

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

## Транспортеры сахаров семейства SWEET и их роль в арбускулярной микоризе

А.А. Крюков<sup>1</sup>✉, А.О. Горбунова<sup>1</sup>, Т.Р. Кудряшова<sup>2</sup>, О.И. Яхин<sup>3, 4</sup>, А.А. Лубянов<sup>5</sup>, У.М. Маликов<sup>6</sup>, М.Ф. Шишова<sup>7</sup>, А.П. Кожемяков<sup>1</sup>, А.П. Юрков<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии, Пушкин, Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup> Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого, Санкт-Петербург, Россия

<sup>3</sup> Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия

<sup>4</sup> Татарский научно-исследовательский институт агрохимии и почвоведения – обособленное структурное подразделение

Федерального исследовательского центра «Казанский научный центр Российской академии наук», Казань, Россия

<sup>5</sup> Научно-производственное предприятие «Эко Природа», с. Улькунды, Дуванский район, Республика Башкортостан, Россия

<sup>6</sup> Санкт-Петербургский государственный университет телекоммуникаций им. проф. М.А. Бонч-Бруевича, Санкт-Петербург, Россия

<sup>7</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, биологический факультет, Санкт-Петербург, Россия

✉ rainniar@rambler.ru

**Аннотация.** В продуктивности растений существенную роль играют транспортеры сахаров, поскольку с их помощью координируются и осуществляются потоки углеводов от листьев к органам потребления. Кроме того, с участием транспортеров сахаров регулируется значительная часть обмена питательными веществами с микроорганизмами ризосферы (бактериями и грибами), что является необходимым условием для формирования симбиотических отношений. В связи с этим в обзоре уделено особое внимание углеводному питанию при развитии арбускулярной микоризы (АМ) – симбиоза растений с грибами подотдела *Glomeromycotina*, в результате которого растение-хозяин получает от микосимбионта микроэлементы, главным образом фосфор, а гриб взамен получает продукты ассимиляции углерода. Пути эффективного транспорта питательных веществ в АМ-симбиозе до сих пор не раскрыты. Одно из трех ключевых семейств углеводных транспортеров растений – SWEET, переносчики сахаров. Именно среди белков SWEET могут быть выявлены специфические для симбиоза с АМ-грибами транспортеры. В обзоре представлены данные по истории изучения, структуре, локализации, филогении и функциям белков SWEET. Отмечена высокая вариабельность как самих белков SWEET, так и их функций. При этом одни и те же белки у разных растений могут выполнять различные функции. Особая роль уделена участию транспортеров семейства SWEET в развитии АМ-симбиоза растений и грибов. Транспортеры SWEET могут также играть ключевую роль в устойчивости к абиотическим стрессам, позволяя растениям адаптироваться к неблагоприятным условиям окружающей среды. Развитие знаний о симбиотических системах будет способствовать созданию микробных препаратов для использования в сельском хозяйстве Российской Федерации.

Ключевые слова: арбускулярная микориза; SWEET; транспорт сахара; сахароза; глюкоза; гены транспортеров сахаров.

**Для цитирования:** Крюков А.А., Горбунова А.О., Кудряшова Т.Р., Яхин О.И., Лубянов А.А., Маликов У.М., Шишова М.Ф., Кожемяков А.П., Юрков А.П. Транспортеры сахаров семейства SWEET и их роль в арбускулярной микоризе. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(7):754-760. DOI 10.18699/VJ21.086

## Sugar transporters of the SWEET family and their role in arbuscular mycorrhiza

А.А. Kryukov<sup>1</sup>✉, А.О. Gorbunova<sup>1</sup>, T.R. Kudriashova<sup>2</sup>, O.I. Yakhin<sup>3, 4</sup>, А.А. Lubyaynov<sup>5</sup>, U.M. Malikov<sup>6</sup>, M.F. Shishova<sup>7</sup>, А.П. Kozhemyakov<sup>1</sup>, А.П. Yurkov<sup>1</sup>

<sup>1</sup> All-Russian Research Institute for Agricultural Microbiology, Pushkin, St. Petersburg, Russia

<sup>2</sup> Peter the Great St. Petersburg Polytechnic University, St. Petersburg, Russia

<sup>3</sup> Institute of Biochemistry and Genetics – Subdivision of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

<sup>4</sup> Tatar Research Institute of Agricultural Chemistry and Soil Science – Subdivision of the Federal Research Center

“Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences”, Kazan, Russia

<sup>5</sup> Research, Development and Production Enterprise “Eco Priroda”, Ulkundy village, Duvansky district, Republic of Bashkortostan, Russia

<sup>6</sup> The Bonch-Bruевич Saint Petersburg State University of Telecommunications, St. Petersburg, Russia

<sup>7</sup> St. Petersburg State University, Biological Faculty, St. Petersburg, Russia

✉ rainniar@rambler.ru

**Abstract.** Plant sugar transporters play an essential role in the organism’s productivity by carrying out carbohydrate transportation from source cells in the leaves to sink cells in the cortex. In addition, they aid in the regulation of a substantial part of the exchange of nutrients with microorganisms in the rhizosphere (bacteria and fungi), an activi-

ty essential to the formation of symbiotic relationships. This review pays special attention to carbohydrate nutrition during the development of arbuscular mycorrhiza (AM), a symbiosis of plants with fungi from the Glomeromycotina subdivision. This relationship results in the host plant receiving micronutrients from the mycosymbiont, mainly phosphorus, and the fungus receiving carbon assimilation products in return. While the efficient nutrient transport pathways in AM symbiosis are yet to be discovered, SWEET sugar transporters are one of the three key families of plant carbohydrate transporters. Specific AM symbiosis transporters can be identified among the SWEET proteins. The survey provides data on the study history, structure and localization, phylogeny and functions of the SWEET proteins. A high variability of both the SWEET proteins themselves and their functions is noted along with the fact that the same proteins may perform different functions in different plants. A special role is given to the SWEET transporters in AM development. SWEET transporters can also play a key role in abiotic stress tolerance, thus allowing plants to adapt to adverse environmental conditions. The development of knowledge about symbiotic systems will contribute to the creation of microbial preparations for use in agriculture in the Russian Federation.

Key words: arbuscular mycorrhiza; SWEET; sugar transport; sucrose; glucose; sugar transporter genes.

**For citation:** Kryukov A.A., Gorbunova A.O., Kudriashova T.R., Yakhin O.I., Lubyakov A.A., Malikov U.M., Shishova M.F., Kozhemyakov A.P., Yurkov A.P. Sugar transporters of the SWEET family and their role in arbuscular mycorrhiza. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(7):754-760. DOI 10.18699/VJ21.086

## Введение

Растительные транспортеры сахаров относят к трем ключевым семействам: SUT (SUC), MST (включая подсемейства STP, TMT, PMT, VGT, pGlcT/SGB1, ESL, INT) и SWEET (sugars will eventually be exported transporters). Наиболее изученными являются транспортеры семейств SUT и MST. SUT транспортеры растений осуществляют транспортировку сахарозы из листьев на дальние расстояния, после чего сахара попадают в целевые органы и различные ткани растений, расщепляются на моносахара и транспортируются MST белками. Известно, что большинство растительных транспортеров из этих семейств неспецифичны для симбиотических растительно-микробных систем, например арбускулярной микоризы (AM).

В 2010 г. L.-Q. Chen с коллегами описали новое семейство транспортеров – SWEET, которые работают энерго-независимо в обоих направлениях для транспортировки различных сахаров во всех органах и тканях растений. В настоящее время белки SWEET – это наименее изученная группа транспортеров, в которой, согласно современным представлениям, могут быть выявлены белки, специфичные для AM-симбиоза (Chen et al., 2010). Литературные источники отражают противоречивые сведения о белках семейства SWEET, и данный обзор является попыткой разобраться в проблеме и объединить существующие знания о белках этой группы. В связи с этим целью настоящего исследования стал обзор данных о филогении генов семейства SWEET, функциях кодируемых ими белков, а также оценка их роли в транспорте сахаров при образовании AM-симбиоза.

## Общие представления о транспортерах семейства SWEET

Первые открытые SWEET белки, названные MtN3 (у *Medicago truncatula* Gaertn. участвует в развитии клубеньков) и Saliva (ген обнаружен у *Drosophila* и экспрессируется в слюнных железах во время развития эмбриона), были идентифицированы в конце 1990-х гг. Поэтому трансмембранные домены, из которых состоят эти белки, названы MtN3/Saliva или MtN3\_slv domain, а также известны как PQ loop – повторы (Chen et al., 2010). Первым выделил SWEET транспортеры в отдельное семейство

белков L.-Q. Chen в 2010 г., подробно описав их у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. При этом было найдено 17 различных транспортеров, в названии которых обозначена видовая принадлежность к конкретному растению и номер белка, например AtSWEET17. В той же работе SWEET белки были рассмотрены у *Oryza sativa* L. (Chen et al., 2010). Позже SWEET белки были исследованы у множества других растений, а также у животных и прокариот (названные у последних SemiSWEET) (Chen et al., 2012; Feng et al., 2015; Patil et al., 2015; Manck-Götzenberger, Requena, 2016; Hu L.P. et al., 2017). Сейчас считается, что SemiSWEET или SWEET встречаются у всех живых организмов (Feng et al., 2015). Нумерация новых SWEET белков, обнаруживаемых у других организмов, проводится согласно их ортологии с белками арабидопсиса *A. thaliana*. Хотя позднее были отмечены некоторые расхождения и вариации в нумерации ортологов *A. thaliana* (Приложение 1)<sup>1</sup> (Doody et al., 2019).

## Структура и локализация белков семейства SWEET на мембранах

SWEET белки являются унипортерами, локализованными обычно на плазматической мембране и транспортирующими углеводы через мембраны по градиенту концентрации (Chen et al., 2010). Часто белки SWEET у растений содержат семь трансмембранных (ТМ) спиралей (Xuan et al., 2013). Тем не менее G. Patil с коллегами в 2015 г. обнаружили, что у *Vitis vinifera* L. SWEET состоит из 14 ТМН (trans-membrane helixes – ТМ спирали), что показывает, что структуры спиралей белков SWEET могут различаться (Patil et al., 2015). Бактериальные SemiSWEET белки самые маленькие среди известных транспортеров, состоят примерно из 100 аминокислот, свернутых в три спирали – 3 ТМН, которые вместе образуют triple helix bundle (ТНВ). Дупликация ТНВ прокариот привела к появлению эукариотических SWEET транспортеров, состоящих обычно из двух ТНВ и дополнительной линкерной спирали, нумеруемой как ТМН4 (Feng et al., 2015). Примечательно, что на мембране три ТМН в ТНВ расположены не последовательно: третья ТМН зажата между первой и

<sup>1</sup> Приложения 1 и 2 см. по адресу:  
<http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2021-25/appx13.pdf>

второй. N-конец белка при этом локализован на внешней стороне мембраны, а С-конец – на внутренней. У эукариот С-конец удлинен, на нем имеются сайты фосфорилирования, которые могут быть использованы для посттрансляционной модификации (Jeena et al., 2019). Известно, что нуклеотидная последовательность, кодирующая ТМН4, является наиболее вариабельной среди других ТМН, и ее происхождение обсуждается (Jeena et al., 2019).

Интересно, что у некоторых эукариот обнаруживаются схожие с прокариотами структуры белков SWEET. Например, у пшеницы *Triticum aestivum* L. может также встречаться SemiSWEET, состоящий из трех и четырех ТМН (Gautam et al., 2019). По мнению исследователей, присутствие у пшеницы TaSWEET с 3, 4, 6 и 7 ТМН подразумевает, что в геноме может происходить как дупликация, так и слияние структур SWEET белков (Gautam et al., 2019). SuperSWEET sugar transporters найдены у *Phytophthora*. Они содержат от 18 до 25 ТМН и состоят из 5–8 повторов semiSWEET (Jia et al., 2017). Таким образом, следует полагать, что структуры SWEET белков очень вариабельны.

### Филогенетика SWEET, их изоформы

При построении филогенетического дерева оказалось, что SWEET гены растений, несмотря на низкую гомологию, группируются в четыре клады (Chen et al., 2015). Данное разделение в эволюции произошло очень давно, и представители каждой из клад наблюдаются почти у всех (возможно, всех) наземных растений. При этом вторая кллада наиболее древняя, ее представители имеют некоторую гомологию со SWEET водорослей (Li X. et al., 2018). У млекопитающих и некоторых микроорганизмов, например *Chlamydomonas*, обнаружены белки, попадающие в отдельную от других SWEET кладу V (Chen et al., 2012).

Увеличение числа изоформ SWEET является следствием дублирования или слияния генов ТНВ, что способствует расширению функций транспортеров и адаптации растений к новым условиям (Li X. et al., 2018). Количество изоформ SWEET в значительной степени варьирует среди видов растений. Например, одноклеточные и зеленые водоросли имеют только 1–3 изоформы SWEET, но у однодольных и двудольных их наблюдается уже 18–23 и 15–68 соответственно (Li X. et al., 2018). По другим данным известно, что пшеница *T. aestivum* (однодольное) имеет 108 изоформ SWEET генов, локализованных на хромосоме 21, при этом часть из них относится к ортологам SWEET арабидопсиса (для 14 генов арабидопсиса), а часть – к трем новым типам, не имеющим значимой гомологии с генами арабидопсиса (Gautam et al., 2019). У *M. truncatula* насчитывается до 26 изоформ (Doity et al., 2019). В то же время есть вероятность, что это не все выявленные транспортеры, поскольку в 2015 г. их было обнаружено только 24 (Chandran, 2015).

Считается, что представители четырех клад разделяются не только филогенетически, но и функционально. Так, большинство исследователей отмечают, что представители клад I и II этих белков транспортируют гексозы, клады III – преимущественно участвуют в транспорте сахарозы, а клады IV – в основном включены в процес-

сы транспорта фруктозы (см. Прил. 1) (Chen et al., 2012; Feng et al., 2015). Но это не всегда так. В. Ну с коллегами в 2019 г. показали, что MtSWEET5b и MtSWEET7 (*M. truncatula*) могут транспортировать не только гексозы, но и сахарозу. Исключения могут быть и у других растений: например, LjSWEET3 (*Lotus japonicus* L.) тоже транспортирует сахарозу вместо гексоз; MtSWEET16 может участвовать в транспорте сахарозы и маннозы. Таким образом, нельзя говорить строго о разделении по кладам SWEET генов для типов переносимого субстрата (см. Прил. 1) (Hu B. et al., 2019).

Анализ нуклеотидных последовательностей SWEET генов показывает их значительную вариабельность. Между четырьмя кладами она может достигать 80 % (т. е. в некоторых случаях имеет место только 20 % гомологии) (неопубл. данные, Крюков и др., 2021). Обычно при такой изменчивости выровнять последовательности и затем построить филогению не представляется возможным. В связи с этим к существующим филогенетическим деревьям SWEET генов следует относиться с особой осторожностью. Интрон-экзонная структура генов SWEET может также значительно различаться (Cao et al., 2019). Большинство генов *MtSWEET* (у *M. truncatula*) содержит в своем составе 5 интронов, исключая гены *MtSWEET4*, *MtSWEET6*, *MtSWEET7* и *MtSWEET13*, содержащие 4 интрона, и *MtSWEET2b*, включающий 16 интронов (Hu B. et al., 2019). Неоднородна и структура SWEET белков *M. truncatula*: большинство содержат 7 ТМН, но у *MtSWEET4* и *MtSWEET11* – 6 ТМН, а *MtSWEET2b* содержит 15 ТМН вместо 7 (Hu B. et al., 2019).

### Функции белков семейства SWEET

Как указано выше, представители четырех клад, возможно, разделены функционально. Однако следует отметить, что данные по функциям у разных авторов на определенные белки SWEET могут различаться (см. Прил. 1 и 2). Это может быть связано с несколькими возможными причинами: 1) ортологи SWEET у разных видов могут выполнять разные функции; 2) ортологи могут выполнять разные функции при различных условиях, и их гены будут по-разному экспрессироваться; 3) возможные паралоги в пределах каждой клад могут быть схожи, и поэтому возможны ошибки в их идентификации.

Во всех случаях SWEET белки являются энергонезависимыми двунаправленными унипортерами. Хотя, по мнению некоторых исследователей, это до конца не доказано (Chen et al., 2015). SWEET белки участвуют во множестве процессов, будь то в растении (см. Прил. 1) или у млекопитающих. Кроме транспорта углеводов, по всей видимости, они могут участвовать в транспорте и других агентов, например гиббереллинов, что было показано на арабидопсисе (Kanno et al., 2016). На примере гороха (*Pisum sativum* L.) обнаружено, что взаимодействие между транспортерами SWEET и CWINV (инвертаза клеточной стенки) в присутствии цитокининов приводит к образованию множественных побегов и потере апикального доминирования во время заражения патогеном *Rhodococcus fastian* (Doity et al., 2019).

Транспортеры SWEET могут также играть роль в устойчивости к абиотическим стрессам, позволяя растени-



ям адаптироваться к неблагоприятным условиям окружающей среды (см. Прил. 1 и 2) (Chandran, 2015). Накопление сахаров растениями разные авторы связывали с абиотическими стрессами (Hu B. et al., 2019). Холодовой, водный стресс и другие факторы окружающей среды могут индуцировать у растений экспрессию генов SWEET, что позволяет предположить связь этих генов с ответами растений на названные стрессы (Kafle et al., 2019; Wei et al., 2019).

В литературе имеется много данных о функциях белков SWEET у растений разных видов. Так, LjSWEET3 опосредует транспорт сахарозы к клубенькам (Sugiyama et al., 2017). Гены *AtSWEET1* и *AtSWEET5* значительно экспрессируются на разных стадиях созревания пыльцы. Почти все представители клады II участвуют в транспорте сахаров к репродуктивным органам – пыльце, семенам, а некоторые – к грибным патогенам (Chen et al., 2010). *AtSWEET11* и *AtSWEET12* были признаны важными транспортерами сахарозы из клеток паренхимы во флоэму (Chen et al., 2012). В то же время SWEET белки клады III связаны с восприимчивостью и устойчивостью к патогенам (Gautam et al., 2019). По данным W.J. Guo с соавторами, белки *AtSWEET17*, *AtSWEET16* клады IV активны в кортикальных клетках корня и локализованы на тонопласте (Guo et al., 2014).

Патогены ризосферы могут вызывать повышенную экспрессию белков клады III, что приводит к дополнительному транспорту сахарозы в корни и способствует питанию ризосферных микроорганизмов (Doidy et al., 2019). В работе (Chen et al., 2010) показано, что патогенные бактерии, например *Xanthomonas*, могут попадать в ткани растения-хозяина и индуцировать экспрессию генов *SWEET* (из клады III в первую очередь *SWEET11* и *SWEET14*) для получения сахаров. Подобно симбиотическим АМ-грибам, патогенные грибы умеют индуцировать экспрессию генов для получения сахаров (Chen et al., 2010).

Экспрессия многих SWEET меняется под воздействием стресс-факторов на растение. Например, в условиях дефицита воды экспрессия генов *MtSWEET3a*, *MtSWEET3b*, *MtSWEET9b* и *MtSWEET13* значительно повышается, в то время как экспрессия *MtSWEET1a*, *MtSWEET3c*, *MtSWEET15c* значительно падает (см. Прил. 2) (Hu B. et al., 2019). *MtSWEET16* является уникальным, поскольку его экспрессия в основном усиливается в листьях, тогда как ортолог на горохе *PsSWEET16* экспрессируется в основном в корнях и стебле (Doidy et al., 2019). Ортологи SWEET3 (*PsSWEET3.1*, *MtSWEET3.3* и *LjSWEET3* (Sugiyama et al., 2017)), SWEET11 (*MtSWEET11* и *PsSWEET11* (Kryvoruchko et al., 2016)) и SWEET15 (*MtSWEET15.3* и *PsSWEET15.3* (Gamas et al., 1996)) специфически экспрессируются в корневых клубеньках у бобовых растений.

Многие транспортеры имеют значительную экспрессию в АМ-симбиозе, но при этом не являются специфическими для него (Manck-Götzenberger, Requena, 2016). В работе А. Kafle (Kafle et al., 2019) показано, что SWEET1 ортологи (*MtSWEET1.2* и *PsSWEET1.2*) могут экспрессироваться как в микоризованных корнях, так и в корневых клубеньках.

## Локализация и функции транспортеров семейства SWEET в клетках корней растений с грибом арбускулярной микоризы

Согласно данным транскрипционных профилей, не все транспортеры семейства SWEET обнаружены в настоящее время и не для всех известных транспортеров этой группы определена локализация в растительной клетке и установлена точная функция (Hennion et al., 2019). Локализация большинства SWEET транспортеров сахаров только выявляется (см. Прил. 1 и 2), и для каждого отдельного транспортера у каждого вида растения необходимо отдельное исследование. Их функции и локализация требуют повторных проверок. С другой стороны, весьма актуален вопрос участия SWEET белков в специфическом транспорте сахаров от растения-хозяина к микосимбионтам – грибам АМ, поскольку знание механизмов активного углеводного питания микосимбионта позволит понять механизмы формирования и развития эффективного взаимодействия партнеров АМ-симбиоза.

Из литературных данных следует, что большинство SWEET транспортеров клады I, II, III локализовано на плазматической мембране (см. рисунок). На рисунке представлена клетка корня растения-хозяина с арбускулой. Арбускула является наиболее распространенным видом симбиотической структуры, формируемой при развитии АМ. Это впячивание плазмалеммы растения в растительную клетку в месте проникновения гифы АМ-гриба с последующим множественным ветвлением ствола арбускулы с формированием между периабускулярной мембраной (ПАМ) и арбускулярной мембраной (АрМ) с клеточной стенкой арбускулы (КСА) нового интерфейса взаимодействия партнеров симбиоза – периабускулярного пространства (ПАП), образованного на месте клеточной стенки растения-хозяина.

Специфичность транспортных процессов в условиях АМ анализируют посредством сравнения клеток с арбускулами и без арбускул (Gaude et al., 2012). Так, в работе (Manck-Götzenberger, Requena, 2016) впервые было показано, что основной транспорт сахаров у *Solanum tuberosum* от растения-хозяина к АМ-грибу *Rhizophagus irregularis* может происходить за счет фасилитаторов сахарозы и глюкозы – StSWEET12 и StSWEET7a соответственно (1, см. рисунок; Manck-Götzenberger, Requena, 2016; Hennion et al., 2019), работающих на ПАМ и транспортирующих сахара из цитоплазмы в ПАП и обратно. Затем глюкоза транспортируется через АрМ из ПАП в арбускуле посредством грибного транспортера моносахаров RiMST2 (*R. irregularis* (Błaszk., Wubet, Renker & Buscot)) (Hennion et al., 2019) либо в результате работы GpMST1 (*Geosiphomyces pyriformis* Cif. & Tomas) (Schübler et al., 2006). Транспорт сахарозы через АрМ, возможно, происходит посредством грибного транспортера сахарозы RiSUC1 (Helber et al., 2011). Далее сахар транспортируется по внутрикорневому мицелию в виде гликогена во внекорневой мицелий АМ-гриба (Hennion et al., 2019). В то же время содержание сахаров в цитоплазме клеток коры корня может регулироваться их переносом из вакуоли тонопластными переносчиками, к которым отно-

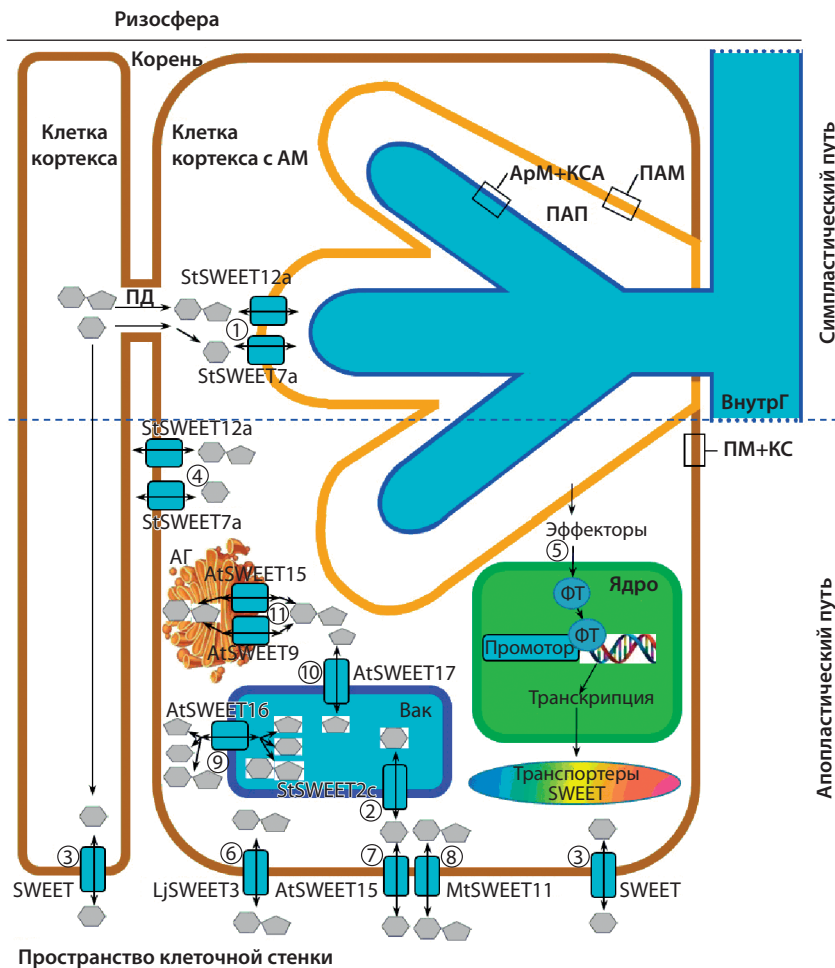


Схема локализации транспортеров семейства SWEET в клетке с арбускулой (Guo et al., 2014; Lin et al., 2014; Chandran, 2015; Chen et al., 2015; Ait Lahmidi et al., 2016; Kryvoruchko et al., 2016; Manck-Götzenberger, Requena, 2016; Sugiyama et al., 2017; Юрков и др., 2019; Hennion et al., 2019; Jeena et al., 2019).

ПМ+КС – плазмалемма и клеточная стенка клетки коры корня; ПАМ – периабускулярная мембрана; ПАП – периабускулярное пространство; АрМ+КСА – арбускулярная мембрана и клеточная стенка арбускулы; ВнутрГ – межклеточная внутрикорневая гифа АМ-гриба; ФТ – фактор транскрипции; АГ – аппарат Гольджи; Вак – растительная вакуоль; ПД – плазмодесмы. Пояснения см. в тексте.

сится глюкозный фасилитатор StSWEET2c (2), см. рисунок; Hennion et al., 2019).

Апопластический путь транспорта сахаров осуществляется как до клеток с АМ, так и без АМ-гриба посредством транспортеров гексоз семейства SWEET (3, см. рисунок; Chardon et al., 2013; Ludewig, Flügge, 2013). Предполагается, что могут существовать и специфические фасилитаторы SWEET для АМ-симбиоза. Так, например, кандидатами на специфический транспорт сахарозы и глюкозы у *S. tuberosum* через плазмалемму клеток коры корня, содержащих арбускулы, могут быть те же белки StSWEET12 и StSWEET7a (4; Manck-Götzenberger, Requena, 2016; Hennion et al., 2019). При этом секретируемые АМ-грибами эффекторы активируют экспрессию генов SWEET либо непосредственно, либо косвенно – через активацию факторов транскрипции (5; Chandran, 2015; Jeena et al., 2018). На роль специфического фасилитатора претендует также белок LjSWEET3, ответственный за транспорт сахарозы в клетки с арбускулами у *Lotus japonicus* (6; Sugiyama et al., 2017; Hennion et al., 2019). Среди неспецифических для АМ транспортеров семейства SWEET известны белки AtSWEET15 (ранее называемый SAG29; Seo et al., 2011)

и MtSWEET11 (Kryvoruchko et al., 2016), локализованные на плазмалемме клетки корня (7 и 8 соответственно).

Обсуждение локализации SWEET белков на органеллах клетки корня носит дискуссионный характер. По некоторым данным, транспортеры клады IV (AtSWEET16 и AtSWEET17) могут быть локализованы в тонопласте растительной вакуоли (9 и 10 соответственно; Chardon et al., 2013; Guo et al., 2014; Jeena et al., 2019). По другим, транспортеры клады III AtSWEET9 и AtSWEET15, переносчики сахарозы, предположительно могут быть локализованы на мембране сети транс-Гольджи (11, см. рисунок).

Таким образом, обобщая сведения о локализации транспортеров семейства SWEET в АМ, можно сделать вывод, что ни для одного из транспортеров не было показано специфической локализации одновременно у двух и более видов растений либо специфической экспрессии генов на тех же условиях, как, например, для фосфатного транспортера (PT4) у *M. truncatula* и ряда других видов растений. Первыми кандидатами для проверки являются StSWEET12 и StSWEET7a.

Функции транспортеров в АМ можно предполагать на основе общих сведений о кладах белков семейства SWEET, но надо отметить, что детальные исследования одновременно и локализации, и функции этих белков в АМ-симбиозе не проводились. Имеются лишь предположения об их роли в АМ. Так, например, в недавней работе J. An с коллегами показано, что MtSWEET1b, возможно, снабжает грибы АМ глюкозой (An et al., 2019). Согласно атласу экспрессии генов *M. truncatula* (MtGEA; <http://mtgea.noble.org/v3/>), MtSWEET1b и MtSWEET6 высоко экспрессируются в клетках с арбускулами, а их предполагаемые ортологи StSWEET1a, StSWEET1b и StSWEET7a (*S. tuberosum* L.) также демонстрируют высокие уровни транскрипции в микоризных корнях (Manck-Götzenberger, Requena, 2016). SWEET транспортеры клады I с наибольшей вероятностью могут участвовать в снабжении сахарами симбиотических систем, в том числе АМ (Doody et al., 2019). Опираясь на вышеперечисленные сведения, полагаем, что исследования функции белков семейства SWEET по-прежнему весьма фрагментарны (см. Прил. 1). Их точное подтверждение на нескольких видах растений остается актуальной задачей.

## Заключение

Белки SWEET являются наиболее важными транспортерами углеводов у растений. Среди них можно обнаружить специфические белки для различных видов симбиозов, в первую очередь среди белков клады I и клады III. SWEET транспортеры весьма вариабельны; при изменении внешних условий может возникать множество изоформ, обладающих различными функциями. Необходимо с осторожностью относиться к идентификации SWEET белков и подбору праймеров для амплификации их генов: с одной стороны, близкие паралоги могут оказаться очень похожими, а с другой – высокая вариабельность между кладами не позволяет построить достоверное филогенетическое древо с вытекающими из этого последствиями. Возможно, именно с последним замечанием связан разброс данных по различным функциям SWEET белков (см. Прил. 1), хотя можно выдвинуть гипотезу об универсальности ряда SWEET генов, особенно тех, что схожи по структуре. Также есть основания считать, что пока идентифицированы не все гены семейства SWEET для *M. truncatula*. Все это свидетельствует в пользу того, что в ближайшие годы представления о функциях этих транспортеров будут расширены.

## Список литературы / References

- Юрков А.П., Крюков А.А., Горбунова А.О., Афонин А.М., Кирпичникова А.А., Добрякова К.С., Мачс Э.М., Шишова М.Ф. Молекулярно-генетические механизмы транспорта сахаров у растений в отсутствие и при развитии арбускулярной микоризы. *Экол. генетика*. 2019;17(1):81-99. DOI 10.17816/ecogen17181-99. [Yurkov A.P., Kryukov A.A., Gorbunova A.O., Afonin A.M., Kirpichnikova A.A., Dobryakova K.S., Machs E.M., Shishova M.F. Molecular genetic mechanisms of sugar transport in plants in the absence and during arbuscular mycorrhiza development. *Ekologicheskaya Genetika = Ecological Genetics*. 2019;17(1):81-99. DOI 10.17816/ecogen17181-99.]
- Ait Lahmidi N., Courty P.E., Brulé D., Chatagnier O., Arnould C., Doidy J., Berta G., Lingua G., Wipf D., Bonneau L. 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. DOI 10.1016/j.plaphy.2016.06.023.
- An J., Zeng T., Ji C., de Graaf S., Zheng Z., Xiao T.T., Deng X., Xiao S., Bisseling T., Limpens E., Pan Z. A *Medicago truncatula* SWEET transporter implicated in arbuscule maintenance during arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*. 2019;224:396-408. DOI 10.1111/nph.15975.
- Cao Y., Liu W., Zhao Q., Cao Y., Liu W., Zhao Q., Long H., Li Z., Liu M., Zhou X., Zhang L. Integrative analysis reveals evolutionary patterns and potential functions of SWEET transporters in Euphorbiaceae. *Int. J. Biol. Macromol.* 2019;139:1-11. DOI 10.1016/j.ijbiomac.2019.07.102.
- Chandran D. Co-option of developmentally regulated plant SWEET transporters for pathogen nutrition and abiotic stress tolerance. *IUBMB Life*. 2015;67(7):461-471. DOI 10.1002/iub.1394.
- Chardon F., Bedu M., Calenge F., Klemens P.A.W., Spinner L., Clement G., Chietera G., Léran S., Ferrand M., Lacombe B., Loudet O., Dinant S., Bellini C., Neuhaus H.E., Daniel-Vedele F., Krapp A. Leaf fructose content is controlled by the vacuolar transporter SWEET17 in *Arabidopsis*. *Curr. Biol.* 2013;23(8):697-702. DOI 10.1016/j.cub.2013.03.021.
- Chen L.-Q., Cheung L.S., Feng L., Tanner W., Frommer W.B. Transport of sugars. *Annu. Rev. Biochem.* 2015;84(1):865-894. DOI 10.1146/annurev-biochem-060614-033904.
- Chen L.-Q., Hou B.-H., Lalonde S., Takanao H., Hartung M.L., Qu X.-Q., Guo W.-J., Kim J.-G., Underwood W., Chaudhuri B., Chermak D., Antony G., White F.F., Somerville S.C., Mudgett M.B., Frommer W.B. Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens. *Nature*. 2010;468:527-532. DOI 10.1038/nature09606.
- Chen L.-Q., Qu X.-Q., Hou B.-H., Sosso D., Osorio S., Fernie A.R., Frommer W.B. Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport. *Science*. 2012;335:207-211. DOI 10.1126/science.1213351.
- Chong J., Piron M.C., Meyer S., Merdinoglu D., Bertsch C., Mestre P. The SWEET family of sugar transporters in grapevine: VvSWEET4 is involved in the interaction with *Botrytis cinerea*. *J. Exp. Bot.* 2014;22:6589-6601. DOI 10.1093/jxb/eru375.
- Cohn M., Bart R.S., Shybut M., Dahlbeck D., Gomez M., Morbitzer R., Hou B.H., Frommer W.B., Lahaye T., Staskawicz B.J. *Xanthomonas axonopodis* virulence is promoted by a transcription activator-like effector-mediated induction of a SWEET sugar transporter in cassava. *Mol. Plant Microbe Interact.* 2014;27(11):1186-1198. DOI 10.1094/MPMI-06-14-0161-R.
- Doidy J., Vidal U., Lemoine R. Sugar transporters in Fabaceae, featuring SUT MST and SWEET families of the model plant *Medicago truncatula* and the agricultural crop *Pisum sativum*. *PLoS One*. 2019;14(9):e0223173. DOI 10.1371/journal.pone.0223173.
- Engel M.L., Holmes-Davis R., McCormick S. Green sperm. Identification of male gamete promoters in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 2005;138(4):2124-2133. DOI 10.1104/pp.104.054213.
- Feng C.Y., Han J.X., Han X.X., Jiang J. Genome-wide identification, phylogeny, and expression analysis of the SWEET gene family in tomato. *Gene*. 2015;573:261-272. DOI 10.1016/j.gene.2015.07.055.
- Gamas P., Nebel F.D.C., Lescure N., Cullimore J.V. Use of a subtractive hybridization approach to identify new *Medicago truncatula* genes induced during root nodule development. *Mol. Plant Microbe Interact.* 1996;9(4):233-242. DOI 10.1094/mpmi-9-0233.
- Gaude N., Bortfeld S., Duensing N., Lohse M., Krajinski F. Arbuscule-containing and non-colonized cortical cells of mycorrhizal roots undergo extensive and specific reprogramming during arbuscular mycorrhizal development. *Plant J.* 2012;69:510-528. DOI 10.1111/j.1365-3113.2011.04810.x.
- Gautam T., Saripalli G., Gahlaut V., Kumar A., Sharma P.K., Balyan H.S., Gupta P.K. Further studies on sugar transporter (SWEET) genes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol. Biol. Rep.* 2019;46:2327-2353. DOI 10.1007/s11033-019-04691-0.
- Guo W.J., Nagy R., Chen H.Y., Pfrunder S., Yu Y.C., Santelia D., Frommer W.B., Martinoia E. SWEET17, a facilitative transporter, mediates fructose transport across the tonoplast of Arabidopsis roots and leaves. *Plant Physiol.* 2014;164:777-789. DOI 10.1104/pp.113.232751.
- Helber N., Wipfel K., Sauer N., Schaarschmidt S., Hause B., Requena N. A versatile monosaccharide transporter that operates in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus* sp. is crucial for the symbiotic relationship with plants. *Plant Cell*. 2011;23:3812-3823. DOI 10.1105/tpc.111.089813.
- Hennion N., Durand M., Vriet C., Doidy J., Maurousset L., Lemoine R., Pourtau N. Sugars en route to the roots. Transport, metabolism and storage within plant roots and towards microorganisms of the rhizosphere. *Physiol. Plant*. 2019;165:44-57. DOI 10.1111/ppl.12751.
- Ho L.H., Klemens P.A.W., Neuhaus H.E., Ko H.Y., Hsieh S.Y., Guo W.J. SISWEET1a is involved in glucose import to young leaves in tomato plants. *J. Exp. Bot.* 2019;70(12):3241-3254. DOI 10.1093/jxb/erz154.
- Hu B., Wu H., Huang W., Song J., Zhou Y., Lin Y. SWEET gene family in *Medicago truncatula*: genome-wide identification, expression and substrate specificity analysis. *Plants*. 2019;8(9):338. DOI 10.3390/plants8090338.
- Hu L.P., Zhang F., Song S.H., Tang X.W., Xu H., Liu G.M., Wang Y., He H.J. Genome-wide identification, characterization, and expres-



- sion analysis of the SWEET gene family in cucumber. *J. Integr. Agric.* 2017;16(7):1486-1501. DOI 10.1016/s2095-3119(16)61501-0.
- Hu W., Hua X., Zhang Q., Wang J., Shen Q., Zhang X., Wang K., Yu Q., Lin Y.R., Ming R., Zhang J. New insights into the evolution and functional divergence of the SWEET family in *Saccharum* based on comparative genomics. *BMC Plant Biol.* 2018;18:270. DOI 10.1186/s12870-018-1495-y.
- Jeena G.S., Kumar S., Shukla R.K. Structure, evolution and diverse physiological roles of SWEET sugar transporters in plants. *Plant Mol. Biol.* 2019;100:351-365. DOI 10.1007/s11103-019-00872-4.
- Jia B., Zhu X.F., Pu Z.J., Duan Y.X., Hao L.J., Zhang J., Chen L.Q., Jeon C.O., Xuan Y.H. Integrative view of the diversity and evolution of SWEET and SemiSWEET sugar transporters. *Front. Plant Sci.* 2017;8:2178. DOI 10.3389/fpls.2017.02178.
- Kafle A., Garcia K., Wang W., Pfeffer P.E., Strahan G.D., Bücking H. Nutrient demand and fungal access to resources control the carbon allocation to the symbiotic partners in tripartite interactions in *Medicago truncatula*. *Plant Cell Environ.* 2019;42:270-284. DOI 10.1111/pce.13359.
- Kanno Y., Oikawa T., Chiba Y., Ishimaru Y., Shimizu T., Sano N., Koshihara T., Kamiya Y., Ueda M., Seo M. AtSWEET13 and AtSWEET14 regulate gibberellin-mediated physiological processes. *Nat. Commun.* 2016;7:13245. DOI 10.1038/ncomms13245.
- Klemens P.A., Patzke K., Deitmer J., Spinner L., Le H.R., Bellini C., Bedu M., Chardon F., Krapp A., Neuhaus H.E. Overexpression of the vacuolar sugar carrier AtSWEET16 modifies germination, growth and stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.* 2013;63:1338-1352. DOI 10.1104/pp.113.224972.
- Kryvoruchko I.S., Sinharoy S., Torres-Jerez I., Sosso D., Pislariu C.I., Guan D., Murray J., Benedict V.A., Frommer W.B., Udvardi M.K. MtSWEET11, a nodule-specific sucrose transporter of *Medicago truncatula*. *Plant Physiol.* 2016;171(1):554-565. DOI 10.1104/pp.15.01910.
- Le H.R., Spinner L., Klemens P.A., Chakraborti D., de Marco F., Vilaine F., Wolff N., Lemoine R., Porcheron B., Géry C., Téoulé E., Chabout S., Mouille G., Neuhaus H.E., Dinant S., Bellini C. Disruption of the sugar transporters AtSWEET11 and AtSWEET12 affects vascular development and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Mol. Plant.* 2015;8:1687-1690. DOI 10.1016/j.molp.2015.08.007.
- Lee J., Lee H., Kim J., Lee S., Kim D.H., Kim S., Hwang I. Both the hydrophobicity and a positively charged region flanking the C-terminal region of the transmembrane domain of signal-anchored proteins play critical roles in determining their targeting specificity to the endoplasmic reticulum or endosymbiotic organelles in *Arabidopsis* cells. *Plant Cell.* 2011;23(4):1588-1607. DOI 10.1105/tpc.110.082230.
- Li M., Xie H., He M., Su W., Yang Y., Wang J., Ye G., Zhou Y. Genome wide identification and expression analysis of the StSWEET family genes in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Genes Genomics.* 2019;42:135-153. DOI 10.1007/s13258-019-00890-y.
- Li X., Si W., Qin Q., Wu H., Jiang H. Deciphering evolutionary dynamics of SWEET genes in diverse plant lineages. *Sci. Rep.* 2018; 8(1):13440. DOI 10.1038/s41598-018-31589-x.
- Li Y., Wang Y., Zhang H., Zhang Q., Zhai H., Liu Q., He S. The plasma membrane-localized sucrose transporter IbSWEET10 contributes to the resistance of sweet potato to *Fusarium oxysporum*. *Front. Plant Sci.* 2017;14(8):197. DOI 10.3389/fpls.2017.00197.
- Lin I.W., Sosso D., Chen L.-Q., Gase K., Kim S.-G., Kessler D., Klinkenberg P.M., Gorder M.K., Hou B.-H., Qu X.-Q., Carter C.J., Baldwin J.T., Frommer W.B. Nectar secretion requires sucrose phosphate synthases and the sugar transporter SWEET9. *Nature.* 2014; 508:546-549. DOI 10.1038/nature13082.
- Ludewig F., Flügge U.I. Role of metabolite transporters in source-sink carbon allocation. *Front. Plant Sci.* 2013;4:231. DOI 10.3389/fpls.2013.00231.
- Manck-Götzenberger J., Requena N. Arbuscular mycorrhiza symbiosis induces a major transcriptional reprogramming of the potato SWEET sugar transporter family. *Front. Plant Sci.* 2016;7:487. DOI 10.3389/fpls.2016.00487.
- Patil G., Valliyodan B., Deshmukh R., Prince S., Nicander B., Zhao M., Sonah H., Song L., Lin L., Chaudhary J., Liu Y., Joshi T., Xu D., Nguyen H.T. Soybean (*Glycine max*) SWEET gene family: insights through comparative genomics, transcriptome profiling and whole genome re-sequence analysis. *BMC Genomics.* 2015;16:520. DOI 10.1186/s12864-015-1730-y.
- Schübler A., Martin H., Cohen D., Fitz M., Wipf D. Characterization of a carbohydrate transportes form symbiotic glomeromycotan fungi. *Nature.* 2006;444:933-936. DOI 10.1038/nature05364.
- Seo P.J., Park J.M., Kang S.K., Kim S.G., Park C.M. An *Arabidopsis* senescence-associated protein SAG29 regulates cell viability under high salinity. *Planta.* 2011;233:189-200. DOI 10.1007/s00425-010-1293-8.
- Sugiyama A., Saida Y., Yoshimizu M., Takanashi K., Sosso D., Frommer W.B., Yazaki K. Molecular characterization of LjSWEET3, a sugar transporter in nodules of *Lotus japonicus*. *Plant Cell Physiol.* 2017;58(2):298-306. DOI 10.1093/pcp/pcw190.
- Sun M.X., Huang X.Y., Yang J., Guan Y.F., Yang Z.N. Arabidopsis RPG1 is important for primexine deposition and functions redundantly with RPG2 for plant fertility at the late reproductive stage. *Plant Reprod.* 2013;26:83-91. DOI 10.1007/s00497-012-0208-1.
- Wei Y., Xiao D., Zhang C., Hou X. The expanded SWEET gene family following whole genome triplication in *Brassica rapa*. *Genes.* 2019;10(9):722. DOI 10.3390/genes10090722.
- Xuan Y.H., Hu Y.B., Chen L.Q., Sosso D., Ducat D.C., Hou B.H., Frommer W.B. Functional role of oligomerization for bacterial and plant SWEET sugar transporter family. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2013;110(39):E3685-E3694. DOI 10.1073/pnas.1311244110.
- Zhao D., You Y., Fan H., Zhu X., Wang Y., Duan Y., Xuan Y., Chen L. The role of sugar transporter genes during early infection by root-knot nematodes. *Int. J. Mol. Sci.* 2018;19(1):E302. DOI 10.3390/ijms19010302.

#### ORCID ID

A.A. Kryukov orcid.org/0000-0002-8715-6723  
T.R. Kudriashova orcid.org/0000-0001-5120-7229  
O.I. Yakhin orcid.org/0000-0001-9039-7969  
A.A. Lubyantsev orcid.org/0000-0002-6134-0290  
M.F. Shishova orcid.org/0000-0003-3657-2986  
A.P. Kozhemyakov orcid.org/0000-0002-9657-2454  
A.P. Yurkov orcid.org/0000-0002-2231-6466

**Благодарности.** Работа выполнена при поддержке РФФИ № 20-016-00245-A (разделы «Общие представления о транспортерах семейства SWEET», «Функции белков семейства SWEET») и № 19-29-05275-МК (раздел «Филогенетика SWEET, их изоформы»), а также в рамках государственного задания № 0482-2021-0004 (раздел «Локализация и функции транспортеров семейства SWEET в клетках корней растений с грибом арбускулярной микорризы»).

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 19.07.2021. После доработки 01.09.2021. Принята к публикации 02.09.2021.