响。甜高粱中蔗糖含量最多,其次为葡萄糖和果糖。蔗糖在茎秆运输和积累过程中受转运酶及代谢相关酶的调控,蔗糖代谢相关酶的活性确保了蔗糖流动的单一方向性(从韧皮部到库的薄壁细胞),并维持一定的细胞浓度^[7]。蔗糖代谢相关酶有蔗糖合成酶(Sucrose synthase, SS)、蔗糖磷酸合成酶(Sucrose-phosphate synthase, SPS)与转化酶(Invertase, INV),其中转化酶包括酸性转化酶(Acid invertase,

INVA)和中性转化酶(Neutral invertase, INVN)^[8]。其中,SS可逆催化UDPG和果糖合成蔗糖,但主要起分解蔗糖的作用,在源组织中活性较高^[9],在库组织中将蔗糖分解为尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)和果糖。SPS将UDPG和6-磷酸果糖(6-P-F)合成为6-磷酸蔗糖,最终降解形成蔗糖,再由源组织运输到韧皮部。在库组织中,这类酶与蔗糖的再合成有关(将转化酶分解出的己糖再合成为蔗糖)。INV不可逆地催化蔗糖的分解,其在伸长组织中活性较高,并调节细胞质的己糖池来维持呼吸代谢^[10]。一般来说,从韧皮部卸载的蔗糖,大多数被SSc(Sucrose synthase cleavage, SSc)和INV分解为葡萄糖和果糖,并由糖转运蛋白运输入细胞质^[11]。草莓^[12]和高粱^[13]库组织中蔗糖的积累与INV和SS的活性有关;柑橘中SS和INV的活性对增加库强起重要作用^[14];马铃薯和玉米的库组织中SS活性的增加有利于光合产物的分区^[15-16]。在甜高粱的茎秆中蔗糖含量的升高与INV活性的降低和SPS活性的增加有关^[1]。

在甜高粱产业链中,品种的选育是最为关键的环节,优质原料的稳定供应是甜高粱产业化开发的

基金资助:中国科学院西部之光联合学者项目(Y406020XB0)和中国科学院 STS 项目(Y506060STS)资助

第一作者:杨陶丽薇,女,1990年4月出生,2013年6月毕业于甘肃农业大学,现为甘肃农业大学与中国科学院近代物理研究所联培硕士研究生, E-mail: yangtlw@126.com

通讯作者:董喜存,博士,副研究员, E-mail: dongxicun@impcas.ac.cn

收稿日期:初稿 2015-06-24;修回 2015-08-07

焦点和生命线。目前面临的基本现状是现有甜高粱品种含糖量较低^[17],利用杂交育种技术来提高糖产量的方法逐渐达到平台期^[18-19]。因此,今后应加大育种方法和手段的研究力度,使甜高粱育种有较大的突破。重离子束诱变育种技术因其具有突变频率高、突变谱广、变异性状易稳定及诱变速度快等优势而广泛应用于植物和微生物品种改良领域,并取得了丰硕的成果^[20-23]。中国科学院近代物理研究所利用碳离子束辐照技术筛选出稳定遗传的甜高粱早熟突变体 KF1210-3 和 KF1210-4,解决了甜高粱作为短日照作物在北方地区籽粒无法成熟的难题。

本文以 KF1210-3、KF1210-4 和对照品种 KFJT-CK 为研究对象,比较甜高粱蔗糖、果糖、葡萄糖含量及蔗糖代谢相关酶活性的差异,为甜高粱辐射诱变育种及蔗糖代谢等相关研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

甜高粱突变体 KFJT1210-3 和 KFJT1210-4 是由中国科学院近代物理研究所利用碳离子束辐照技术从 KFJT-CK 中筛选得到,比较试验于甘肃省辐照诱变育种工程试验室中进行,试验地块为砂壤土,肥力中等,所有试验设 3 次重复,小区面积 $20.5\text{ m} \times 15.3\text{ m}$,株行距 $30\text{ cm} \times 50\text{ cm}$,其他管理措施按常规要求实施。在甜高粱苗期、抽穗期和成熟期进行随机取样,苗期取材部位为幼茎,抽穗期和成熟期为茎秆第六节,样品经液氮速冻后置于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 超低温冰箱,用于糖分和蔗糖代谢相关酶活性的测定。

1.2 可溶性糖测定

葡萄糖、果糖和蔗糖含量的测定方法参照苏州科铭生物技术有限公司提供的试剂盒说明书。

1.3 酶活性测定

蔗糖合成酶 SS 合成方向(Sucrose synthase synthesis, SSs)和分解方向 SSs、蔗糖磷酸合成酶 SPS、酸性转化酶 INVA 和中性转化酶 INVN 的粗酶采用混株提取方法,酶活性测定参照 Qazia^[7]的方法并稍作改进^[24]。

1.4 数据统计分析

数据处理及统计分析采用 SPSS17.0 软件,制图用 Origin8.0 软件。组间显著性比较采用 t 检验,

$p < 0.05$ 表示差异显著, $p < 0.01$ 表示差异极显著,数据以“ $\bar{x} \pm s$ ”表示。

2 结果与讨论

2.1 可溶性糖在不同生长阶段的变化

从苗期到成熟期两个突变体与对照茎秆中均含有一定量的蔗糖、果糖和葡萄糖,且 3 个组分含量变化趋势相似。苗期蔗糖、果糖与葡萄糖含量相差不大,而抽穗期和成熟期蔗糖迅速积累成为主要的碳水化合物(见图 1)。

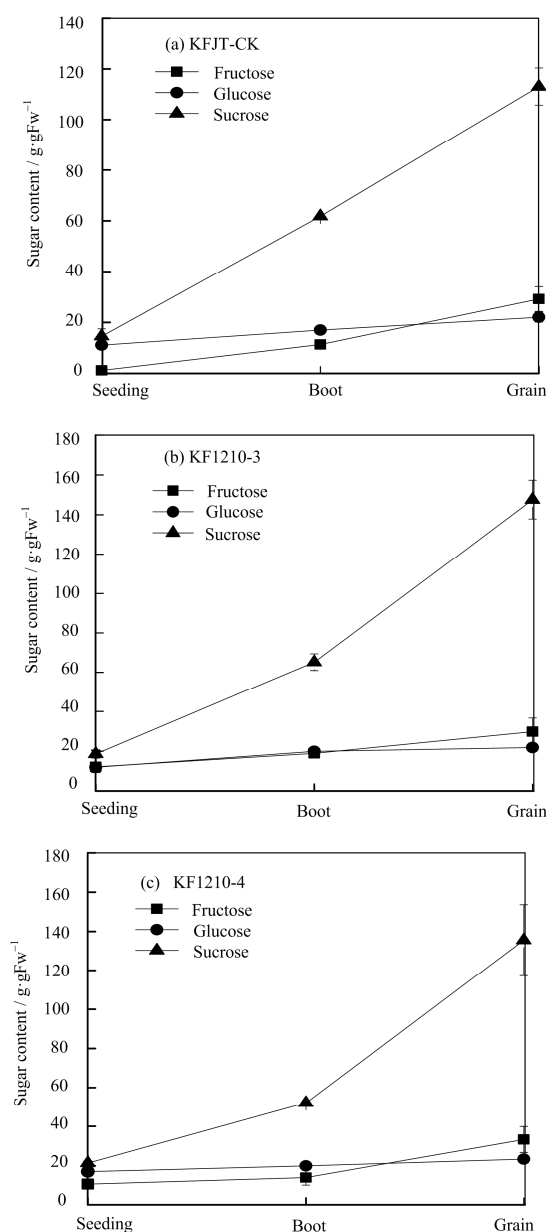


图 1 甜高粱突变体与对照各时期蔗糖、葡萄糖及果糖的含量变化

Fig.1 Changes of sucrose, glucose and fructose content between mutants and contrast in sweet sorghum at key stages

成熟期突变体 KF1210-3、KF1210-4 蔗糖含量显著积累 (图 1-b、c)，分别达到 147.58 和 135.46 mg/gFw，显著高于对照组 KFJT-CK (113mg/gFw) ($p<0.05$)，分别是对照的 1.34 倍和 1.23 倍。在整个生长发育时期，两突变体和对照的果糖、葡萄糖均处于一个较低的水平，其含量在发育过程中缓慢增长，在成熟期均达到最大值。KF1210-3 和 KF1210-4 的果糖和葡萄糖含量分别占各自总糖的 14.95%和 10.97% (图 1-b)、17.35%和 12.09% (图 1-c)，均低于对照的 17.76%和 13.42%。

2.2 蔗糖代谢相关酶活性比较

蔗糖的积累与蔗糖代谢相关酶密不可分，分别

对两突变体和对照各时期的蔗糖代谢相关酶活性进行测定，结果见图 2。合成蔗糖的酶 SPS 和 SSs 活性在苗期、抽穗期和成熟期随着蔗糖不断积累呈上升趋势，且 SPS 活性在发育前期均高于各自 SSs 活性。其中，突变体 KF1210-3 和 KF1210-4 SPS 活性在 3 个生育时期均显著高于对照 ($p<0.05$) (表 1)，且成熟期 SPS 活性分别是对照的 1.2 倍和 1.4 倍 (图 2-c)。SSs 活性也随着植株的生长不断增加，成熟期活性分别是对照的 1.1 倍和 1.3 倍 (图 2-a)。与对照相比，KF1210-3 和 KF1210-4 中分解蔗糖的酶 SSc、INVA 和 INVN 从苗期到抽穗期活性不断升高，成熟期显著低于对照 ($p<0.05$) (表 1)。

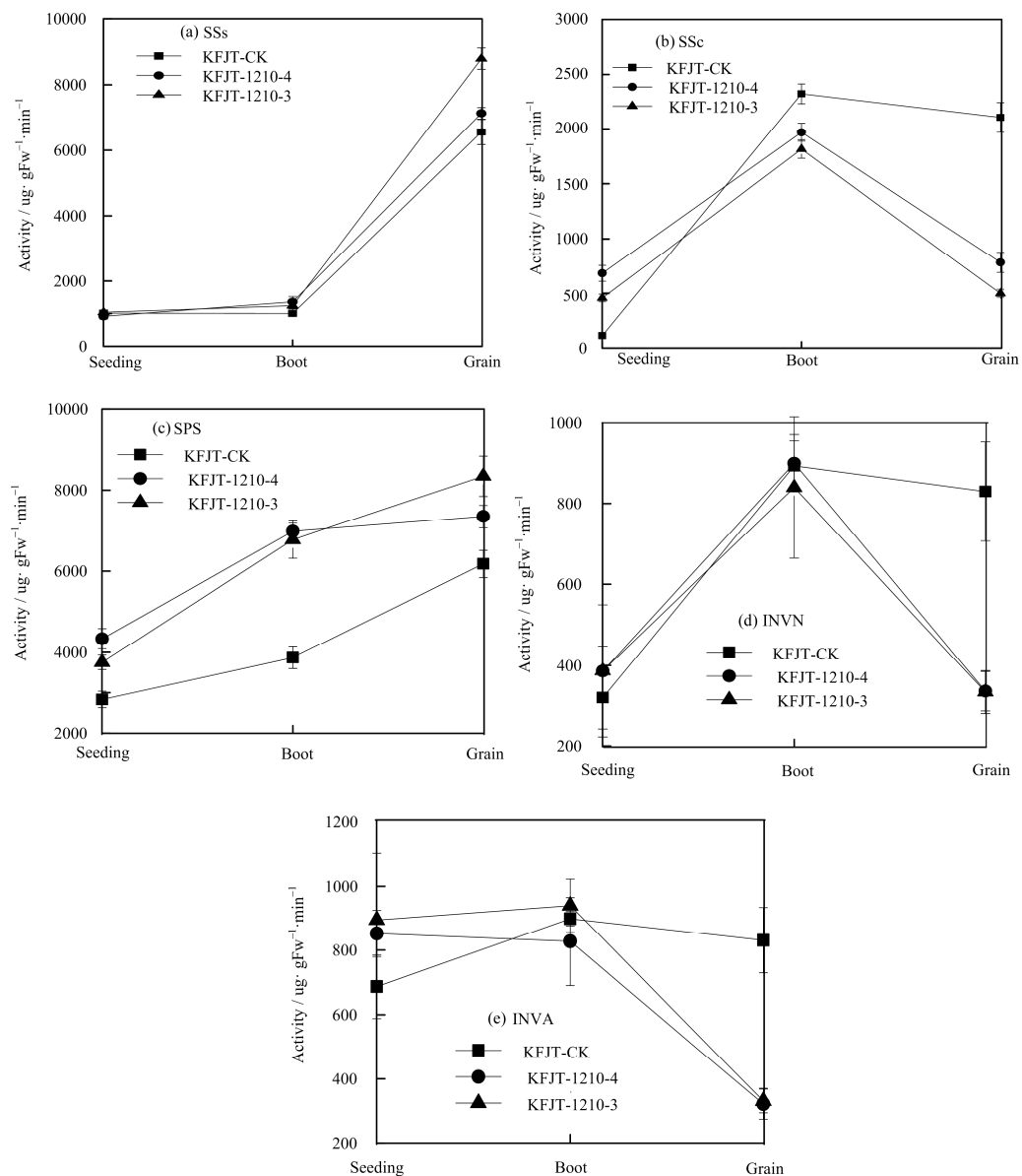


图 2 甜高粱突变体与对照各时期蔗糖代谢酶活性

Fig.2 Activities of sucrose-metabolizing enzymes between mutants and contrast in sweet sorghum at key stages

表 1 甜高粱突变体与对照各时期蔗糖代谢酶活性差异分析
Table 1 Significant difference analysis of sucrose-metabolizing enzymes between mutant and contrast in sweet sorghum at key stages

时期 Stage	酶 Enzyme	KFJT-CK	KF1210-3	KF1210-4
苗期 Seeding	INVN	319.572±55.029	386.023±163.514	385.594±61.910
	INVA	686.654±69.714	894.904±207.997	852.451±72.338
	SPS	2832.057±200.541 ^a	3755.358±178.622 ^c	4335.990±246.962 ^b
	SSs	1009.633±72.856	1040.366±60.458	917.002±83.619
	SSc	112.355±13.631 ^a	456.885±32.890 ^c	684.354±72.595 ^b
抽穗期 Boot	INVN	893.641±62.493	839.940±174.907	900.287±71.211
	INVA	898.790±22.564	939.324±83.316	827.470±137.240
	SPS	3868.100±267.595 ^a	6777.771±460.364 ^b	6984.392±193.357 ^b
	SSs	1004.704±95.259 ^a	1243.452±99.261 ^{ab}	1356.760±167.103 ^b
	SSc	2321.956±91.343 ^a	1815.337±81.982 ^c	1968.77±81.967 ^b
成熟期 Grain	INVN	829.926±122.975 ^a	333.241±53.582 ^b	335.664±49.104 ^b
	INVA	831.245±101.790 ^a	331.025±36.738 ^b	321.685±48.272 ^b
	SPS	6177.610±335.700 ^a	8346.072±499.121 ^c	7346.703±283.154 ^b
	SSs	6555.772±383.6345 ^a	8793.435±322.0773 ^b	7127.356±179.6294 ^a
	SSc	2105.029±135.715 ^a	499.063±35.320 ^c	783.723±91.491 ^b

注: a-c 代表在 0.05 水平上有显著差异。Note: Compared with each other, a-c, $p < 0.05$.

2.3 蔗糖含量与蔗糖代谢酶的关系

对蔗糖代谢相关酶与蔗糖含量进行相关性分析,以期更进一步探明两个突变体与对照间蔗糖代谢的差异规律。对 KFJT-CK 而言,蔗糖含量与 INVA 无明显相关性,但与 INVN ($R=0.495$)呈显著正相关性,与 SPS ($R=0.913$)、SSs ($R=0.718$)和 SSc ($R=0.593$)呈极显著的正相关性(图 3)。对突变体 KF1210-3 而言,蔗糖含量与 INVN 和 SSc 无明显相关性,与 INVA($R=0.663$)呈极显著负相关性,但与 SPS ($R=0.821$)及 SSs($R=0.854$)极显著正相关(图 4)。对突变体 KF1210-4 而言,蔗糖含量与 INVN、SSc 无明显相关性,与 INVA($R=0.829$)呈极显著负相关性,但与 SSs($R=0.925$)呈极显著正相关性(图 5)。

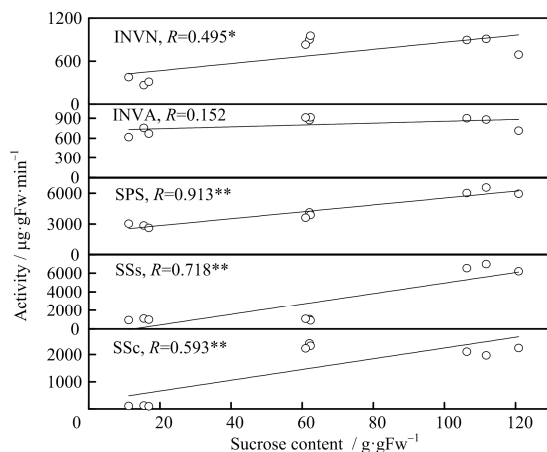


图 3 KFJT-CK 各时期的蔗糖和蔗糖代谢酶活的相关性
Fig.3 Correlation between sucrose content and sucrose-metabolizing enzymes in KFJT-CK at key stages:
** $p < 0.01$; * $p < 0.05$

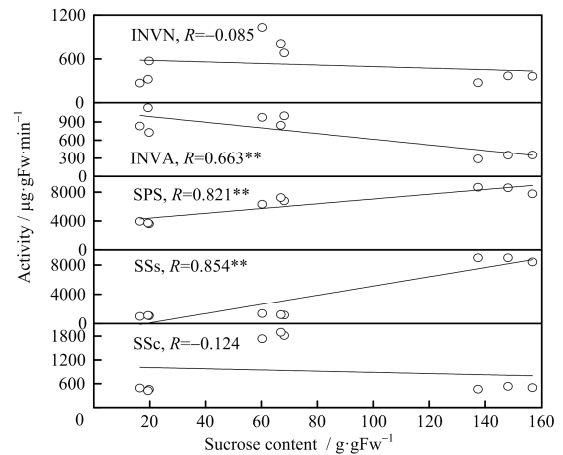


图 4 KF1210-3 各时期的蔗糖和蔗糖代谢酶活的相关性
Fig.4 Correlation between sucrose content and sucrose-metabolizing enzymes in mutant KF1210-3 at key stages: ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$

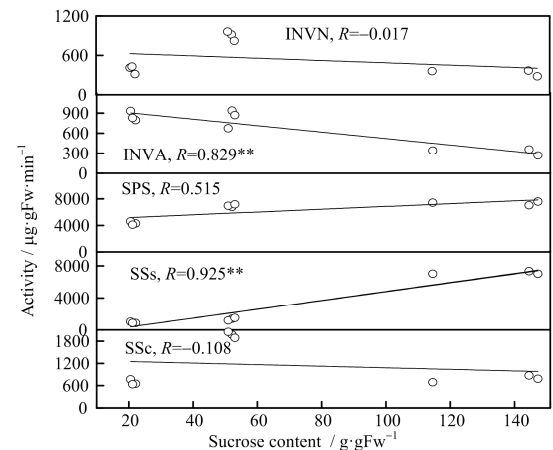


图 5 KF1210-4 各时期的蔗糖和蔗糖代谢酶活的相关性
Fig.5 Correlation between sucrose content and sucrose-metabolizing enzymes in mutant KF1210-4 at key stages: ** $p < 0.01$; * $p < 0.05$

3 讨论

甜高粱作为一种能源作物, 利用价值取决于茎秆中糖分含量的高低, 因此, 糖分含量高的品种利用价值高。从研究结果来看, 利用碳离子束辐照筛选出的突变体 KF1210-3、KF1210-4 与对照品种 KFJT-CK 在苗期、抽穗期和成熟期的糖分含量及蔗糖代谢相关酶的活性存在明显差异。

3.1 糖分含量

蔗糖是植物光合作用同化产物的主要形式, 是植物的能源物质, 也是植物生长发育过程中的一个主要调节者^[6,25-26], 通过韧皮部进入库组织。在植物苗期, 蔗糖从叶片运输到生长的茎秆和根系中, 随着发育的进行, 蔗糖含量同步增加, 通过呼吸作用将其重新分配给库组织^[10]。本研究结果表明, 葡萄糖和果糖含量在整个生长发育时期一直保持在较低水平, 可能是由于一部分葡萄糖和果糖促进细胞分裂与生长和本体生长发育的原因^[27-28]。茎秆生长发育前期由己糖合成的蔗糖又被 INVA、INVN 和 SSc 分解用于甜高粱的生长而积累缓慢, 但成熟期伴随蔗糖合成酶(SSs、SPS)活性的增加和蔗糖分解酶(INVA、INVN、SSc)活性的降低, 蔗糖含量开始迅速积累, 这与候昊^[29]与毛鑫^[30]等的研究表明, 生长发育前期蔗糖主要被分解用于甜高粱的快速生长, 而生长后期被用来存储积累结果一致。另外, 幼茎和不断成熟的茎秆中蔗糖含量积累速度差异明显增加, 这在甘蔗研究中有类似报道^[31]。在生长发育前期, 蔗糖主要被分解用于甜高粱的快速生长, 而生长后期被用来积累存储。成熟期 KF1210-3 和 KF1210-4 的蔗糖含量显著高于 KFJT-CK($p<0.05$), 分别是对照的 1.34 倍和 1.23 倍; KF1210-3 的果糖和葡萄糖占总糖的 14.95% 和 10.97%, 低于 KF1210-4(17.35% 和 12.09%) 及对照 (17.76% 和 13.42%) (图 1), 这可能是因为两突变体中能将更多的葡萄糖和果糖合成为蔗糖, 导致它们在成熟期蔗糖含量增加。

3.2 蔗糖代谢相关酶

甜高粱的光合产物在蔗糖代谢相关酶的参与下合成蔗糖, 并通过共质体和质外体途径运输蔗糖, 前者蔗糖不参与分解和再合成过程, 后者蔗糖参与分解和再合成, 其中较强的再合成能力使甜高粱有较高的蔗糖含量^[7,32]。在本研究中, 两个突变体与

对照的 SPS 活性在发育前期均高于各自 SSs 活性, 在整个生长发育时期中均与蔗糖含量呈正相关或极显著正相关性, 其中两个突变体 SPS 活性显著高于对照($p<0.05$), 说明 SPS 在甜高粱蔗糖代谢中是主要催化蔗糖合成的酶。这与甜高粱 SPS 活性对茎秆总糖含量有很大影响的报道一致^[7], 且在小麦^[33]和甘蔗^[31,34-35]中也有类似报道。

SS 对蔗糖的合成与分解均有参与, Dey 等^[36-37]认为在许多植物中 SS 主要参与分解蔗糖, 但有研究认为, 在大多数植物的库器官中, SS 活性与库强度和蔗糖输入量呈正相关性^[8]。本研究发现, 对照 KFJT-CK 的蔗糖含量与 SSs 和 SSc 的活性均呈极显著相关性。但在突变体 KF1210-4 和 KF1210-3 中, 蔗糖含量与 SSs 呈极显著正相关性, 而与 SSc 无相关性。这说明蔗糖合成酶 SS 在两个突变体中参与了蔗糖的合成积累, 同时在成熟期 SSc 的活性大幅下降, 这或许是导致两突变体蔗糖含量高于对照的原因之一。

转化酶(INVA、INVN)主要的作用是将蔗糖水解^[10]。在不断成熟的茎秆中 INVA 的活性不断降低, 并且蔗糖的积累有可能调节酸性转化酶活性和蔗糖合成酶的活性^[38]。本研究中有类似结果, 从苗期到抽穗期两突变体与对照的 INVA、INVN 活性不断升高, 但成熟期较对照显著降低。成熟期甜高粱的茎秆组织中, 蔗糖不需要经过分解及再合成的过程直接进入液泡中进行存储, 因此, 较低的蔗糖分解酶(INVN、INVA、SSc)活性是茎秆糖分积累的先决条件^[13,32], 这或许也是两突变体蔗糖含量增加的原因之一。这与 Suresh 等^[39]在甘蔗中研究的 INV 活性降低和 SPS 活性增加与蔗糖积累有关的结果类似。其中, 在成熟期突变体 KF1210-3 的 SPS、SSs 活性高于 KF1210-4; KF1210-3 的 SSc 活性低于 KF1210-4, 从而导致 KF1210-3 的蔗糖含量高于 KF1210-4。

4 结论

突变体 KF1210-3 和 KF1210-4 的糖分积累是 SSs、SPS、SSc、INVA 和 INVN 协同作用的结果, 在苗期分解蔗糖供本体生长发育的能力高于对照, 而在成熟期分解蔗糖的能力逐渐减缓且低于对照中蔗糖的分解速度, 与此同时伴随着 SPS 与 SS 活性的显著增加, 导致蔗糖的大幅积累, 这或许是 KF1210-3、KF1210-4 比 KFJT-CK 有较高的产糖和

储糖能力的原因, 其中 KF1210-3 积累糖分的能力最高, 这说明碳离子辐照诱变技术是选育高糖甜高粱品种的有利方法。另外, 对照中蔗糖与 INV_A 活性无明显相关性, 与 SPS、SSc、SSs 和 INV_N 活性呈极显著正相关性, 但 KF1210-3 与 KF1210-4 中蔗糖与 INV_N、SSc 活性无明显相关性, 而与 INV_A 活性呈极显著负相关性, 与 SPS 呈正相关性, 与 SSc 活性呈极显著正相关性。

蔗糖、果糖、葡萄糖的含量及蔗糖代谢相关酶活性之间的差异可能与蔗糖代谢相关酶的基因表达差异有关。今后将借助转录组测序等技术, 对甜高粱早熟突变体 KF1210-3、KF1210-4 的蔗糖代谢相关酶的基因表达差异及糖代谢调控机理等问题进行深入研究, 同时对生物量和含糖量之间的相关性等进行进一步分析, 为甜高粱品种改良、种质创制及实际生产应用提供一定的理论依据。

参考文献

- 1 杨明, 刘丽娟, 李莉云, 等. 甜高粱蔗糖积累与茎秆中 SPS 表达的相关性研究[J]. 中国农业科学, 2009, **42**(1): 85-92. DOI: 10.3864/j.issn.0578-1752.2009.01.010.
YANG Ming, LIU Lijuan, LI Liyun, *et al.* The correlation analysis of sugar accumulation and SPS expression in sweet sorghum [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2009, **42**(1): 85-92.
- 2 Calvino M, Messing J. Sweet sorghum as a model system for bioenergy crops [J]. Current Opinion in Biotechnology, 2012, **23**(3): 323-329. DOI:10.1016/j.copbio.2011.12.002.
- 3 Billa E, Koullas D P, Monties B, *et al.* Structure and composition of sweet sorghum stalk components [J]. Industrial Crops and Products, 1997(**6**): 297-302. DOI:10.1016/S0926-6690(97)00031-9.
- 4 王霞, 陈迪嘉, 叶广英, 等. 我国非粮作物燃料乙醇技术与产业发展现状[J]. 新能源进展, 2014, **2**(2): 89-94. DOI: 10.3969/j.issn.2095-560X.2014.02.002.
WANG Xia, CHEN Dijia, YE Guangying, *et al.* Development of technology and industrialization of non-grain crops fuel ethanol [J]. Advances in new and renewable energy, 2014, **2**(2): 89-94.
- 5 Liu R, Li J, Shen F. Refining bioethanol from stalk juice of sweet sorghum by immobilized yeast fermentation [J]. Renew Energy, 2008, **33**: 1130-1135. DOI:10.1016/j.renene.2007.05.046
- 6 Sayed G, Mark S, Fabiola M V, *et al.* Transgenic alfalfa (*Medicago sativa*) with increased sucrosephosphate synthase activity shows enhanced growth when grown under N₂-fixing conditions [J]. Planta, 2015: 1-16. DOI: 10.1007/s00425-015-2342-0.
- 7 Qazia H A, Paranjpe S, Bhargava S, *et al.* Stem sugar accumulation in sweet sorghum activity and expression of sucrose metabolizing enzymes and sucrose transporters [J]. Journal of Plant Physiology, 2012, **169**: 605-613. DOI: 10.1016/j.jplph.2012.01.005.
- 8 张明方, 李志凌. 高等植物中与蔗糖代谢相关的酶[J]. 植物生理学报, 2002, **38**(3): 289-295. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.2002.03.035.
ZHANG Mingfang, LI Zhilin. Sucrose-metabolizing enzymes in higher plants [J]. Plant Physiology Communications, 2002, **38**(3): 289-295.
- 9 Hoffmann-Thoma G, Hinkel K, Nicolay P, *et al.* Sucrose accumulation in sweet sorghum stem internodes in relation to growth [J]. Physiologia Plantarum, 1996, **97**: 277-284. DOI: 10.1034/j.1399-3054.1996.970210.x.
- 10 Whittaker A, Botha FC. Carbon partitioning during sucrose accumulation in sugarcane internodal tissue [J]. Plant Physiology, 1997, **115**: 1651-1659.
- 11 章镇, 韩正海. 果树分子生物学 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2012. 64-78
Zhang Zhen, Han Zhenghai. Molecular Biology in Fruit Crops [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press. 2012: 64-78
- 12 谢鸣, 陈俊伟, 秦巧平, 等. 转化酶和己糖激酶调控草莓聚合果内糖积累. 植物生理与分子生物学学报[J]. 2007, **33**(3): 213-218.
XIE Ming, CHEN Junwei, QIN Qiaoping, *et al.* The control of sugar accumulation within strawberry aggregate fruit by invertase and hexokinase [J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2007, **33**(3): 213-218.
- 13 Bhatia S, Singh R. Interconversion of free sugar in relation to activities of enzymes catalyzing synthesis and cleavage of sucrose in growing stem tissues of sorghum [J]. Indian Journal of Experimental Biology, 2001, **39**(10): 1035-1040
- 14 Jiang N, Jin L F, Jaime A, *et al.* Activities of enzymes directly related with sucrose and citric acid metabolism in citrus fruit in response to soil plastic film mulch [J]. Scientia Horticulturae 2014, **168**: 73-80 DOI: org/10.1016/j.scienta.2014.01.021.
- 15 Xu S M, Brill E, Llewellyn D J, *et al.* Overexpression of apotato sucrose synthase gene in cotton accelerates leaf

- expansion, reduces seed abortion, and enhances fiber production [J]. *Molecular Plant*, 2012, **5**: 430-441.
- 16 Li J, Baroja-Fernández E, Bahaji A, *et al.* Enhancing sucrose synthase activity results in increased levels of starch and ADP-Glucose in maize (*Zea mays* L.) seed endosperms [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2013, **54**: 282-294. DOI: 10.1093/pcp/pcs180.
- 17 Liu Y, Nie Y D, Han F X, *et al.* Allelic variation of a soluble acid invertase gene (*SAI-1*) and development of a functional marker in sweet sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] [J]. *Molecular Breeding*, 2014, **33**: 721-730. DOI: 10.1007/s11032-013-9988-8.
- 18 Grof C P L, Campbell J A. Sugarcane sucrose metabolism: scope for molecular manipulation [J]. *Functional Plant Biology*, 2001, **28**: 1-12. DOI: 10.1071/PP00039.
- 19 Moore P H. Integration of sucrose accumulation processes across hierarchical scales: towards developing an understanding of the gene-to-crop continuum [J]. *Field Crops Research*, 2005, **92**: 119-135 DOI:10.1016/j.fcr.2005.01.031
- 20 李岩, 董喜存, 李文建, 等. 碳离子辐照对甜高粱幼苗保护酶同工酶表达的影响[J]. *安徽农业科学*, 2009, **37**(35):17440-17441. DOI:10.13989/j.cnki.0517-6611.2009.35.111
LI Yan, DONG Xicun, LI Wenjian, *et al.* Effects of carbon ion beam irradiation expression of protective enzymes isozymes in sweet sorghum seedlings [J]. *Journal of Anhui Agricultural science*, 2009, **37**(35): 17440-17441.
- 21 郭建秋, 吴存祥, 冷建田, 等. 航天搭载和离子束注入对大豆诱变效应的初步研究[J]. *核农学报*, 2009, **23**(3): 395-399.
GUO Jianqiu, WU Cunxiang, LENG Jiantian, *et al.* Preliminary study on mutagenic effects of space flight and ion beam implantation on soybean [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2009, **23**(3): 395-399.
- 22 余丽霞, 李文建, 杜艳, 等. 碳离子束辐照大豆当代诱变效应及褐皮突变体的初步研究[J]. *辐射研究与辐射工艺学报*, 2014, **32**: 020402(7).
YU Lixia, LI Wenjian, DU Yan, *et al.* Preliminary study on current mutagenic effects and brown seed mutant of soybean induced by carbon ion irradiation [J]. *Journal of Radiation and Research Radiation Processing*, 2014, **32**: 020402(7).
- 23 杜艳, 李文建, 余丽霞, 等. 碳离子束辐照百脉根的当代生物学效[J]. *辐射研究与辐射工艺学报*, 2013, **31**: 030204(8).
DU Yan, LI Wenjian, YU Lixia, *et al.* Biological effects of carbon ion irradiations on M1 generation of *Lotus japonicas* [J]. *Journal of Radiation and Research Radiation Processing*, 2013, **31**: 030204(8).
- 24 李丹, 王晔, 赫磊, 等. 甜菜蔗糖代谢相关酶活性与糖积累关系的研究[J]. *作物杂志*, 2009, **3**: 27-31. DOI:doi:10.7666/d.d072424.
LI Dan, WANG Ye, HE Lei, *et al.* Relationship between sucrose metabolism related enzymes and sucrose accumulation in sugar beet [J]. *Crops*, 2009, **3**: 27-31. DOI:doi:10.7666/d.d072424.
- 25 Sun J, Zhang J, Larue C T, *et al.* Decrease in leaf sucrose synthesis leads to increased leaf starch turnover and decreased RuBP regeneration-limited photosynthesis but not Rubisco-limited photosynthesis in *Arabidopsis* null mutants of *SPSA1* [J]. *Plant Cell Environment*, 2011, **34**: 592-604. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2010.02265.x.
- 26 Lastdrager J, Hanson J, Smeekens S. Sugar signals and the control of plant growth and development [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, **65**: 799-807. DOI: 10.1093/jxb/ert474.
- 27 胡瑞芳, 姜慧, 李玥莹. 蔗糖代谢相关酶的研究进展[J]. *北方园艺*, 2012(1): 167-170.
HU Ruifang, JIANG Hui, LI Yueying. The research progress of sucrose metabolism related enzymes. The research progress of sucrose metabolism related enzymes [J]. *The North Garden*, 2012(1): 167-170.
- 28 Weschke W, Panitz R, Gubatz S, *et al.* The role of invertases and hexose transporters in controlling sugar ratios in maternal and filial tissues of barley caryopses during early development [J]. *Plant Journal*, 2003, **33**: 395-411.
- 29 侯昊, 李勇进, 王学华. 甜高粱茎秆糖分及发酵制取乙醇研究进展[J]. *作物研究*, 2013(1): 91-96. DOI: 10.3969/j.issn.1001-5280.2013.01.22.
HOU Hao, LI Yongjin, WANG Xuehua. Research progress on sugar in stems and ethanol production by fermentation in sweet sorghum [J]. *Crop Research*, 2013(1): 91-96. DOI: 10.3969/j.issn.1001-5280.2013.01.22.
- 30 毛鑫, 胡瑞芳, 韩笑, 等. 不同甜高粱品种叶片中糖分积累规律的研究[J]. *沈阳师范大学学报*, 2015(33): 305-311. DOI:10.3969/j.issn.1673-5862.2015.02.040.
MAO Xin, HU Ruifang, HAN Xiao, *et al.* Study of sugar accumulation laws in different sweet sorghum leaves [J].

- Journal of Shenyang Normal University, 2015(33): 305-311. DOI:10.3969/j.issn.1673-5862.2015.02.040.
- 31 Botha F C, Black K G. Sucrose phosphate synthase and sucrose synthase activity during maturation of intermodal tissue in sugarcane [J]. Australian Journal of Plant Physiology, 2000, 27(1): 81-85. DOI: 10.1071/PP99098.
 - 32 Tarpley L, Victor D M. Compartmentation of sucrose during radial transfer in mature sorghum culm [J]. BMC Plant Biology, 2007, 7(3): 33. DOI: 10.1186/1471-2229-7-33.
 - 33 Xue G P, McIntyre C L, Jenkins C L, *et al.* Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat [J]. Plant Physiology, 2008, 146: 441-454. DOI: 10.1104/pp.107.113076.
 - 34 Grof C P L, So C T E, Perroux J M, *et al.* The five families of SPS genes in *Saccharum* spp. are differentially expressed in leaves and stem [J]. Functional Plant Biology, 2006, 33: 605-10. DOI: 10.1071/FP05283.
 - 35 McIntyre C L, Goode M L, Cordeiro G, *et al.* Characterization of alleles of the sucrose phosphate synthases gene family in sugarcane and their association with sugar-related traits [J]. Molecular Breeding, 2015, 35: 98-112. DOI: 10.1007/s11032-015-0286-5.
 - 36 Dey P M, Dixon R. Biochemistry of storage carbohydrates in green plants [M]. London: Academic Press, 1985: 372-378. DOI: 10.1016/0031-9422(86)88053-0
 - 37 Schäfer W E, Rohwer J M, Botha F C. Partial purification and characterization of sucrose synthases in sugarcane[J]. Journal of Plant Physiology, 2005(162): 11-20. DOI: 10.1016/j.jplph. 2004.04.010.
 - 38 Kubo T, Hohjo I, Hiratsuka S. Sucrose accumulation and its related enzyme activities in the juice sacs of Satsuma mandarin fruit from trees of different crop loads [J]. Scientia Horticulturae, 2001, 91: 215-225. DOI: 10.1016/S0304-4238(01) 00262-X.
 - 39 Batta S K, Deeksha, Thind K S, *et al.* Variability in activities of sucrose metabolizing enzymes in relation to sucrose accumulation among parents and their progenies of sugarcane[J]. Sugar Tech, 2011, 13(2):114-122. DOI: 10.1007/s12355-011-0078-0.

Effects on the sugar components and related enzyme activity of sucrose metabolism by carbon ion irradiation in sweet sorghum

YANG Taoliwei^{1,2} LIU Ruiyuan^{1,2} GU Wenting² BI Yang¹ LI Wenjian² DONG Xicun²

¹ (Gansu Agricultural University, Lanzhou 730000, China)

² (Institute of Modern Physics, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

ABSTRACT In order to reveal accumulation mechanism of different sugar components and effects on sucrose metabolism related enzyme activity by carbon ion irradiation, the dynamic changes of sucrose, fructose, glucose contents and sucrose metabolism related enzyme activity were studied in the sweet sorghum, which early-maturing mutants, KF1210-3 and KF1210-4 isolated from KFJT-CK irradiated by carbon ion beam, were used as experiment materials. The results indicated that the sucrose content of KF1210-3 and KF1210-4 were significantly increased at mature stage, the value being 147.58 mg/gFw and 135.46 mg/gFw, respectively. The activities of sucrose synthase synthesis (SSs), Sucrose-phosphate synthase (SPS) were increased significantly, while sucrose synthase cleavage (SSc), acid inverse (INVA), neutral inverse (INVN) were significantly decreased. Sucrose accumulation of the mutants resulted in synergistic action of SSs, SSc, SPS, INVN and INVA. Higher ability of the sucrose synthesis and lower sucrose hydrolysis behavior increased sucrose content of the two mutants. In brief, the promoting effect on sucrose content was induced by carbon ion irradiation in sweet sorghum, which provides theory evidence for mutation breeding and related research of sucrose metabolism.

KEYWORDS Sweet sorghum, Carbon ion irradiation, Sucrose-metabolizing, Enzyme activity

CLC S514, TL99