

<https://doi.org/10.17816/ecogen17181-99>

## МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ТРАНСПОРТА САХАРОВ У РАСТЕНИЙ В ОТСУТСТВИИ И ПРИ РАЗВИТИИ АРБУСКУЛЯРНОЙ МИКОРИЗЫ

© А.П. Юрков<sup>1</sup>, А.А. Крюков<sup>1</sup>, А.О. Горбунова<sup>2</sup>, А.М. Афонин<sup>1</sup>, А.А. Кирпичникова<sup>2</sup>, К.С. Добрякова<sup>3</sup>, Э.М. Мачс<sup>3</sup>, М.Ф. Шишова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии», Санкт-Петербург;

<sup>2</sup>ФГБОУ «Санкт-Петербургский государственный университет», Санкт-Петербург;

<sup>3</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург

Для цитирования: Юрков А.П., Крюков А.А., Горбунова А.О., и др. Молекулярно-генетические механизмы транспорта сахаров у растений в отсутствие и при развитии арбускулярной микоризы // Экологическая генетика. — 2019. — Т. 17. — № 1. — С. 81–99. <https://doi.org/10.17816/ecogen17181-99>.

Поступила: 19.02.2019

Одобрена: 18.03.2019

Принята: 25.03.2019

✿ Обзор посвящен анализу молекулярных механизмов транспорта углеводов при формировании арбускулярной микоризы (АМ) — широко распространенного симбиоза наземных растений с грибами подотдела *Glomeromycotina*. В результате образования АМ-симбиоза растение получает от микосимбионта микроэлементы, главным образом фосфор, а гриб — продукты ассимиляции углерода. В связи с облигатным статусом АМ-грибов по отношению к растениям изучение механизмов транспорта сахаров в растения и между растением и симбионтом является методически сложной задачей. В обзоре перечислены механизмы транспорта углеводов в клетках листа, а также перемещения сахаров в клетках корня. Особое внимание уделено изменению спектра транспортеров при формировании арбускул, а также выявлению специфичных для АМ переносчиков. Предложены оригинальные обобщающие схемы. Рассматривается значение открытого в 2010 г. семейства двунаправленных энергонезависимых транспортеров — SWEET (Sugars Will Eventually be Exported Transporters), включающего специфичные для АМ унипортеры. Обобщены результаты активных исследований экспрессии генов, кодирующих транспортеры растений в клетках растений без АМ / с АМ с арбускулами / с АМ без арбускул. Приводятся данные о генах, кодирующих у грибов белки семейства моносахаридных транспортеров MST (Monosaccharide Transporters), некоторые из которых принимают участие в прямом транспорте сахаров из почвы во внекорневой мицелий АМ-грибов.

✿ **Ключевые слова:** арбускулярная микориза; транспорт сахаров; сахароза; глюкоза; гены транспортеров сахаров; SWEET; SUT; MST; симпласт; апопласт.

## MOLECULAR GENETIC MECHANISMS OF SUGAR TRANSPORT IN PLANTS IN THE ABSENCE AND DURING ARBUSCULAR MYCORYZA DEVELOPMENT

© A.P. Yurkov<sup>1</sup>, A.A. Kryukov<sup>1</sup>, A.O. Gorbunova<sup>2</sup>, A.M. Afonin<sup>1</sup>, A.A. Kirpichnikova<sup>2</sup>, K.S. Dobryakova<sup>3</sup>, E.M. Machs<sup>3</sup>, M.F. Shishova<sup>2</sup>

<sup>1</sup>All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology, Saint Petersburg, Russia;

<sup>2</sup>All-Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia;

<sup>3</sup>Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

For citation: Yurkov AP, Kryukov AA, Gorbunova AO, et al. Molecular genetic mechanisms of sugar transport in plants in the absence and during arbuscular mycorrhiza development. *Ecological genetics*. 2019;17(1):81-99. <https://doi.org/10.17816/ecogen17181-99>.

Received: 19.02.2019

Revised: 18.03.2019

Accepted: 25.03.2019

✿ The review is aimed to analyze molecular mechanisms of carbohydrate transport during the formation of arbuscular mycorrhiza (AM), a widespread symbiosis of plants with *Glomeromycotina* subdivision fungi. Due to AM-symbiosis, plants receive microelements, mainly phosphorus, and fungi are supplied by products of carbon assimilation. The study of sugar transport mechanisms in plants as well as between plants and symbiont is methodologically difficult because of the obligatory status of AM fungi. The mechanisms of carbohydrate transport in leaf and root cells are concerned, particular interest is paid to transporters, specific to AM structures. Several resumptive schemes are designed. SWEET family of transporters (Sugars Will Eventually be Exported Transporters), including AM-specific uniporters are reviewed. We summarize results on expression of genes encoding transporter in cells of plants without AM, in AM-plant cells with arbuscules and AM-plant cells without arbuscules. The data on genes of

MST proteins family (Monosaccharide Transporters) participating in direct transport of sugars from the soil to the foliar mycelium of AM fungi are considered.

✿ **Keywords:** arbuscular mycorrhiza; sugar transport; sucrose; glucose; sugar transporter genes; SWEET; SUT; MST; symplast; apoplast.

## ВВЕДЕНИЕ

Актуальная проблема современной биологии симбиозов заключается в выявлении механизмов симбиотической эффективности растений с грибами арбускулярной микоризы (АМ). АМ — это наиболее распространенный ризосферный симбиоз, формируемый растениями (> 92 % семейств) с грибами подотдела *Glomeromycotina* отдела *Mucoromycota* [1]. АМ распространена от альпийских лугов до тундры и пустынь, проявляя наибольшее биоразнообразие сообществ в зоне тайги [2, 3]. В настоящее время АМ активно используется при создании искусственных агросистем. Переход к биологическому земледелию невозможен без понимания механизмов формирования и развития эффективных растительно-микробных взаимодействий в пределах агроэкосистем.

По современным представлениям, именно АМ-грибы обеспечили возможность растениям занять экосистемы суши почти 0,5 млрд лет назад и тем самым сыграли ключевую роль в формировании современного облика биосферы [4]. В условиях симбиоза гриб получает от растения углеводы и жирные кислоты, причем жирных кислот — до 70 % от всего объема полученных метаболитов [5, 6], тогда как растение-хозяин получает от АМ-гриба фосфор, воду и ряд макро- и микроэлементов [3]. Таким образом, эффективность АМ-симбиоза, вероятно, во многом зависит от интенсивности транспортных процессов. Особое значение имеет транспорт метаболитов от растения к микосимбионту, который сам не способен к автотрофному питанию и лимитирован в синтезе необходимых ему органических веществ, а потому является облигатным симбионтом растений [3]. В случае нарушения углеводного метаболизма и/или транспорта его продуктов к микосимбионту растительно-микробное взаимодействие может измениться: перейти от мутуалистических отношений к паразитическим [3, 7, 8]. Выявление генов, кодирующих ферменты, участвующие в регуляции интенсивности углеводного метаболизма, а также транспортеры метаболитов растения-хозяина в АМ, будет способствовать получению новых знаний о формировании и развитии эффективного АМ-симбиоза. В обзоре представлены современные данные о состоянии исследований в области изучения углеводного обмена и транспорта метаболитов в растениях в отсутствие АМ-грибов и при их инокуляции.

## ТРАНСПОРТ САХАРОВ ИЗ НАДЗЕМНЫХ ЧАСТЕЙ РАСТЕНИЙ

В результате исследований транспорта углеводов у живых организмов в последние два десятилетия прошлого века были получены данные о целом ряде

белков, участвующих в этом процессе: транспортер β-галактозида — лактозопермеаза LacY, обнаруженная у *Escherichia coli* [9]; унипортер глюкозы человека GLUT1 (Glucose Transporter 1) [10]; натрий-глюкозный симпортер человека SGLT1 (Sodium-Glucose Linked Transporter 1) [11]; транспортер глюкозы SNF3 (Sucrose Non Fermenting 3), обнаруженный у *Saccharomyces cerevisiae* (выявлен на мутанте, не ферментирующем сахарозу) [12]; белок поглощения гексозы хлореллы HUP1 (Hexose uptake 1; предполагаемый глюкоза/H<sup>+</sup>-симпортер хлореллы) [13]; растительный симпортер сахара STP (Sugar Transport Protein), выявленный у *Arabidopsis thaliana* [14]; дрожжевой гексозный унипортер Hxt (Hexose Transporter), обнаруженный у *S. cerevisiae* [15]; растительный сахароза/H<sup>+</sup>-симпортер SUT (Sucrose Transporters) [16]. В результате развития этого направления у растений были детально описаны пути транспорта сахаров как внутри клетки, так и между различными органами [17–20]. В 2006 г. были идентифицированы тонопластные белки-антипортеры моносахаров семейства TMT (Tonoplast Monosaccharide Transporters) [21]. Позднее, в 2010 г. были обнаружены двунаправленные унипортеры сахаров семейства SWEET (Sugars Will Eventually be Exported Transporters) [22]. В 2015 г. было показано, что белок BvTST2.1 свеклы обыкновенной (*Beta vulgaris* Tonoplast-localised Sucrose Transporter 2.1) характеризуется высоким сходством аминокислотных последовательностей с членами семейства транспортеров моносахаридов тонопластов, выявленных у *A. thaliana*, на основании чего авторы переименовали эту группу белков в «тонопластные транспортеры сахаров» — TST (Tonoplast Sugar Transporters) [23]. Обобщение накопленных к настоящему времени данных позволяет предложить сводную схему синтеза и транспорта сахаров в листьях растений (рис. 1).

На рис. 1 представлена совокупность проводящих тканей — ксилемы и флоэмного комплекса, клетка мезофилла листа, в которой происходит синтез/преобразование углеводов, а также механизмы апопластного и симпластного транспорта сахаров. В световую фазу фотосинтеза на мембранах тилакоидов при участии хлорофилла энергия света преобразуется в энергию химических связей, носителями которой являются молекулы аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ, англ. ATP) и никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ, англ. NADP) (ⓐ на рис. 1). Этот процесс сопряжен с системой фотоллиза воды. В темновую фазу фотосинтеза в стромах хлоропласта в результате рабо-

ты рибулозобисфосфаткарбоксилазы (Рубиско, англ. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase / oxygenase, Rubisco) происходит фиксация углекислого газа в цикле Кальвина (у  $C_3$ -растений, ② на рис. 1), синтезируется ряд органических соединений, в том числе триозофосфат (ТФ), который либо посредством фосфат/триозофосфат-антипортера — TPT (Triose Phosphate/phosphate Translocator) [24, 25] покидает строму хлоропласта и поступает в цитозоль клеток мезофилла (③ на рис. 1), либо при нарушении оттока триоз запасается

в форме крахмала («Кра» на рис. 1). В пластидах благодаря расщеплению крахмала до глюкозы создается возможность для ее экспорта посредством пластидного транспортера глюкозы — pGlcT (pGlcT/SGB1, plastidic Glucose Transporter / Suppressor of G protein Beta1) [26, 27] в цитозоль клетки (④ на рис. 1). Возможен также транспорт мальтозы из пластида посредством хлоропластного транспортера мальтозы 1 — MEX1 (chloroplast Maltose Exporter 1; ⑤ на рис. 1) [28] в цитоплазму, а также вывод сахарозы, вероятно, по-

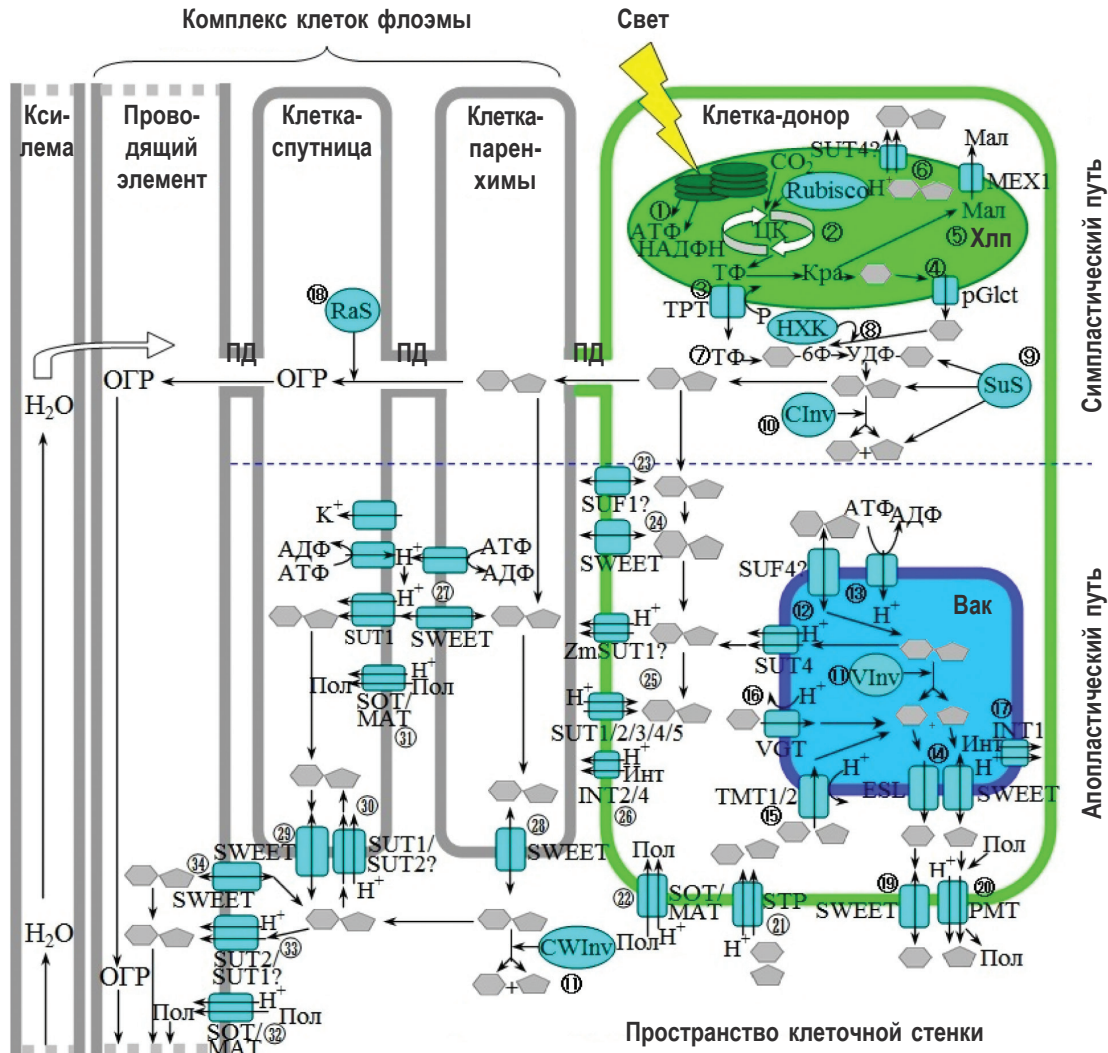


Рис. 1. Общая схема транспорта сахаров из надземных частей растений (по [17–20], с изм. и доп.). ПД — плазмодесма, Мал — мальтоза, Кра — крахмал, Хлп — хлоропласт, Rubisco — рибулозобисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа (Ribulose bisphosphate carboxylase/oxygenase), Вак — вакуоль, АТФ — аденозинтрифосфат, АДФ — аденозиндифосфат, НАДФН — восстановленная форма никотинамидадениндинуклеотидфосфата, ЦК — цикл Кальвина, Ф — неорганический ортофосфат, ТФ — триозофосфат, УДФ-● — уридиндифосфатглюкоза, ●-6Ф — глюкозо-6-фосфат, HXK — гексокиназа, ●● — сахароза, гексозы: ● — глюкоза, ● — фруктоза, ОГР — олигосахариды группы раффиноз (Raffinose Family Oligosaccharides), CInv — цитоплазматическая инвертаза (Cytosolic Invertase), VInv — вакуолярная инвертаза (Vacuolic Invertase), CWInv — инвертаза клеточной стенки (Cell Wall Invertase), Пол — полиолы, например, сорбитол и маннитол, Инт — инозитол. Для упрощения сопоставления текста и данных, представленных на рисунках, проведена сквозная нумерация переносчиков и ферментов, которая представлена цифрами в кружках; аналогичный подход использован в статьях [19, 20]

средством транспортера сахарозы 4-го типа — SUT4 (Sucrose Transporters of type 4; ⑥ на рис. 1), на мембране пластид [17].

В цитоплазме мезофилла происходит преобразование триозофосфата в глюкозо-6-фосфат и затем в уридиндифосфат-глюкозу (⑦ на рис. 1) [17], а также фосфорилирование глюкозы за счет работы фермента гексокиназы-1 (⑧ на рис. 1) [29]. Фермент HXK1 (Hexokinase 1), отвечающий, согласно современным представлениям, за восприятие и передачу метаболических сигналов, опосредует индуцированную глюкозой репрессию генов, связанных с фотосинтезом, таких как, например, ген малой субъединицы Rubisco [30, 31]. Показано, что сверхэкспрессия гена *HXK1* у арабидопсиса, томата и риса приводит к снижению роста, уменьшению содержания хлорофилла, угнетению фотосинтеза и негативно влияет на экспрессию *rbcS* [31]. Сахарозосинтаза (SuS — Sucrose Synthase) катализирует обратимую реакцию и потому участвует как в синтезе сахарозы из уридиндифосфатглюкозы и фруктозы, так и в ее катаболизме (⑨ на рис. 1) [17]. SUS — гликозилтрансфераза, как полагают, играет основную роль в обеспечении активированной формы глюкозы (UDP-глюкозы, уридиндифосфатглюкозы, англ. Uridine diphosphate glucose) при синтезе целлюлозы. У *Medicago truncatula* идентифицировано пять генов *SUS* [32]. Имеется ряд форм сахарозосинтаз (SUS), специфичных для разных тканей растений. Обычно семейство сахарозосинтаз представлено у различных растений шестью формами, сгруппированными в несколько подсемейств [33–35]. При смене стадий развития листа экспрессируются разные формы *SUS*. Синтез сахарозосинтаз усиливается в стрессовых условиях [36].

Цитоплазматическая инвертаза CInv (Cytosolic Invertase) [17] принимает участие в расщеплении сахарозы до глюкозы и фруктозы в цитоплазме клетки-донора (⑩ на рис. 1), вакуолярная инвертаза VInv (Vacuolic Invertase) [17, 18] — в вакуоли клетки-донора (⑪ на рис. 1), инвертаза клеточной стенки CWInv (Cell Wall Invertase) [17, 18] — в пространстве клеточной стенки (⑫ на рис. 1). Сахароза из вакуоли в цитоплазму мезофилла поступает посредством симпортера сахарозы SUT4 (⑬ на рис. 1), который локализован в тонопласте вакуолей мезофилла [37–39]. Отметим, что не все транспортеры из семейства SUT4 локализуются в мембране вакуоли [38]. С другой стороны, поступление сахарозы из цитоплазмы в вакуоль осуществляется, вероятно, за счет двунаправленного энергонезависимого транспортера сахарозы 4-го типа (фасилитатора, *facilitator*), обнаруженного у *Pisum sativum* и *Phaseolus vulgaris*, — SUF4 (Sucrose Facilitator 4; ⑭ на рис. 1) [17, 40]. Экспорт глюкозы из вакуоли происходит посредством представителя ERD6-подобных моносахаридных транспортеров (Early-responsive to dehydration protein 6), локализованных в тонопла-

сте — ESL1 (Early-responsive to dehydration Six-Like 1; ⑮ на рис. 1) [17, 27], а вывод фруктозы — за счет белка семейства SWEET, локализованного в тонопласте клеток мезофилла (Sugars Will Eventually be Exported Transporters; ⑯ на рис. 1) [19, 22, 41]. Поглощение глюкозы и фруктозы в вакуоль опосредовано тонопластным мембранным транспортером гексоз — TMT (Tonoplast Membrane Transporters; ⑰ на рис. 1) [17, 21], а глюкозы — вакуолярным моносахаридным транспортером — VGT (Vacuolar Glucose Transporters; ⑱ на рис. 1) [42]. Транспорт инозитола из вакуоли опосредован симпортером инозитола — INT1 (Inositol Transporter 1; ⑲ на рис. 1) [17].

Симпластический путь транспорта сахарозы из клеток мезофилла в паренхимные клетки проходит через плазмодесмы. Тем самым транспорт сахаров от клетко-доноров до клеток проводящих элементов флоэмы может быть полностью симпластическим [20]. В процессе транспорта во флоэме в клетках-спутниках посредством раффинозосинтазы — RaS (Raffinose Synthase; ⑳ на рис. 1) [18, 43] из сахарозы образуются олигосахариды группы раффиноз (ОГР) — RFO (Raffinose Family Oligosaccharides), что повышает интенсивность транспорта. Предполагается, что ОГР симпластически переносятся через плазмодесмы в проводящие элементы и поступают далее в клетки, потребляющие сахара, пока неизвестным способом [18].

Апопластический путь включает транспорт сахаров через клеточную стенку, куда глюкоза поступает из цитоплазмы в результате работы транспортера семейства SWEET (㉑ на рис. 1) [19, 22, 41], а фруктоза и полиолы — посредством симпортера моносахаров и полиолов — PMT (Polyol/Monosaccharide Transporter; ㉒ на рис. 1) [17]. Обратный транспорт глюкозы и фруктозы из пространства клеточной стенки в цитоплазму клеток мезофилла осуществляется благодаря активности STP, относящихся к группе моносахаридных транспортеров MST (Sugar Transport Protein; Monosaccharide Transporter; ㉓ на рис. 1) [17]. В транспорте полиолов участвуют транспортеры групп SOT (Sorbitol Transporter) и MAT (Mannitol Transporter) — симпортеры сорбитола и маннитола соответственно (㉔ на рис. 1) [44]. Известно 17 транспортеров SOT (㉔ на рис. 1) [20]. Транспорт сахарозы из пространства клеточной стенки в цитоплазму опосредован рядом переносчиков: вероятным переносчиком сахарозы 1-го типа — SUF1, открыт у гороха и фасоли (Sucrose Facilitator 1; ㉕ на рис. 1) [17, 40]; специфическим транспортером сахаров из семейства SWEET (㉖ на рис. 1) [19, 22, 41], а также сахароза/H<sup>+</sup>-симпортером 1-го типа — SUT1 (реже SUT2/3/4/5, которые менее изучены в сравнении с SUT1; ㉗ на рис. 1) [17]. В свою очередь инозитол поступает из цитоплазмы в пространство клеточной стенки за счет транспортеров INT2 и INT4 (Inositol Transporter 2/4; ㉘ на рис. 1) [17].



В клетках паренхимы флоэмы (27) и (28) на рис. 1) и клетках-спутниках (29) на рис. 1) происходит двунаправленный транспорт сахарозы посредством специфических транспортеров сахаров семейства SWEET [19, 22, 41], при этом сахароза поступает через апопласт в клетку-спутницу (27) на рис. 1) за счет симпортеров сахарозы 2-го типа — SUT1 (SUC2, *Sucrose transporters of type 2*) [18]. Энергия, необходимая для симпорта сахарозы, обеспечивается работой  $H^+$ -транспортной АТФазы, которая определяет градиент протонов и трансмембранный потенциал, регулируемый калиевыми каналами ( $K^+$ -каналы входящего направления) типа AKT2/3 (*Arabidopsis K<sup>+</sup>-transporter 2/3*) [18].  $H^+$ -транспортная АТФаза может быть локализована не только на плазмалемме клетки-спутницы, но и на плазмалемме клетки паренхимы [19]. Поступление сахарозы в клетки-спутницы из клеточной стенки осуществляется благодаря работе симпортеров SUT1 и, возможно, SUT2 (SUC2 и SUC3 соответственно; 30) на рис. 1) [18]. Импорт полиолов в клетки-спутницы и проводящие элементы флоэмы опосредуется симпортерами сорбитола и маннитола — SOT и MAT соответственно (31) и (32) на рис. 1) [44]. Как происходит дальнейшее распределение полиолов в клетки, потребляющие сахара, неизвестно.

На заключительном этапе апопластического пути транспорта сахароза поступает в проводящие элементы флоэмы из клеточной стенки посредством симпортеров SUT2 и, возможно, SUT1 (SUC3 и SUC2 соответственно; 33) на рис. 1) [18, 45]; двунаправленный транспорт сахарозы в проводящие элементы флоэмы и обратно в клеточную стенку возможен посредством унипортера семейства SWEET (34) на рис. 1) [19, 41]. После поступления в проводящие элементы флоэмы сахара (сахароза, глюкоза и фруктоза) доставляются к различным потребляющим органам (Sink на рис. 2) посредством тех же транспортеров: сахароза — SUT1, гексозы — MST (*Monosaccharide Transporters*) [17, 18]. От потребляющих органов в клетки-доноры сахаров (Source) поступают вода и минеральные вещества через проводящие ткани ксилемы (см. рис. 1, 2).

Можно заключить, что сахара, являясь первичными продуктами фотосинтеза, представляют собой транспортную форму углерода (сахароза и гексозы) и энергии, используются как субстраты для метаболизма углеводов, белков и липидов. Наряду с этим сахара рассматриваются в качестве регуляторных мессенджеров экспрессии генов в онтогенезе растения [17, 18, 46, 47]. Показано, что углеводный метаболизм растений при формировании АМ может существенно изменяться [48]. До 20 % фотоассимилированных растений метаболитов может поступать в АМ-гриб [48]. Тем не менее многие механизмы этого процесса до сих пор неизвестны. Возможно, это обусловлено отсутствием специфичных путей преобразования и транспор-

та ассимилятов при формировании АМ, но предполагает наличие регуляции активности генов, кодирующих транспортеры, а также белки-ферменты, которые участвуют в метаболизме сахаров [17, 49, 50]. Тем не менее это направление исследований еще недостаточно развито. Например, до сих пор слабо изучена динамика экспрессии генов, кодирующих такой белок, как Rubisco. Можно ожидать, что в ближайшее время наши представления в значительной степени расширятся в результате исследований, проводимых на транскрипционном и протеомном уровнях.

### ТРАНСПОРТ САХАРОВ В КОРНИ РАСТЕНИЙ

После рассмотрения путей транспорта сахаров по флоэме от фотоассимилирующих клеток листа к клеткам, потребляющим эти метаболиты, следует обратиться к механизмам разгрузки в клетках корня. Разгрузка флоэмных окончаний осуществляется симпластическим путем либо преимущественно симпластически с промежуточной апопластической стадией после флоэмы [51]. К сожалению, механизмы разгрузки флоэмы изучены фрагментарно и отчасти основаны на косвенных результатах или моделировании [51]. На основании анализа последних данных можно представить следующую сводную схему (рис. 2).

Симпластический путь транспорта сахарозы в корнях включает ее поступление через плазмодесмы от Source-клеток (клеток-доноров) в Sink-клетки (клетки потребители сахаров) через проводящие элементы флоэмы и далее через клетки-спутницы и паренхиму флоэмы (35) на рис. 2). Огромное значение отводится ферменту сахарозосинтазе SuS, катализирующему обратимую реакцию синтеза/распада сахарозы в клетках коры корня, потребляющих сахара (36) на рис. 2) [17, 52]. Цитоплазматическая инвертаза CInv [17] принимает участие в расщеплении сахарозы до глюкозы и фруктозы в цитоплазме клеток коры корня (37) на рис. 2); вакуолярная инвертаза VInv [17, 18] — в вакуоле (38) на рис. 2), а инвертаза клеточной стенки CWInv [17, 18] — в пространстве клеточной стенки (39) на рис. 2).

После расщепления сахарозы инвертазой в цитоплазме (37) на рис. 2) полученная глюкоза может идти на синтез глюкозо-6-фосфата посредством гексокиназы НХК с преобразованием в глюкозо-1-фосфат в результате работы фосфоглюкомутазы PGM, а затем в аденозиндифосфатглюкозу посредством аденозиндифосфат-глюкопирофосфориллазы, которая далее может транспортироваться в амилопласты посредством белка ВТ1, который кодируется геном *BT1 (Brittle1)* у *Zea mays* (40) на рис. 2) [55, 56]. Аденозиндифосфатглюкоза также может быть получена в амилопластах из глюкозо-1-фосфата посредством аденозиндифосфатглюкопирофосфориллазы (41) на рис. 2) [47, 56]. Аденозиндифосфатглюкоза принимает участие в синтезе крахмала под

действием ряда ферментов, таких как крахмал-синтаза SS (*Starch Synthase*), фермента ветвления крахмала SBE (*Starch Branching Enzyme*) и фермента, расщепляющего амилопектин, SDE (*Starch Debranching Enzyme*) [47]. При необходимости в амилопластах крахмал расщепляется амилазами AMY (*Amylase*) до гексоз, которые в свою очередь подвергаются фосфорилированию гексокиназой HXK с синтезом глюкозо-6-фосфата. В расщеплении крахмала может принимать участие целый ряд ферментов, например альфа-амилаза и бета-амилаза, предельная декстриназа и мальтаза [56]. Глюкозо-6-фосфат может быть обратимо превращен

в глюкозо-1-фосфат посредством фосфоглюкомутазы PGM (*Phosphoglucomutase*) [47].

Глюкозо-6-фосфат пока неизвестным способом поступает в цитоплазму клеток, потребляющих сахара (42 на рис. 2) [18]. Возможно, сахара выводятся из амилопластов в цитоплазму в форме глюкозо-6-фосфата посредством того же транспортера (43 на рис. 2) [47], с помощью которого происходит и поступление глюкозо-6-фосфата из цитоплазмы в амилопласт (42 на рис. 2) [47, 54]. Переносчик глюкозо-6-фосфата GPT (*Glucose 6-Phosphate Transporter*; кодируется, например, у *Vitis vinifera* геном *VvGPT1*) [54] семей-

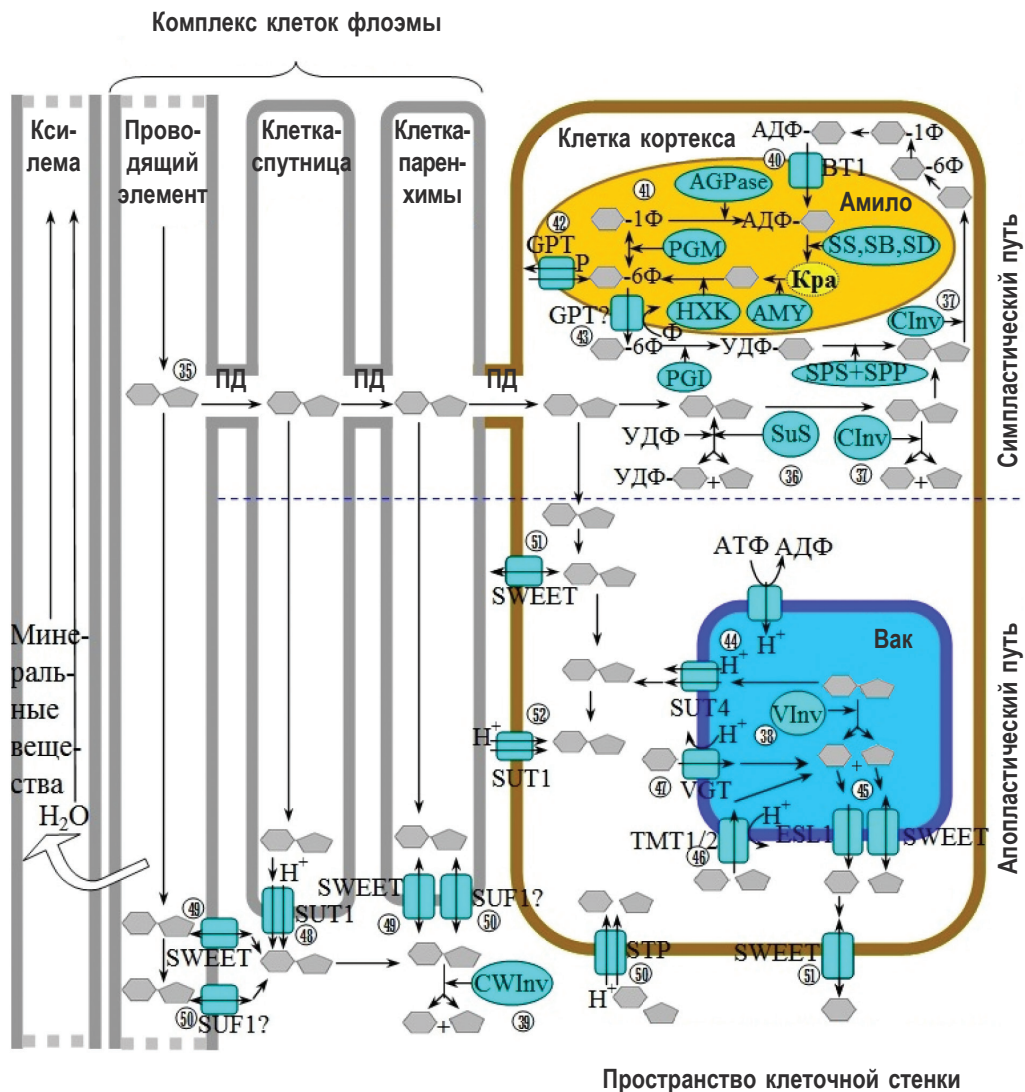


Рис. 2. Схема транспорта сахаров в клетках корня растения без AM-симбиоза (по [17, 18, 20, 47, 50, 52–54], с изм. и доп.). Амило — амилопласт (*Amyloplast*), ●-1P — глюкозо-1-фосфат, ADP-● — аденозиндифосфатглюкоза (*Adenosine diphosphate Glucose*), AGPase — аденозиндифосфатглюкопирифосфориллаза (*ADP-Glucosylphosphorylase*), PGM — фосфоглюкомутаза (*Phosphoglucomutase*), SS — крахмал-синтаза (*Starch Synthase*), SB — фермент ветвления крахмала (*Starch Branching enzyme*), SD — фермент, расщепляющий амилопектин (*Starch Debranching enzyme*), AMY — амилазы (*Amylases*), PGI — фосфоглюкоизомераза (*Phosphoglucose Isomerase*), SPS — сахарозофосфатсинтаза (*Sucrose-phosphate Synthase*), SPP — сахарозофосфатфосфатаза (*Sucrose-phosphate Phosphatase*). Остальные сокращения см. в подписи к рис. 1

ства MST (Monosaccharide Transporters) является фосфатзависимым антипортером [53, 56]. К сожалению, идентифицированный ранее переносчик, транспортирующий глюкозо-1-фосфат из цитозоля в амилопласт и обратно (42 на рис. 2) [47], не описан в других работах [56]. Предполагают, что как в хлоропластах, так и в амилопластах могут быть обнаружены белки транспорта глюкозы и мальтозы — pGlcT и MEX соответственно [56], но доказательств пока не найдено. В цитоплазме глюкозо-6-фосфат под действием фосфоглюкозоизомеразы PGI (Phosphoglucose isomerase) может быть обратимо превращен в уридиндифосфатглюкозу, которая наряду с фруктозо-6-фосфатом принимает участие в синтезе сахарозы под действием фермента сахарозофосфатсинтазы SPS (Sucrose-phosphate synthase) с последующим отщеплением фосфата посредством сахарозофосфатфосфатазы SPP (Sucrose-phosphate Phosphatase) [47].

Сахароза из вакуоли в цитоплазму поступает посредством симпортера сахарозы 4-го типа SUT4 (44 на рис. 2) [37–39]. Необходимый градиент протонов генерируется тонопластной  $H^+$ -транспортирующей АТФазой [19]. Экспорт глюкозы из вакуоли осуществляется посредством тонопластного моносахаридного транспортера ESL1 (45 на рис. 2) [17, 27], а фруктозы — за счет белка семейства SWEET, локализованного в тонопласте (45 на рис. 2) [19, 22]. Транспорт глюкозы и фруктозы в вакуоль опосредован тонопластным мембранным транспортером гексоз TMT1 или TMT2 (46 на рис. 2) [17, 21], а одной глюкозы — также посредством вакуолярного моносахаридного транспортера VGT (47 на рис. 2) [42].

Апопластический транспорт сахарозы происходит с помощью симпортера сахарозы 2-го типа SUT1 (48 на рис. 2; локализованного на мембране клеток флоэмы — клеток-спутниц) [18, 57]. Двухнаправленный транспорт сахарозы из проводящих элементов флоэмы, из паренхимы флоэмы и обратно в апопласт возможен благодаря специфическим транспортерам сахаров семейства SWEET (49 на рис. 2) [19, 41], а также, вероятно, благодаря фасилитаторам (энергонезависимые двухнаправленные транспортеры) сахарозы SUF1 (50 на рис. 2) [19, 40]. Однако точная локализация этих белков установлена только в семенах [40]. Из клеточной стенки сахароза поступает в клетки коры корня, потребляющие сахара, посредством фасилитаторов семейства SWEET (51 на рис. 2) [19, 22, 41], а также в результате работы  $H^+$ -зависимого симпортера SUT1 (52 на рис. 2) [17, 18]. Доставка гексоз в клетки коры корня может осуществляться посредством транспортеров семейства STP (53 на рис. 2; например, симпортера гексоз — VvHT1, *Vitis vinifera* Hexose Transporter 1) [19, 58], а также транспортеров гексоз семейства SWEET (54 на рис. 2) [19, 41].

## ТРАНСПОРТ САХАРОВ В СИМБИОТИЧЕСКИХ СТРУКТУРАХ КЛЕТОК КОРНЕЙ РАСТЕНИЙ С ГРИБОМ АРБУСКУЛЯРНОЙ МИКОРИЗЫ

Взаимодействие растений с АМ-грибами приводит к перераспределению питательных веществ в корнях, формированию новых симбиотических органов, таких как, например, арбускулы — впячивания плазмалеммы растения в растительную клетку в месте проникновения гифов АМ-гриба (плазмалемму в арбускуле называют периабускулярной мембраной — ПАМ), и последующим множественным ветвлениям ствола арбускулы с формированием между ПАМ и арбускулярной мембраной (АрМ = ArM, Arbuscule Membrane) с клеточной стенкой арбускулы (КАС = ACW, Arbuscule Cell Wall) нового интерфейса взаимодействия партнеров АМ-симбиоза — периабускулярного пространства (ПАП), образованного на месте клеточной стенки растения-хозяина (рис. 3). В ходе развития АМ-симбиоза происходит транспорт питательных веществ от растения к АМ-грибу, в частности органических кислот, липидов и сахаров. Передача продуктов фотосинтеза растений симбиотическому партнеру предполагает участие транспортеров сахаров ряда семейств, основными из которых являются SWEET, SUT и MST. В настоящее время известны функции и локализация не всех транспортеров и, согласно данным транскрипционных профилей, не все транспортеры обнаружены [50].

Специфичность транспортных процессов в условиях АМ анализируют в клетках с арбускулами и без них [60]. Показано, что основной транспорт сахаров у *Solanum tuberosum* от растения-хозяина к АМ-грибу *Rhizophagus irregularis* происходит за счет фасилитаторов сахарозы и глюкозы — StSWEET12a и StSWEET7a соответственно (55 на рис. 3) [50, 61], работающих на ПАП и транспортирующих сахара из цитоплазмы в ПАП и обратно. Транспорт глюкозы через АрМ из ПАП в арбускуле осуществляется посредством грибного транспортера моносахаров RiMST2 (*R. irregularis* Monosaccharide Transporter 2, 56 на рис. 3) [50, 61–63] либо в результате работы GpMST1 (*Geosiphon pyriformis* Monosaccharide Transporter 1) [64]. Транспорт сахарозы через АрМ, возможно, происходит посредством грибного транспортера сахарозы RiSUC1 (*R. irregularis* SUCrose transporter 1, информация о транскрипте доступна по ссылке: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/puccore/HQ848966>; 56 на рис. 3), однако RiSUC1 слабо изучен и только одной группой авторов [62]. Далее сахар транспортируется по внутрикорневому мицелию в виде гликогена во внекорневой мицелий АМ-гриба (рис. 3) [50, 52]. Содержание сахаров в цитоплазме клеток коры корня регулируется их переносом из вакуоли тонопластными переносчиками, к которым относятся сахарозный симпортер SUT4 и глюкозный фасилитатор StSWEET2c (57 на рис. 3) [50]. Отток излишних сахаров из периа-



бускулярного пространства регулируется растением-хозяином посредством сахарозного симпортера SISUT2 (*Solanum lycopersicum* Sucrose Transporter 2; 58 на рис. 3) [49, 50, 63, 65] и гексозного симпортера STP (59 на рис. 3) [18, 50].

Следует отметить и иной путь поступления углеродсодержащих метаболитов в ткани АМ-гриба от растения-хозяина. К нему относится образование из гексоз ряда жирных кислот (с 16 атомами углерода), которые синтезируются через синтазную систему жирных кислот (FAS, Fatty Acid System) и высвобождаются из FAS с помощью тиоэстераз [52]. Пальмитиновая кислота (C16:0) превращается в 2-моноацилглицерол (2-MAG) посредством RAM2 (ген *RAM2* кодирует глицерол-3-фосфатацилтрансферазу) [52]. Экспорт липидов в периабускулярное пространство обеспечивается путем переноса 2-MAG через ПАМ с помощью белков STR1 и STR2 (stunted arbuscule transporters) [52, 66]

из семейства гетеродимерных АВС-транспортеров (АТФ-Binding Cassette) [66], локализованных на периабускулярной мембране (59 на рис. 3) [52]. Далее липиды транспортируются неизвестными грибными переносчиками на АрМ (60 на рис. 3) [52], а во внутрикорневом мицелии 2-MAG может быть преобразован в триацилглицерол (ТАГ), который, в свою очередь, транспортируется во внекорневую мицелий (см. рис. 3).

Апопластический путь транспорта сахаров осуществляется как до клеток с АМ, так и без АМ-гриба за счет транспортеров гексоз семейства SWEET (61 на рис. 3) [19, 41]. Однако можно полагать, что существуют специфические фасилитаторы этого семейства для АМ-симбиоза. Кандидатами на специфический транспорт сахарозы и глюкозы у *S. tuberosum* через плазмалемму клеток коры корня, содержащих арбускулы, являются StSWEET12a и StSWEET7a соответственно (62 на рис. 3) [50, 61]. При этом секретри-

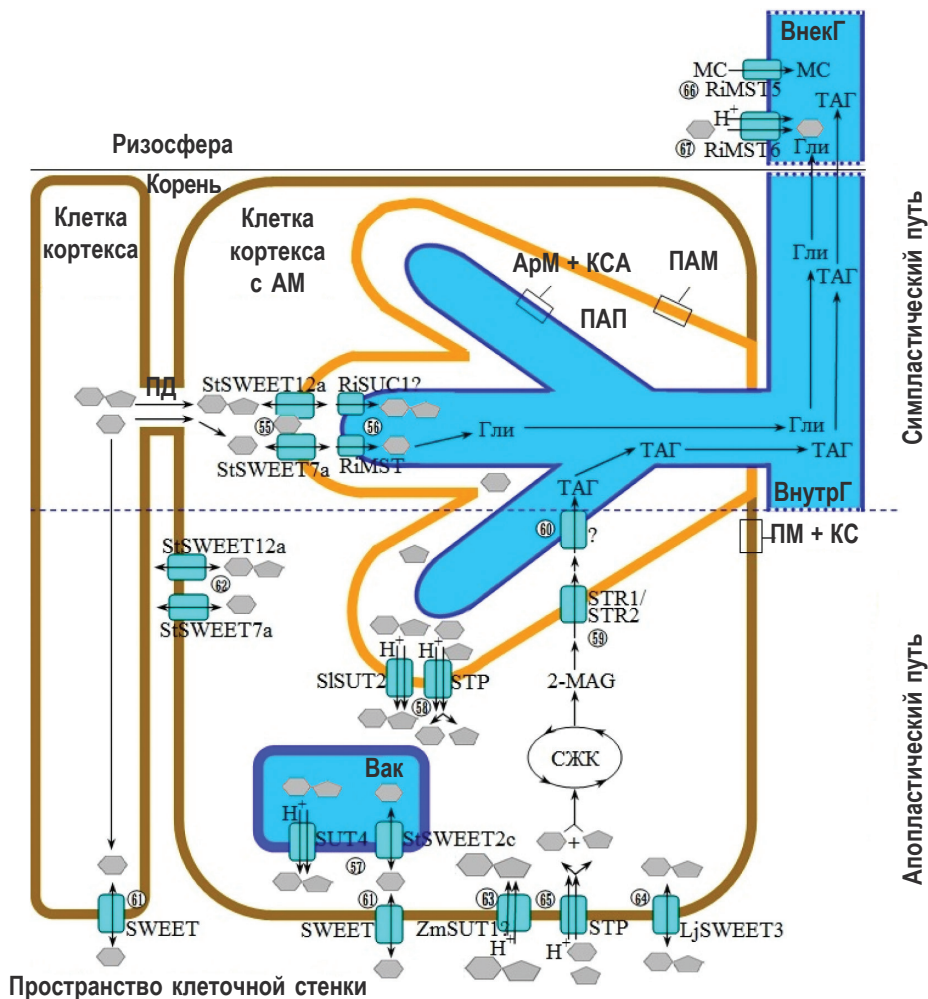


Рис. 3. Схема транспорта сахаров в корнях АМ-растения с арбускулами (по [18, 50, 52, 59], с изм. и доп.). ПМ + КС — плазмалемма и клеточная стенка клетки коры корня, ПАМ — периабускулярная мембрана, ПАП — периабускулярное пространство, АрМ + КСА — мембрана арбускулы и клеточная стенка арбускулы, ВнутрГ — межклеточная внутрикорневая гифа АМ-гриба, ВнеГ — внекорневая гифа АМ-гриба, СЖК — синтазная система жирных кислот, 2-MAG — 2-моноацилглицерол (2-Monoacylglycerol), ТАГ — триацилглицерол, Гли — гликоген, MC — моносахариды. Остальные сокращения см. в подписи к рис. 1



руемые AM-грибами эффекторы либо непосредственно активируют экспрессию генов *SWEET*, либо косвенно — через активацию факторов транскрипции [67]. Транспорт сахарозы в клетки с арбускулами может осуществляться и иначе: у *Z. mays* — посредством неспецифического симпортера ZmSUT1 (63 на рис. 3) [17, 57], а у *Lotus japonicus* — с участием специфического фасилитатора LjSWEET3 (64 на рис. 3) [50]. Транспорт гексоз в клетки с арбускулами реализуется симпортером STP (65 на рис. 3) [18, 50].

Несмотря на то что обзор нацелен на обобщение данных о транспорте углеводов между растением-хозяином и грибом AM, затронем еще один вопрос. Возможно ли поступление сахаров во внекорневую мицелий AM-гриба напрямую из почвы, куда они экскретируются растениями? За более чем 100-летнюю историю развития исследований физиологии AM-грибов ученые не смогли дать точного ответа на этот вопрос. Полагают, что AM-грибы являются облигатными симбионтами растений, так как они не способны к сапротрофному питанию и поглощению из почвы важных для их развития органических веществ, в частности сахаров [3]. Однако в конце 1990-х гг. было высказано предположение, что, поглощая углеродсодержащие соединения из почвы, гриб контролирует транспорт углеводов в растительно-микробной системе [68]. Однако эта гипотеза не нашла подтверждения в дальнейших исследованиях. Современная точка зрения заключается в том, что именно растение-хозяин контролирует поступление сахаров в AM-гриб, регулируя работу сахарозного симпортера SISUT2 [49, 50, 63, 65] и гексозного симпортера STP [18, 50]. Методом ядерно-магнитного резонанса было показано, что AM-гриб получает сахара внутрикорневым мицелием в форме гексоз: главным образом в виде глюкозы, в меньшей степени — в виде фруктозы, но не было выявлено, что AM-гриб способен получать сахарозу [69]. Это согласуется с гипотезой обязательной биотрофии — облигатным статусом AM-грибов по отношению к растению-хозяину, а также необходимостью транспортировать сахар от растения через внутрикорневую мицелий во внекорневые гифы AM-гриба. Предполагается, что местом получения AM-грибами углерода являются как арбускулы, так и межклеточные гифы [3, 70, 71], а сопряженный транспорт фосфатов локализован главным образом в периарбускулярном пространстве [72]. Полагают, что межклеточные гифы также могут быть наиболее важным местом углеводного обмена [62].

Первый симпортер глюкозы грибной природы — GrMST1 (*Geosiphon pyriformis* Monosaccharide Transporter 1) был обнаружен в 2006 г. [64]. В 2011 г. у *R. irregularis* выявили и исследовали работу транспортеров RiMST2, RiMST3 и RiMST4 [62]. Оказалось, что внекорневой мицелий AM-гриба способен активно поглощать не только глюкозу, но и ксилозу. Следовательно, моносахариды, полученные внекорневыми гифами, также могут быть источником углерода

для AM-грибов. Предполагаемый переносчик моносахаридов *Glomus intraradices* GiMST2 (RiMST2, на основании того, что штамм DAOM № 181602 *G. intraradices* = *Rhizophagus irregularis*, по данным <https://www.uniprot.org/taxonomy/747089>) характеризуется интенсивной и специфической экспрессией в клетках с арбускулами, а RiMST4 — во внекорневом мицелии [62], хотя дальнейшие эксперименты не подтвердили преимущественную экспрессию RiMST4 во внекорневом мицелии [59]. Особого внимания заслуживает проведенный в 2016 г. анализ транспортеров RiMST2, RiMST3, RiMST4, RiMST5, RiMST6 на таких растениях, как *Medicago truncatula*, *Sorghum bicolor* и *Populus trichocarpa* [59]. Авторы впервые открыли транспортеры RiMST5 и RiMST6, которые способны принимать участие в транспорте сахаров из почвы во внекорневой мицелий AM-гриба. RiMST5 является высокоаффинным переносчиком моносахаридов (66 на рис. 3) [50, 59], а RiMST6 — специфичным для глюкозы высокоаффинным симпортером. Оба транспортера позволяют импортировать сахара AM-грибам из почвы непосредственно внекорневым мицелием (67 на рис. 3) [50, 59]. Выявление этой группы транспортеров позволит пересмотреть подходы к поддержанию аксеничной культуры AM-грибов — возможности их роста без растения-хозяина. Необходим поиск новых рабочих гипотез для обоснования причин облигатного статуса AM-грибов по отношению к растению.

#### РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТРАНСПОРТЕРЫ САХАРОВ ПРИ РАЗВИТИИ AM-СИМБИОЗА

Следует отметить, что многие транспортеры детально изучены на таком модельном растении, как *A. thaliana*. Однако оно не относится к группе растений, образующих AM-симбиоз в естественных условиях (только в некоторых искусственно созданных условиях) [73], поэтому изучение углеводного метаболизма в AM-симбиозе на данном растении не совсем корректно. В связи с этим мы будем анализировать транспортеры видов растений, образующих AM, с учетом их гомологии с транспортерами *A. thaliana*. К видам-микоризообразователям относится такое распространенное модельное растение, как люцерна усеченная (*Medicago truncatula*); также новым объектом для исследований AM может стать селектированная авторами обзора сильно микотрофная люцерна хмелевидная (*Medicago lupulina*) [74]. Анализ литературных данных дает возможность заключить, что многие растительные транспортеры сахаров не обладают специфичностью для AM, кроме недавно открытых двусторонних унипортеров семейства SWEET [22, 61]. Перспективные для изучения транспортеры растений у видов, образующих AM, представлены в таблице.

Растительные транспортеры сахаров относятся к трем ключевым семействам — SUT (SUC),

MST (включая подсемейства STP, TMT, PMT, VGT, pGlt/SGB1, ESL, INT) и SWEET, а также ряду других, например, SUF и MEX (см. табл., рис. 1–3).

У *M. truncatula* выявлено шесть *SUT*-генов [49], образующих три клады *SUT* (клады I, II и IV) [49], аналогично у *A. thaliana* 9 генов (*AtSUT1* — *AtSUC2*, *AtSUC1*, *AtSUC5*, *AtSUC6*, *AtSUC7*, *AtSUC8*, *AtSUC9*; *AtSUT2* = *AtSUC3*; *AtSUT4* = *AtSUC4*) также образуют три клады *SUT* [49, 77]. Следует отметить, что существуют негомологичные им *SUT*-гены третьей клады у растений других видов, например, *OsSUT3* — у *Oryza sativa* и *ZmSUT3* — у *Z. mays*. В то же время количество генов *SUT* у некоторых видов может быть существенно больше, например, имеется ген *OsSUT5* у *O. sativa*, гены *ZmSUT5*, *ZmSUT6* — у *Z. mays* [49]. У *M. truncatula* наибольший интерес вызывает ген *MtSUT4-1*, который кодирует белок транспортера сахара *SUT4*, активно накапливающийся в клетках с арбускулами и в клетках листьев, локализованный в тонопласте и принимающий участие в переносе сахарозы из вакуоли в цитоплазму [79]. С другой стороны, *MtSUT1-3*, *MtSUT2*, *MtSUT4-1* и *MtSUT4-2* экспрессируются на сходном уровне в листьях и корнях, *MtSUT1-1* характеризуется 20-кратным увеличением накопления транскрипта в листьях по сравнению с корнями [49]. Это указывает на существенную роль *MtSUT1-1* в транспорте сахарозы в надземных частях растений люцерны, в то же время *MtSUT4-1* работает в основном в корнях. Исходя из анализа уровня экспрессии, наиболее важными в развитии

АМ с точки зрения транспорта сахаров можно считать следующие гены:

- 1) ген тонопластного сахарозного симпортера *MtSUT4-1* у *M. truncatula* в АМ-корнях [49];
- 2) ген сахарозного симпортера *MtSUT1-1* у *M. truncatula* в листьях, белок работает на плазматической мембране клетки мезофилла [49];
- 3) ген сахарозного симпортера *SisSUT2* у *S. lycopersicum* (⊗ на рис. 3) [49, 50, 63, 65], регулирует отток излишних сахаров из ПАП;
- 4) ген сахарозного симпортера *ZmSUT1* у *Z. mays* (⊗ на рис. 3) [17, 57], белок работает на ПМ.

К протонзависимым симпортерам относят *SUT*, *STP* (из *MST*), *PMT* (из *MST*), *INT* (из *MST*), к протонзависимым антипортерам — *TMT* (из *MST*) и *VGT* (из *MST*). Унипортерами являются *MEX*, *pGlt/SGB1* (из *MST*), *ESL* (из *MST*), а двунаправленными унипортерами (фасилитаторами) — *SUF* и *SWEET* (к семейству *MST* не принадлежат). Семейство генов *SUF* (фасилитаторы) включает гомологи генов семейства *SUT* (симпортеры), но, как видно, функционально значительно отличается от *SUT*. В то же время белки *SUF* — это аналоги *SWEET*-белков: имеют сходство по функциональным характеристикам, но различаются по происхождению. Гены *PsSUF1*, *PsSUF4* и *PvSUF1*, *PvSUF4* обнаружены пока только у двух видов — *P. sativum* и *P. vulgaris* соответственно [17, 40]. Для выявления их значимости в углеводном метаболизме растений требуется дальнейший поиск генов данной группы у других видов растений.

Таблица 1

### Некоторые гены-транспортеры сахаров у растений, образующих арбускулярную микоризу

Ген интереса	Гомологи гена	Семейство*	Растение	Источник
<i>MtSUT1-1</i>	<i>AtSUT1</i> (включая <i>AtSUC2</i> )	Симпортер сахарозы семейства <i>SUT</i>	<i>Medicago truncatula</i>	[49]
<i>MtSUT1-2</i>			<i>Glycine max</i>	[75]
<i>MtSUT1-3</i>			<i>Pisum sativum</i>	[40]
<i>GmSUT1</i>			<i>Vicia faba</i>	[76]
<i>PsSUT1</i>			<i>M. truncatula</i>	[49]
<i>VtSUT1</i>			<i>Oryza sativa</i>	[38, 49, 77]
<i>MtSUT2</i>			<i>M. truncatula</i>	[49]
<i>OsSUT3</i>	<i>ZmSUT3</i> , нет гомологии с генами <i>A. thaliana</i>		<i>M. truncatula</i>	[49]
<i>MtSUT4-1</i>	<i>AtSUT4</i> (= <i>AtSUC4</i> )		<i>M. truncatula</i>	[49]
<i>MtSUT4-2</i>			<i>M. truncatula</i>	[49]
<i>ZmSUT5</i>	<i>OsSUT5</i> , нет гомологии с генами <i>A. thaliana</i>		<i>Zea mays</i>	[38, 49, 77]
<i>PsSUF1</i>	<i>AtSUT1</i>	Двунаправленный унипортер (фасилитатор) сахарозы семейства <i>SUF</i>	<i>Pisum sativum</i>	[40, 49]
<i>PsSUF4</i>	<i>AtSUT4</i>		<i>Pisum sativum</i>	[40, 49]
<i>MEX</i> -гены пока не изучены у АМ-видов	<i>AtMEX1</i>	Унипортер мальтозы <i>MEX</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i>	[19, 28]

Продолжение табл. 1

Ген интереса	Гомологи гена	Семейство*	Растение	Источник
<i>MtSWEET1a</i> = <i>Medtr1g029380</i>	<i>AtSWEET1</i>	Двунаправленный унипортер сахаров семейства SWEET	<i>M. truncatula</i>	[78]
<i>MtSWEET1b</i> = <i>Medtr3g089125</i>				
<i>MtSWEET2a</i> = <i>Medtr8g042490</i>	<i>AtSWEET2</i>			
<i>MtSWEET2b</i> = <i>Medtr2g073190</i>				
<i>MtSWEET2c</i> = <i>Medtr6g034600</i>				
<i>MtSWEET3a</i> = <i>Medtr3g090940</i>	<i>AtSWEET3</i>			
<i>MtSWEET3b</i> = <i>Medtr3g090950</i>				
<i>MtSWEET3c</i> = <i>Medtr1g028460</i>				
<i>MtSWEET4</i> = <i>Medtr4g106990</i>	<i>AtSWEET4</i>			
<i>MtSWEET5a</i> = <i>Medtr6g007610</i>	<i>AtSWEET5</i>			
<i>MtSWEET5b</i> = <i>Medtr6g007637</i>				
<i>MtSWEET5c</i> = <i>Medtr6g007623</i>				
<i>MtSWEET5d</i> = <i>Medtr6g007633</i>				
<i>MtSWEET6</i> = <i>Medtr3g080990</i>	<i>AtSWEET6</i>			
<i>MtSWEET7</i> = <i>Medtr8g099730</i>	<i>AtSWEET7</i>			
<i>MtSWEET9a</i> = <i>Medtr5g092600</i>	<i>AtSWEET9</i>			
<i>MtSWEET9b</i> = <i>Medtr7g007490</i>				
<i>MtSWEET11</i> = <i>Medtr3g098930</i>	<i>AtSWEET10</i>			
<i>MtSWEET12</i> = <i>Medtr8g096320</i>				
<i>MtSWEET13</i> = <i>Medtr3g098910</i>	<i>AtSWEET13</i>			
<i>MtSWEET14</i> = <i>Medtr8g096310</i>	<i>AtSWEET14</i>			
<i>MtSWEET15a</i> = <i>Medtr2g007890</i>	<i>AtSWEET15</i>			
<i>MtSWEET15b</i> = <i>Medtr5g067530</i>				
<i>MtSWEET15c</i> = <i>Medtr7g405730</i>				
<i>MtSWEET15d</i> = <i>Medtr7g405710</i>				
<i>MtSWEET16</i> = <i>Medtr2g436310</i>	<i>AtSWEET16</i>			

Продолжение табл. 1

Ген интереса	Гомологи гена	Семейство*	Растение	Источник
<i>Mtst1</i>	<i>AtSTP1</i>	Симпортер моносахаридов подсемейства STP семейства MST	<i>M. truncatula</i>	[17]
<i>Medtr4g091370</i>				
<i>Medtr4g090600</i>				
<i>Medtr3g008160</i>	<i>AtSTP3</i>			
<i>Medtr3g008170</i>				
<i>Medtr1g038630</i>	<i>AtSTP4</i>			
<i>Medtr5g082540</i>				
<i>Medtr3g093010</i>				
<i>Medtr3g007910</i>				
<i>Medtr3g023480</i>				
<i>Medtr5g041550</i>				
<i>Medtr3g093060</i>				
<i>CAD31121</i>	<i>AtSTP5</i>			
<i>Medtr5g094760</i>	<i>AtSTP7</i>			
<i>Medtr4g116770</i>				
<i>Medtr4g116800</i>				
<i>Medtr5g006070</i>	<i>AtSTP13</i>			
<i>MtHext1</i>				
<i>Medtr1g104750</i>				
<i>Medtr1g104770</i>				
<i>Medtr8g103010</i>	<i>AtSTP14</i>			
<i>Medtr6g087040</i>				
<i>Medtr8g102860</i>				
<i>Medtr3g118530</i>	<i>TMT2</i> у <i>A. thaliana</i>	Антипортер моносахаридов подсемейства TMT семейства MST	<i>M. truncatula</i>	[17]
<i>Medtr3g116060</i>				
<i>Medtr5g024740</i>	<i>TMT3</i> у <i>A. thaliana</i>			
<i>Medtr5g044910</i>				
<i>Medtr8g073100</i>				
<i>Medtr2g013310</i>	<i>AtPMT4</i>	Симпортер моносахаридов и полиолов подсемейства PMT семейства MST	<i>M. truncatula</i>	[17]
<i>Medtr6g007340</i>				
<i>Medtr4g071950</i>	<i>AtPMT5</i>			
<i>Medtr4g072030</i>				
<i>Medtr3g116240</i>				
<i>MtC00740</i>				
<i>Medtr6g088450</i>	<i>AtPMT3</i>			
<i>Medtr8g103500</i>				
<i>Medtr8g077890</i>	<i>AtPMT6</i>			
<i>Medtr5g075300</i>				
<i>Medtr5g019870</i>				
<i>Medtr4g077770</i>	<i>VGT2</i> у <i>A. thaliana</i>	Антипортер моносахаридов подсемейства VGT семейства MST	<i>M. truncatula</i>	[17]
<i>Medtr4g064820</i>	<i>VGT1</i> у <i>A. thaliana</i>			



Окончание табл. 1

Ген интереса	Гомологи гена	Семейство*	Растение	Источник
<i>Medtr1g116830</i>	<i>INT1</i> у <i>A. thaliana</i>	Симпортер инозито-ла подсемейства INT семейства MST	<i>M. truncatula</i>	[17]
<i>Medtr1g116660</i>				
<i>Medtr1g116650</i>				
<i>Medtr3g084110</i>				
<i>Medtr7g005910</i>				
<i>Medtr2g048720</i>	<i>INT2</i> у <i>A. thaliana</i>			
<i>Medtr5g077580</i>				
<i>Medtr2g049020</i>				
<i>Medtr2g026140</i>	<i>INT3</i> у <i>A. thaliana</i>			
<i>Medtr2g026160</i>				
<i>Medtr7g082270</i>	<i>pGlcT</i> у <i>A. thaliana</i>	Унипортер глюкозы подсемейства pGlcT/SGB1 семейства MST	<i>M. truncatula</i>	[17, 27]
<i>Medtr6g087910</i>	<i>At1g67300</i>			
<i>Medtr3g080240</i>	<i>At1g05030</i>			
<i>Medtr8g077310</i>	<i>At1g19450</i>	Унипортер глюкозы подсемейства ESL семейства MST	<i>M. truncatula</i>	[17]
<i>Medtr5g020270</i>				
<i>Medtr8g077300</i>				
<i>MtC20248</i>				
<i>Medtr7g113960</i>	<i>At1g54730</i>			
<i>Medtr7g113970</i>				
<i>Medtr4g118610</i>	<i>At5g18840</i>			
<i>Medtr2g020710</i>				

Примечание. Семейство\* — указаны следующие сокращения семейств и подсемейств транспортеров:

- активные сахараза/Н<sup>+</sup>-симпортеры семейства SUT — Sucrose Transporters (синоним — SUC, SUCrose transporters);
- двунаправленные энергонезависимые унипортеры сахарозы семейства SUF (Sucrose Facilitators, фасилитаторы 1-го и 4-го типов), открытые у растений образующих АМ — *Pisum sativum* и *Phaseolus vulgaris*;
- хлоропластные унипортеры мальтозы семейства MEX (chloroplast Maltose Exporters);
- семейство моносахаридных транспортеров MST (Monosaccharide Transporters) [27], включающее семь подсемейств:
  - Н<sup>+</sup>-симпортеры моносахаридов подсемейства STP (Sugar Transport Proteins),
  - тонопластные Н<sup>+</sup>-антипортеры моносахаридов подсемейства TMT (Tonoplast Membrane Transporters),
  - вакуолярные Н<sup>+</sup>-симпортеры моносахаридов и полиолов подсемейства PMT (Polyol/Monosaccharide Transporters),
  - вакуолярные Н<sup>+</sup>-антипортеры моносахаридов подсемейства VGT (Vacuolar Glucose Transporters),
  - Н<sup>+</sup>-симпортеры инозитола подсемейства INT (Inositol Transporter),
  - энергонезависимые унипортеры глюкозы подсемейства pGlcT/SGB1 (plastidic Glucose transporter / Suppressor of Gprotein Beta 1) [27],
  - тонопластный унипортер глюкозы подсемейства ESL (Early-responsive to dehydration Six-Like) ERD6-подобных моносахаридных транспортеров;
- двунаправленные энергонезависимые унипортеры семейства SWEET — Sugars Will Eventually be Exported Transporters.

У *M. truncatula* имеется 62 *MST*-гена, включая 23 *STP*, 5 *TMT*, 11 *PMT*, 2 *VGT*, 3 *pGlct/SGB1*, 8 *ESL*, 10 *INT* [17]. Как видно, наиболее распространенными являются *STP*-белки, функционирующие как симпортеры  $H^+$ /гексозы, локализованные на плазматической мембране, многие из которых имеют низкую специфичность по отношению к субстрату с наибольшим сродством к глюкозе [80–82]. Гомология *MST*-генов *M. truncatula* с генами *A. thaliana* представлена в таблице. Количество генов *MST*-семейства у разных видов растений также варьирует (например, 53 *MST*-гена у *A. thaliana*, 59 — у *Vitis vinifera*, 68 — у *O. sativa*) [17]. Объединение этих генов в семейство *MST* условно, так как функционально данное семейство включает как симпортеры, антипортеры, так и унипортеры. Анализ литературы показал, что все известные гены *SUT*, *MST*, *MEH* не специфичны для АМ-симбиоза. В развитии АМ с точки зрения транспорта сахаров и высокого уровня экспрессии генов-транспортеров семейства *MST* следует выделить ген гексозного симпортера *STP*, регулирующий отток излишних сахаров из ПАП — белок работает на ПАМ (Ⓢ на рис. 3) [50] и ПМ (Ⓢ на рис. 3) [50].

Единственным известным сейчас семейством транспортеров, в котором согласно современным представлениям могут быть выявлены гены, специфичные для развития АМ-симбиоза, является семейство *SWEET*, которое было впервые обнаружено Л.К. Ченем и др. [22]. Локализация белков, кодируемых *SWEET*-генами, в клетках с АМ представлена на рис. 3. Следует отметить высокую вариабельность функций белков *SWEET*: часть из них работают как двусторонние энергонезависимые унипортеры для моносахаридов, а часть — для сахарозы (см. рис. 1–3). Функциональность всех *SWEET*-транспортеров зависит от доменной структуры кодирующих их генов [83]. *SWEET*-переносчики филогенетически можно разделить на четыре клады: белки I и II клады преимущественно транспортируют гексозы, в то время как белки III и IV клады — сахарозу и фруктозу соответственно [22, 83, 84]. *SWEET*-белки играют важную роль в ряде процессов: в развитии АМ, созревании пыльцы и процессах старения растений [22, 61], а также в отклике на биотические и абиотические стресс-факторы [22, 83, 85].

На основании уровня экспрессии при развитии АМ наиболее важными с точки зрения транспорта сахаров следует признать следующие гены-транспортеры семейства *SWEET*:

- 1) гены фасилитаторов сахарозы и глюкозы — *StSWEET12a* и *StSWEET7a* у *S. tuberosum* соответственно [50, 61], белок работает на ПАМ (Ⓢ на рис. 3) и на ПМ (Ⓢ на рис. 3);
- 2) ген вакуолярного глюкозного фасилитатора *StSWEET2c* у *S. tuberosum* (Ⓢ на рис. 3) [50, 61], белок работает в тонопласте;
- 3) ген фасилитатора *LjSWEET3* у *L. japonicus* (Ⓢ на рис. 3) [50], белок работает на ПМ.

*SWEET*-семейство включает 17 генов у *A. thaliana* [86]. Показано, что одноклеточные и зеленые водоросли имеют только 1–3 копии генов *SWEET*, однодольные — 18–23 гена, двудольные — 15–68 генов [83]. Следует отметить, что у растений обнаружено *SWEET*-генов больше, чем у животных и прокариот [87]. Все гены, выявленные у других видов растений, в настоящее время представляют собой гомологи генов *A. thaliana* (нумерация в названии генов совпадает). Однако у разных видов растений имеется значительное количество изоформ белков *SWEET*. Число обнаруженных генов *SWEET* увеличивается с каждым годом. В 2005 г. у *M. truncatula* было идентифицировано 18 [88] или 24 [67] гена *SWEET*, в дальнейшем их число возросло до 26 [78] и 35 [61]. Число генов *SWEET* варьирует у разных видов растений: 52 гена *Glycine max* [88], 35 — в *Solanum tuberosum* и 29 — в *S. lycopersicum* [61].

Таким образом, есть основания считать, что пока идентифицированы не все гены семейства *SWEET*. Все это свидетельствует в пользу того, что целый ряд *SWEET*-генов еще будут обнаружены в ближайшие годы, а следовательно, будут расширены и представления о функциях этих транспортеров.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данном обзоре обобщены известные в настоящее время сведения о многообразии путей транспорта сахаров в растениях — как внутри клетки, так и между различными органами. Особое внимание уделено рассмотрению механизмов снабжения сахарами гриба-симбионта при развитии арбускулярной микоризы. Современные методические подходы позволили идентифицировать не только белки-транспортеры, локализованные на мембранах симбиотических структур, но и кодирующие их гены.

Критический анализ литературы показывает, что специфические гены транспорта сахаров в АМ, наиболее вероятно, относятся к группе транспортеров семейства *SWEET*. Большинство других генов, связанных с транспортом сахаров, по всей видимости, не специфичны по отношению к АМ. Тем не менее, важными для развития АМ-симбиоза являются:

- 1) ген тонопластного сахарозного симпортера *MtSUT4-1* в АМ-корнях и *MtSUT1-1* в листьях, белки локализованы на плазматической мембране клетки мезофилла;
- 2) ген сахарозного симпортера *SisSUT2*, белок локализован на периабускулярной мембране;
- 3) ген сахарозного симпортера *ZmSUT1*, белок, вероятно, локализован на плазмалемме клеток коры корня;
- 4) ген гексозного симпортера *STP*, белок локализован на периабускулярной мембране и плазмалемме клеток коры корня;
- 5) АМ-специфичные гены фасилитаторов сахарозы и глюкозы — *StSWEET12a* и *StSWEET7a*, бел-

ки локализованы на периабускулярной мембране и плазмалемме клеток коры корня;

- 6) AM-специфичный ген вакуолярного глюкозного фасилитатора *StSWEET2c*, белок локализован в тонопласте клеток коры корня с AM;
- 7) ген фасилитатора *LjSWEET3*, белок локализован на плазмалемме.

Грибными генами-кандидатами, принимающими участие в углеводном обмене при развитии AM-симбиоза, являются следующие:

- 1) гены грибных транспортеров моносахаров *RiMST2* и *GpMST1*, белки локализованы на арбускулярной мембране;
- 2) ген грибного транспортера сахарозы *RiSUC1*, белок, вероятно, локализован на арбускулярной мембране;
- 3) гены грибных транспортеров *RiMST2*, *RiMST3* и *RiMST4* (данные по функции и локализации белков пока фрагментарны и противоречивы);
- 4) ген грибного высокоаффинного унипортера моносахаридов *RiMST5* и грибного симпортера глюкозы *RiMST6*, белки, вероятно, локализованы на плазмалемме внекорневого мицелия AM-гриба.

Следует также отметить, что рассматриваемые данные о функциях и локализации различных транспортеров в целом ряде случаев еще достаточно дискуссионны. Так, в работе Дж. Дойди и др. транспортеры TMT1 и TMT2 указаны как антипортеры переноса сахарозы, но они обеспечивают транспорт гексоз — фруктозы и глюкозы [17]. Вносит некоторую неясность наличие групп транспортеров — TMT [21] и TST [23]. Локализация транспортеров на мембране амилопласта для импорта и экспорта глюкозо-1-фосфата подтверждена только одним исследованием [47].

Некоторые неточности можно выявить в анализе интенсивности экспрессии генов *StSWEET2b*, *StSWEET10a* и *StSWEET10b* — несоответствие данных на рисунке филогенетического древа *SWEET*-генов данным экспрессии на гистограммах, хотя это не умаляет общей ценности проведенного исследования *SWEET*-генов у *Solanum tuberosum* [61].

Неокончательна, по-видимому, классификация транспортеров семейств SUT и SUC у разных видов растений. Так, насчитывают три клады для *A. thaliana* и *M. truncatula* для SUT-семейства транспортеров, но для *O. sativa* и *Z. mays* их больше [49].

Неясной остается локализация фасилитаторов (энергонезависимых двунаправленных транспортеров) сахарозы PsSUF1, PsSUF4, PvSUF1, PvSUF1, которые отмечены на мембране клеток флоэмы [19], или в плазмалемме и тонопласте [17]. По результатам трансмиссионной электронной микроскопии семян растений сделан вывод о том, что PvSUF1 и PvSUT1 локализованы в клетках проводящих элементов и паренхиме, а PsSUT1, PsSUF1 и PsSUF4 — во всех тканях (паренхима, камбий и пр.), кроме палисадной ткани и гиподермы [40]. Таким обра-

зом, необходимо продолжать исследования в данном направлении, чтобы сделать окончательный вывод. В ряде случаев сами исследователи указывают, что заключения о механизмах транспорта сахаров в растениях в значительной степени основаны на косвенных данных либо на результатах моделирования [51], а следовательно, остаются, по сути, предположениями.

Работа поддержана грантами РФФИ-а № 18-016-00220 (разделы «Транспорт сахаров из надземных частей растений» и «Транспорт сахаров в корни растений»), РФФИ № 16-16-00118 (раздел «Транспорт сахаров в симбиотических структурах клеток корней растений с грибом арбускулярной микоризы»). Часть работы выполнена в рамках государственного задания № 0664-2019-0026 (раздел «Растительные транспортеры сахаров при развитии AM-симбиоза»).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Spatafora JW, Chang Y, Benny GL, et al. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*. 2017;108(5):1028-46. <https://doi.org/10.1093/mic/108.5.1028>.
2. Van der Heijden MGA, Boller T, Wiemken A, Sanders IR. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecology*. 1998;79:2082-2091. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2082:DAMFSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2082:DAMFSA]2.0.CO;2).
3. Smith SE, Read DJ. *Mycorrhizal symbiosis*. Cambridge; 2008. 787 p.
4. Pyrozynski KA, Malloch DW. The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *Biosystems*. 1975;6(3),153-164.
5. Beilby JP, Kidby DK. Biochemistry of ungerminated and germinated spores of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus caledonius*: changes in neutral and polar lipids. *J Lipid Res*. 1980;21(6):739-750.
6. Luginbuehl LH, Oldroyd GED. Understanding the arbuscule at the heart of endomycorrhizal symbioses in plants. *Curr Biol*. 2017;27(17): R952-R963. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.06.042>.
7. Fitter A. Costs and benefits of mycorrhizas: implications for functioning under natural conditions. *Experientia*. 1991;47(4):350-355. <https://doi.org/10.1007/BF01972076>.
8. Li H, Smith FA, Dickson S, et al. Plant growth depressions in arbuscular mycorrhizal symbioses: not just caused by carbon drain? *New Phytol*. 2008;178:852-862. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02410.x>.
9. Büchel DE, Gronenborn B, Müller-Hill B. Sequence of the lactose permease gene. *Nature*. 1980;283:541-5. <https://doi.org/10.1038/283541a0>.

10. Mueckler M, Caruso C, Baldwin SA, Panico M. Sequence and structure of a human glucose transporter. *Science*. 1985;229(4717):941-945. <https://doi.org/10.1126/science.3839598>.
11. Hediger MA, Coady MJ, Ikeda TS, Wright EM. Expression cloning and cDNA sequencing of the Na<sup>+</sup>/glucose co-transporter. *Nature*. 1987;330:379-381. <https://doi.org/10.1038/330379a0>.
12. Celenza JL, Marshall-Carlson L, Carlson M. The yeast *snf3* gene encodes a glucose transporter homologous to the mammalian protein. *PNAS*. 1988;85:2130-2134. <https://doi.org/10.1073/pnas.85.7.2130>.
13. Sauer N, Tanner W. The hexose carrier from *Chlorella*. cDNA cloning of a eucaryotic H<sup>+</sup>-cotransporter. *FEBS Lett*. 1989;259(1):43-46. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(89\)81489-9](https://doi.org/10.1016/0014-5793(89)81489-9).
14. Sauer N, Friedlander K, Graml-Wicke U. Primary structure, genomic organization and heterologous expression of a glucose transporter from *Arabidopsis thaliana*. *EMBO J*. 1990;9(10):3045-3050. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1990.tb07500.x>.
15. Lewis DA, Bisson LF. The *HXT1* gene product of *Saccharomyces cerevisiae* is a new member of the family of hexose transporters. *Mol Cell Biol*. 1991;11(7):3804-13. <https://doi.org/10.1128/MCB.11.7.3804>.
16. Riesmeier JW, Willmitzer L, Frommer WB. Isolation and characterization of a sucrose carrier cDNA from spinach by functional expression in yeast. *EMBO J*. 1992;11(13):4705-4713. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1992.tb05575.x>.
17. Doidy J, Grace E, Kühn C, et al. Sugar transporters in plants and in their interactions with fungi. *Trends in Plant Science*. 2012a;17(7):413-422. <https://doi.org/10.16/j.tplants.2012.03.009>.
18. Lemoine R, La Camera S, Atanassova R, et al. Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Frontiers in Plant Science*. 2013;4:272.
19. Ludewig F, Flügge UI. Role of metabolite transporters in source-sink carbon allocation. *Front Plant Sci*. 2013;4:231. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00231>.
20. Wei X, Liu F, Chen C, et al. The *Malus domestica* sugar transporter gene family: identifications based on genome and expression profiling related to the accumulation of fruit sugars. *Front Plant Sci*. 2014;5:569. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00569>.
21. Wormit A, Trentmann O, Feifer I, et al. Molecular identification and physiological characterization of a novel monosaccharide transporter from *Arabidopsis* involved in vacuolar sugar transport. *Plant Cell*. 2006;18:3476-90. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.047290>.
22. Chen LQ, Hou BH, Lalonde S, et al. Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens. *Nature*. 2010;468(7323):527-532. <https://doi.org/10.1038/nature09606>.
23. Jung B, Ludewig F, Schulz A, et al. Identification of the transporter responsible for sucrose accumulation in sugar beet taproots. *Nature Plants* 1. 2015;14001. <https://doi.org/10.1038/nplants.2014.1>.
24. Fliege R, Flugge UI, Werdan K, Heldt HW. Specific transport of inorganic phosphate, 3-phosphoglycerate and triosephosphates across the inner membrane of the envelope in spinach chloroplasts. *Biochim Biophys Acta*. 1978;502(2):232-247. [https://doi.org/10.1016/0005-2728\(78\)90045-2](https://doi.org/10.1016/0005-2728(78)90045-2).
25. Flügge UI, Fischer K, Gross A, et al. The triose phosphate-3-phosphoglycerate-phosphate translocator from spinach chloroplasts: nucleotide sequence of a full-length cDNA clone and import of the in vitro synthesized precursor protein into chloroplasts. *EMBO J*. 1989;8(1):39-46. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1989.tb03346.x>.
26. Weber A, Servaites JC, Geiger DR, et al. Identification, purification, and molecular cloning of a putative plastidic glucose translocator. *Plant Cell*. 2000;12(5):787-802. <https://doi.org/10.1105/tpc.12.5.787>.
27. Büttner M. The monosaccharide transporter(-like) gene family in *Arabidopsis*. *FEBS Lett*. 2007;581(12):2318-24. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.03.016>.
28. Niittylä T, Messerli G, Trevisan M, et al. A previously unknown maltose transporter essential for starch degradation in leaves. *Science*. 2004;303(5654):87-89. <https://doi.org/10.1126/science.1091811>.
29. Wang J, Wang X, Geng S, et al. Genome-wide identification of hexokinase gene family in *Brassica napus*: structure, phylogenetic analysis, expression, and functional characterization. *Planta*. 2018;248:171-182. <https://doi.org/10.1007/s00425-018-2888-8>.
30. Moore B, Zhou L, Rolland F, et al. Role of the *Arabidopsis* glucose sensor HXK1 in nutrient, light, and hormonal signaling. *Science*. 2003;300:332-336. <https://doi.org/10.1126/science.1080585>.
31. Van Dingenen J, Antoniou C, Filippou P, et al. Strobilurins as growth-promoting compounds: how strobilurins regulates *Arabidopsis* leaf growth. *Plant Cell and Environment*. 2017;40(9):1748-60. <https://doi.org/10.1111/pce.12980>.
32. Hohnjec N, Becker JD, Puhler A, et al. Genomic organization and expression properties of the *MtSucS1* gene, which encodes a nodule enhanced sucrose synthase in the model legume *Medicago truncatula*. *Mol Gen Genet*. 1999;261:514-522. <https://doi.org/10.1007/s004380050995>.
33. Baud S, Vaultier MN, Rochat C. Structure and expression profile of the sucrose synthase multigene family in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*. 2004;55(396):397-409. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh047>.
34. Hirose T, Scofield GN, Terao T. An expression analysis profile for the entire sucrose synthase gene family in rice. *Plant Sci*. 2008;174(5):534-543. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2008.02.009>.



35. Zhang DQ, Xu BH, Yang XH, et al. The sucrose synthase gene family in *Populus*: structure, expression, and evolution. *Tree Genet Genomes*. 2011;7(3):443-56. <https://doi.org/10.1007/s11295-010-0346-2>.
36. Xiao X, Tang C, Fang Y, et al. Structure and expression profile of the sucrose synthase gene family in the rubber tree: indicative of roles in stress response and sucrose utilization in the laticifers. *FEBS Journal*. 2013;281(1):291-305. <https://doi.org/10.1111/febs.12595>.
37. Sauer N. Molecular physiology of higher plant sucrose transporters. *FEBS Lett*. 2007;581:2309-2317. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.03.048>.
38. Kühn C, Grof CP. Sucrose transporters of higher plants. *Curr Opin Plant Biol*. 2010;13(3):288-298. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.02.001>.
39. Payyavula RS, Tay KH, Tsai CJ, Harding SA. The sucrose transporter family in *Populus*: the importance of a tonoplast PtaSUT4 to biomass and carbon partitioning. *Plant J*. 2011;65(5):757-770. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04463.x>.
40. Zhou Y, Qu H, Dibley KE, et al. A suite of sucrose transporters expressed in coats of developing legume seeds includes novel pH-independent facilitators. *Plant J*. 2007;49(4):750-764. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.03000.x>.
41. Chardon F, Bedu M, Calenge F, et al. Leaf fructose content is controlled by the vacuolar transporter SWEET17 in *Arabidopsis*. *Curr Biol*. 2013;23(8):697-702. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.03.021>.
42. Aluri S, Büttner M. Identification and functional expression of the *Arabidopsis thaliana* vacuolar glucose transporter 1 and its role in seed germination and flowering. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2007;104(7):2537-42. <https://doi.org/10.1073/pnas.0610278104>.
43. Taji T, Ohsumi C, Iuchi S, et al. Important roles of drought- and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*. 2002;29:417-426. <https://doi.org/10.1046/j.0960-7412.2001.01227.x>.
44. Klepek YS, Volke M, Konrad KR, et al. *Arabidopsis thaliana* POLYOL/MONOSACCHARIDE TRANSPORTERS1 and 2: fructose and xylitol/H<sup>+</sup> symporters in pollen and young xylem cells. *J Exp Bot*. 2010;61(2):537-550. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp322>.
45. Meyer S, Melzer M, Truernit E, et al. *AtSUC3*, a gene encoding a new *Arabidopsis* sucrose transporter, is expressed in cells adjacent to the vascular tissue and in a carpel cell layer. *Plant J*. 2000;24(6):869-882. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2000.00934.x>.
46. Halford NG, Curtis TY, Muttucumar N, et al. Sugars in crop plants. *Ann Appl Biol*. 2011;158(1):1-25. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2010.00443.x>.
47. Wang W, Zhou H, Ma B, et al. Divergent evolutionary pattern of sugar transporter genes is associated with the difference in sugar accumulation between Grasses and Eudicots. *Sci Rep*. 2016;6:29153. <https://doi.org/10.1038/srep29153>.
48. Bago B, Pfeffer PE, Shachar-Hill Y. Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas. *Plant Physiol*. 2000;124:949-957. <https://doi.org/10.1104/pp.124.3.949>.
49. Doidy J, van Tuinen D, Lamotte O, et al. The *Medicago truncatula* sucrose transporter family: characterization and implication of key members in carbon partitioning towards arbuscular mycorrhizal fungi. *Molecular Plant*. 2012b;5(6):1346-1358. <https://doi.org/10.1093/mp/sss079>.
50. Hennion N, Durand M, Vriet C, et al. Sugars en route to the roots. Transport, metabolism and storage within plant roots and towards microorganisms of the rhizosphere. *Physiol Plant*. 2019;165(1):44-57. <https://doi.org/10.1111/ppl.12751>.
51. Milne RJ, Grof CP, Patrick JW. Mechanisms of phloem unloading: shaped by cellular pathways, their conductances and sink function. *Curr Opin Plant Biol*. 2018;43:8-15. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.11.003>.
52. Wang W, Shi J, Xie Q, et al. Nutrient exchange and regulation in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mol Plant*. 2017;10(9):1147-1158. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.07.012>.
53. Weber AP, Linka N. Connecting the plastid: transporters of the plastid envelope and their role in linking plastidial with cytosolic metabolism. *Annu Rev Plant Biol*. 2011;62:53-77. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103903>.
54. Noronha H, Conde C, Delrot S, Gerós H. Identification and functional characterization of grapevine transporters that mediate glucose-6-phosphate uptake into plastids. *Planta*. 2015;242(4):909-920. <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2329-x>.
55. Denyer K, Dunlap F, Thorbjornsen T, et al. The major form of ADP-glucose pyrophosphorylase in maize endosperm is extra-plastidial. *Plant Physiol*. 1996;112(2):779-85. <https://doi.org/10.1104/pp.112.2.779>.
56. Noronha H, Silva A, Dai Z, et al. A molecular perspective on starch metabolism in woody tissues. *Planta*. 2018;248(3):559-568. <https://doi.org/10.1007/s00425-018-2954-2>.
57. Carpaneto A, Geiger D, Bamberg E, et al. Phloem-localized, proton-coupled sucrose carrier ZmSUT1 mediates sucrose efflux under the control of the sucrose gradient and the proton motive force. *J Biol Chem*. 2005;280(22):21437-21443. <https://doi.org/10.1074/jbc.M501785200>.

58. Fillion L, Ageorges A, Picaud S, et al. Cloning and expression of a hexose transporter gene expressed during the ripening of grape berry. *Plant Physiol.* 1999;120(4):1083-1094. <https://doi.org/10.1104/pp.120.4.1083>.
59. Ait Lahmidi N, Courty P-E, Brulé D, et al. Sugar exchanges in arbuscular mycorrhiza: RiMST5 and RiMST6, two novel *Rhizophagus irregularis* monosaccharide transporters, are involved in both sugar uptake from the soil and from the plant partner. *Plant Physiol Biochem.* 2016;107:354-363. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.06.023>.
60. Gaude N, Bortfeld S, Duensing N, et al. Arbuscule-containing and non-colonized cortical cells of mycorrhizal roots undergo extensive and specific reprogramming during arbuscular mycorrhizal development. *Plant J.* 2012;69(3):510-528. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04810.x>.
61. Manck-Gotzenberger J, Requena N. Arbuscular mycorrhiza symbiosis induces a major transcriptional reprogramming of the potato SWEET sugar transporter family. *Front Plant Sci.* 2016;7:487. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00487>.
62. Helber N, Wippel K, Sauer N, et al. A versatile monosaccharide transporter that operates in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus sp.* is crucial for the symbiotic relationship with plants. *The Plant Cell.* 2011;23(10):3812-23. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.089813>.
63. Garcia K, Doidy J, Zimmermann SD, et al. Take a trip through the plant and fungal transportome of Mycorrhiza. *Trends Plant Sci.* 2016;21(11):937-950. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.07.010>.
64. Schüssler A, Martin H, Cohen D, et al. Characterization of a carbohydrate transporter from symbiotic glomeromycotan fungi. *Nature.* 2006;444:933-936. <https://doi.org/10.1038/nature05364>.
65. Bitterlich M, Krügel U, Boldt-Burisch K, et al. The sucrose transporter SISUT2 from tomato interacts with brassinosteroid functioning and affects arbuscular mycorrhiza formation. *Plant J.* 2014;78(5):877-889. <https://doi.org/10.1111/tpj.12515>.
66. Gutjahr C, Radovanovic D, Geoffroy J, et al. The half-size ABC transporters STR1 and STR2 are indispensable for mycorrhizal arbuscule formation in rice. *Plant J.* 2012;69(5):906-920. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04842.x>.
67. Chandran D. Co-option of developmentally regulated plant SWEET transporters for pathogen nutrition and abiotic stress tolerance. *IUBMB.* 2015;67(7):461-471. <https://doi.org/10.1002/iub.1394>.
68. Nielsen KL, Bouma TJ, Lynch JP, Eissenstat DM. Effects of phosphorus availability and vesicular-arbuscular mycorrhizas on the carbon budget of common bean (*Phaseolus vulgaris*). *New Phytol.* 1998;139:647-656. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00242.x>.
69. Pfeffer PE, Douds DD, Becard G, Shachar-Hill Y. Carbon uptake and the metabolism and transport of lipids in an arbuscular mycorrhiza. *Plant Physiol.* 1999;120(2):587-598. <https://doi.org/10.1104/pp.120.2.587>.
70. Smith SE, Smith FA. Structure and function of the interfaces in biotrophic symbioses as they relate to nutrient transport. *New Phytologist.* 1990;114(1):1-38. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00370.x>.
71. Smith SE, Dickson S, Smith FA. Nutrient transfer in arbuscular mycorrhizas: how are fungal and plant processes integrated? *Australian J Plant Physiol.* 2001;28(7):683-694. <https://doi.org/10.1071/PP01033>.
72. Pumplun N, Harrison MJ. Live-cell imaging reveals periarbuscular membrane domains and organelle location in *Medicago truncatula* roots during arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Physiology.* 2009;151(2):809-819. <https://doi.org/10.1104/pp.109.141879>.
73. Veiga RS, Faccio A, Genre A, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce growth and infect roots of the non-host plant *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.* 2013;36(11):1926-1937. <https://doi.org/10.1111/pce.12102>.
74. Yurkov AP, Veselova SV, Jacobi LM, et al. The effect of inoculation with arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* on cytokinin content in highly mycotrophic *Medicago lupulina* line under low phosphorus level in soil. *Plant Soil Environ.* 2017;63(11):519-24. <https://doi.org/10.17221/617/2017-PSE>.
75. Aldape MJ, Elmer AM, Chao WS, Grimes HD. Identification and characterization of a sucrose transporter isolated from the developing cotyledons of soybean. *Archives Biochem Biophys.* 2003;409(2):243-250. [https://doi.org/10.1016/S0003-9861\(02\)00631-8](https://doi.org/10.1016/S0003-9861(02)00631-8).
76. Weber H, Borisjuk L, Heim U, et al. A role for sugar transporters during seed development: molecular characterization of a hexose and a sucrose carrier in fava bean seeds. *Plant Cell.* 1997;9:895-908. <https://doi.org/10.1105/tpc.9.6.895>.
77. Feuerstein A, Niedermeier M, Bauer K, et al. Expression of the *AtSUC1* gene in the female gametophyte, and ecotype-specific expression differences in male reproductive organs. *Plant Biol (Stuttg).* 2010;12 Suppl 1:105-114. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2010.00389.x>.
78. Kryvoruchko IS, Sinharoy S, Torres-Jerez I, et al. MtSWEET11, a nodule-specific sucrose transporter of *Medicago truncatula*. *Plant Physiol.* 2016;171(1):554-65. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01910>.
79. Reinders A, Sivitz AB, Starker CG, et al. Functional analysis of LjSUT4, a vacuolar sucrose transporter from *Lotus japonicas*. *Plant Mol Biol.* 2008;68(3):289-299. <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9370-0>.

80. Truernit E, Schmid J, Epple P, et al. The sink-specific and stress-regulated Arabidopsis *STP4* gene: enhanced expression of a gene encoding a monosaccharide transporter by wounding, elicitors, and pathogen challenge. *Plant Cell*. 1996;8:2169-2182. <https://doi.org/10.1105/tpc.8.12.2169>.
81. Nørholm MHN, Nour-Eldin HH, Brodersen P, et al. Expression of the Arabidopsis high-affinity hexose transporter STP13 correlates with programmed cell death. *FEBS Lett*. 2006;580(9):2381-2387. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2006.03.064>.
82. Poschet G, Hannich B, Büttner M. Identification and characterization of AtSTP14, a novel galactose transporter from Arabidopsis. *Plant Cell Physiol*. 2010;51:1571-1580. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq100>.
83. Li H, Li X, Xuan Y, et al. Genome wide identification and expression profiling of *SWEET* genes family reveals its role during *Plasmodiophora brassicae*-induced formation of clubroot in *Brassica rapa*. *Front Plant Sci*. 2018;9:207. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00207>.
84. Lin IW, Sosso D, Chen LQ, et al. Nectar secretion requires sucrose phosphate synthases and the sugar transporter SWEET 9. *Nature*. 2014;508:546-549. <https://doi.org/10.1038/nature13082>.
85. Liu Q, Yuan M, Zhou Y, et al. A paralog of the MtN3/saliva family recessively confers race-specific resistance to *Xanthomonas oryzae* in rice. *Plant Cell Environ*. 2011;34:1958-1969. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02391.x>.
86. Chen LQ, Cheung LS, Feng L, et al. Transport of sugars. *Annu Rev Biochem*. 2015;84:865-894. <https://doi.org/10.1146/annurev-biochem-060614-033904>.
87. Yuan M, Wang S. Rice MtN3/saliva/SWEET family genes and their homologues in cellular organisms. *Mol Plant*. 2013;6(3):665-674. <https://doi.org/10.1093/mp/sst035>.
88. Patil G, Valliyodan B, Deshmukh R, et al. Soybean (*Glycine max*) SWEET gene family: insights through comparative genomics, transcriptome profiling and whole genome re-sequencing analysis. *BMC Genomics*. 2015;16:520. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1730-y>.

✿ Информация об авторах

**Андрей Павлович Юрков** — канд. биол. наук, доцент, ведущий научный сотрудник, лаборатория № 4 экологии симбиотических и ассоциативных ризобактерий. ФГБНУ ВНИИСХМ, Пушкин, Санкт-Петербург. SPIN: 9909-4280. E-mail: yurkovandrey@yandex.ru.

**Алексей Анатольевич Крюков** — канд. биол. наук, научный сотрудник, лаборатория № 4 экологии симбиотических и ассоциативных ризобактерий. ФГБНУ ВНИИСХМ, Пушкин, Санкт-Петербург. SPIN: 4685-2723. E-mail: rainniar@rambler.ru.

**Анастасия Олеговна Горбунова** — аспирант, кафедра геоботаники и экологии растений, биологический факультет. ФГБОУ ВО СПбГУ, Санкт-Петербург. SPIN: 3515-6450. E-mail: gorbunova.anastasia93@mail.ru.

**Алексей Михайлович Афонин** — аспирант, лаборатория № 9. ФГБНУ ВНИИСХМ, Пушкин, Санкт-Петербург. SPIN: 9321-2462. E-mail: aafonin@arriam.ru.

**Анастасия Алексеевна Кирпичникова** — младший научный сотрудник, кафедра физиологии и биохимии растений, биологический факультет. ФГБОУ ВО СПбГУ, Санкт-Петербург. SPIN: 9960-9527. E-mail: nastin1972@mail.ru.

**Ксения Сергеевна Добрякова** — канд. биол. наук, младший научный сотрудник, лаборатория молекулярной и экологической физиологии. Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург. SPIN: 4197-0725. E-mail: kdobryakova@mail.ru.

**Эдуард Модрисович Мачс** — канд. биол. наук, старший научный сотрудник, лаборатория биосистематики и цитологии. Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург. SPIN: 9496-0538. E-mail: emachs@binran.ru.

**Мария Федоровна Шишова** — д-р биол. наук, профессор, кафедра физиологии и биохимии растений, биологический факультет. ФГБОУ ВО СПбГУ, Санкт-Петербург. SPIN: 7842-7611. E-mail: mshishova@mail.ru.

✿ Information about the authors

**Andrey P. Yurkov** — PhD (Candidate of Biology), Assistant Professor, Leading Researcher, Laboratory No 4 of Ecology of Symbiotic and Associative Rhizobacteria. All-Russian Research Institute for Agricultural Microbiology, Pushkin, St. Petersburg, Russia. SPIN: 9909-4280. E-mail: yurkovandrey@yandex.ru.

**Alexey A. Kryukov** — PhD (Candidate of Biology), Researcher, Laboratory No 4 of Ecology of Symbiotic and Associative Rhizobacteria. All-Russian Research Institute for Agricultural Microbiology, Pushkin, St. Petersburg, Russia. SPIN: 4685-2723. E-mail: rainniar@rambler.ru.

**Anastasia O. Gorbunova** — Graduate Student, Department of Geobotany and Plant Ecology, Faculty of Biology. Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russia. SPIN: 3515-6450. E-mail: gorbunova.anastasia93@mail.ru.

**Alexei M. Afonin** — Graduate Student, Laboratory No 9. All-Russian Research Institute for Agricultural Microbiology, Pushkin, St. Petersburg, Russia. SPIN: 9321-2462. E-mail: aafonin@arriam.ru.

**Anastasija A. Kirpichnikova** — Junior Researcher, Department of Plant Physiology and Biochemistry, Faculty of Biology. Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russia. SPIN: 9960-9527. E-mail: nastin1972@mail.ru.

**Ksenia S. Dobryakova** — PhD (Candidate of Biology), Junior Researcher, Laboratory of Molecular and Ecological Physiology. Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia. SPIN: 4197-0725. E-mail: kdobryakova@mail.ru.

**Eduard M. Machs** — PhD (Candidate of Biology), Senior Researcher, Laboratory of Biosystematics and Plant Cytology. Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia. SPIN: 9496-0538. E-mail: emachs@binran.ru.

**Maria F. Shishova** — Doctor of Science in Biology, Professor, Department of Plant Physiology and Biochemistry, Faculty of Biology. Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russia. SPIN: 7842-7611. E-mail: mshishova@mail.ru.