

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫЙ ПРОФИЛЬ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ УНИПОРТЕРОВ САХАРОВ СЕМЕЙСТВА *SWEET* В РЕГУЛЯЦИИ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ПЛОДА У ВИДОВ ТОМАТА (*SOLANUM* СЕКЦИЯ *LYCOPERSICON*)¹

© 2023 г. М. А. Филюшин^а, *, М. А. Слугина^а, А. В. Щенникова^а, Е. З. Кочиева^а

^а Федеральный исследовательский центр “Фундаментальные основы биотехнологии”

Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: michel7753@mail.ru

Поступила в редакцию 18.01.2022 г.

После доработки 25.01.2023 г.

Принята к публикации 25.01.2023 г.

Томат (*Solanum lycopersicum* L.) является важной агрокультурой и, благодаря существованию дикорастущих родственных видов (*Solanum* секция *Lycopersicon*), моделью для изучения развития сочного плода. В работе был проведен анализ экспрессии генов унипортеров сахаров *SWEET1a*, *1b*, *1e*, *3*, *7a*, *10a*, *12c*, *14* и *15* у видов и сортов томата. Для сорта Heinz (*S. lycopersicum*) выявлены гены, наиболее активные в корнях (*SWEET1e*, *3*, *10a* и *12c*), листьях (*SWEET 1a*, *1e*, *3*, *10a* и *12c*) и цветках (*SWEET1a*, *1b*, *7a*, *10a*, *12c*, *14* и *15*). Рост плода сопровождается повышением уровня транскриптов *SWEET110a* и *12c*, созревание плода – *SWEET1a* и *15*. Продемонстрирована дифференциальная экспрессия *SWEET1a*, *1b*, *12c* и *15* в спелом плоде инбредных линий от скрещивания *S. lycopersicum* сорт М82 × *S. pennellii*. ПЦР-РВ анализ показал, что общим для спелого плода анализируемых видов томата является экспрессия генов *SWEET1a* и *12c*, а для видов *S. pennellii*, *S. habrochaites* и *S. cheesmaniae* – *SWEET1b* и *10a*. Определено, что соотношение фруктоза : глюкоза эквимолярно у образцов, за исключением сортов Black Jack и White Beauty (фруктоза : глюкоза ≥ 1.10). Корреляций между уровнем транскриптов генов *SWEET* и соотношением гексоз не выявлено.

Ключевые слова: *Solanum lycopersicum*, дикорастущие виды томата, транспортеры сахаров, унипортеры *SWEET*, содержание сахаров в спелом плоде, соотношение глюкоза : фруктоза

DOI: 10.31857/S001533032360002X, EDN: PZWAJQ

ВВЕДЕНИЕ

Углеводы являются одними из наиболее важных молекул-аккумуляторов энергии, которые обеспечивают строительные компоненты для клеток растений. Доля их в отдельных тканях может достигать 90% и более сухого вещества. В результате фотосинтеза образуются простые сахара, включая глюкозу, количество и доступность которых оказывает ключевое влияние на координацию роста, развития и адаптивности растения [1]. Глюкоза, фруктоза и сахароза, транспортируются от источника (листья) через флоэму к накапливающим органам (цветы, плоды, семена и корни), где запасаются и используются для поддержания их роста и развития [1, 2].

Ключевая роль сахаров в регуляции роста и развития растения подчеркивается их участием в

определении хозяйственно ценных признаков у агрокультур. Так, содержание и соотношение фруктозы и глюкозы значительно влияют на вкус спелых плодов томата *Solanum lycopersicum* L. [3] или ягод винограда *Vitis vinifera* L. [4] в силу того, что фруктоза слаще глюкозы и сахарозы в ~1.2–2.0 раз (<https://www.nutrientsreview.com/articles/sweeteners.html>).

Одна из самых популярных агрокультур – томат *Solanum lycopersicum* L. – входит в секцию *Lycopersicon* рода *Solanum* вместе с 12 дикорастущими родственными видами, относящимися к различным эволюционным группам [5]. Более древние из них (например, *S. habrochaites*, *S. pennellii* и другие зеленоплодные виды) формируют плоды, которые накапливают преимущественно сахарозу, тогда как в составе плодов эволюционно более молодых видов (например, желто/красноплодные виды *S. lycopersicum*, *S. pimpinellifolium* и *S. cheesmaniae*) преобладают глюкоза и фруктоза [6–9]. У первых низкое содержание гексоз сочетается с

¹ Дополнительная информация для этой статьи доступна по doi 10.31857/S001533032360002X для авторизованных пользователей.

необычно высоким отношением фруктозы к глюкозе [7], тогда как последние накапливают данные гексозы в эквимолярных количествах [9]. При этом признак преимущественного по отношению к гексозам накопления сахарозы (сцеплен с активностью генов инвертаз и АДФ-глюкозопирофосфорилазы) и признак неравного соотношения гексоз (определяется локусом *Fgr* (*fructose to glucose ratio*)) наследуются независимо [9]. Так, в плодах линий томата *S. lycopersicum*, несущих аллель *FgrH*, интрогрессированный из *S. habrochaites* LA1777, содержание гексоз преобладает над содержанием сахарозы, а уровень фруктозы значительно выше уровня глюкозы [9, 10].

Локус *Fgr* идентифицирован в геноме томата как ген *SIFgr* (Solyc04g0646410; <https://solgenomics.net/>; другое название гена *SISWEET1a*, LOC101244279, Gene ID: 101244279), кодирующий белок семейства транспортеров сахаров SWEET (Sugars Will Eventually be Exported Transporters) [10]. Повышенный уровень белка SIFgr соответствует высокому соотношению фруктоза : глюкоза в плодах, и оверэкспрессия гена *SIFgr* в трансгенных растениях томата ожидаемо приводит к увеличению данного соотношения [11].

Белки SWEET относятся к унипортерам, которые участвуют во многих биологических процессах, транспортируя сахара от фототрофных к гетеротрофным тканям растения [12, 13]. Семейство SWEET разделено на четыре клады, где транспортеры клады I и II переносят гексозы, III – сахарозу, и IV – фруктозу [14–16]. Считается, что различная локализация и углеводная специфичность этих белков обуславливают многообразие их физиологических функций, что показано на модельном виде *Arabidopsis thaliana* L. [17–25]. Так, в двунаправленном переносе глюкозы участвуют AtSWEET1 и 2 (в том числе, в ризосфере, внося вклад в устойчивость к патогенам), а также AtSWEET4–8 и 13. Дополнительно, AtSWEET5 транспортирует галактозу и отвечает за дозозависимую чувствительность к ней во время прорастания пыльцы, а AtSWEET8 и 13 задействованы в транспорте сахарозы, ассоциированном с фертильностью пыльцы. В транспорте сахарозы участвуют также AtSWEET9 (включая секрецию из паренхимы нектарника во внеклеточное пространство, где сахароза гидролизуеться с образованием смеси сахарозы, глюкозы и фруктозы), AtSWEET11, 12 и 15 (включая отток сахарозы из оболочки семени в зародыш). С транспортом фруктозы связаны белки AtSWEET16 и 17 (в тонопластах листьев и корней, включая ответ на засуху) [17–25].

В геноме томата овощного *S. lycopersicum* сорта Heinz 1706 также идентифицировано и охарактеризовано (структура, филогения и профиль экспрессии) семейство генов *SWEET*. А именно, 9 генов клады I (*SISWEET1a–3*; class Ia), 6 генов кла-

ды II (*SISWEET5–7*; class Ic), 13 генов клады III (*SINEC1* (*SISWEET15*), *SISWEET10a–c*, *SISWEET11a–d*, *SISWEET12a–d*, *SISWEET14*; class II) и 2 гена клады IV (*SISWEET16*, *SISWEET17*; class Ib) [9, 15, 22]. На примере сортов Micro-Tom и Heinz (*S. lycopersicum*), а также красноплодного дикорастущего вида *S. pimpinellifolium* показано, что плоды в процессе созревания характеризуются высоким уровнем транскриптов *SISWEET1e*, *SISWEET3*, *SISWEET7a*, *SISWEET14*, *SISWEET15*, *SISWEET12c* и *SISWEET10a* [22, 26, 27]. В случае зеленоплодных видов томата информация ограничена видом *S. habrochaites* и характеристикой одного гена – *Fgr* (*SWEET1a*), активность которого сцеплена с неравным соотношением фруктозы и глюкозы в плодах [9, 10].

В настоящей работе было проведено сравнение уровней транскриптов генов *SWEET1a*, *SWEET1b*, *SWEET1e*, *SWEET3*, *SWEET7a*, *SWEET10a*, *SWEET12c*, *SWEET14*, и *SWEET15* в спелом плоде у образцов четырех видов томата – трех дикорастущих (зеленоплодные *S. pennellii* и *S. habrochaites*, и желтоплодный *S. cheesmaniae*) и культивируемого вида (*S. lycopersicum*, семь сортов). Кроме того, был проведен сравнительный *in silico* анализ экспрессии данных генов в растениях сорта Heinz и вида *S. pimpinellifolium*, а также в спелом плоде сорта M82 *S. lycopersicum* в сравнении с 74 инбредными линиями M82 × *S. pennellii* LA0716. Экспрессионные данные были сопоставлены с показателями биохимического анализа содержания сахарозы, глюкозы и фруктозы. Полученные результаты будут способствовать углубленному пониманию роли унипортеров SWEET в определении содержания и соотношения растворимых сахаров в спелом плоде, что может быть использовано в селекции томата (в том числе, с помощью интрогрессивной гибридизации с дикорастущими видами) с улучшенными вкусовыми качествами плода.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал. Для проведения исследования были выбраны образцы трех дикорастущих видов томата (зеленоплодные *S. pennellii* LA0716 и *S. habrochaites* LA2144; желтоплодный *S. cheesmaniae* LA0421) и семи сортов томата овощного *S. lycopersicum* (белоплодный White beauty; желтоплодный Самохвал; красноплодные Heinz и Long John; красно-коричневоплодные Paul Robeson, Black Jack и Black Cherry) (рис. 1). Растения были выращены в 2022 году в условиях пленочной теплицы ГБНУ “Федеральный научный центр овощеводства” (ФНЦО, Московская область, Россия). Плоды собирали в сентябре на стадии биологической спелости. В случае сортов томата *S. lycopersicum* и *S. cheesmaniae*, стадия биологической спелости соответствовала плоду мягкой текстуры, полностью сменившему окраску с

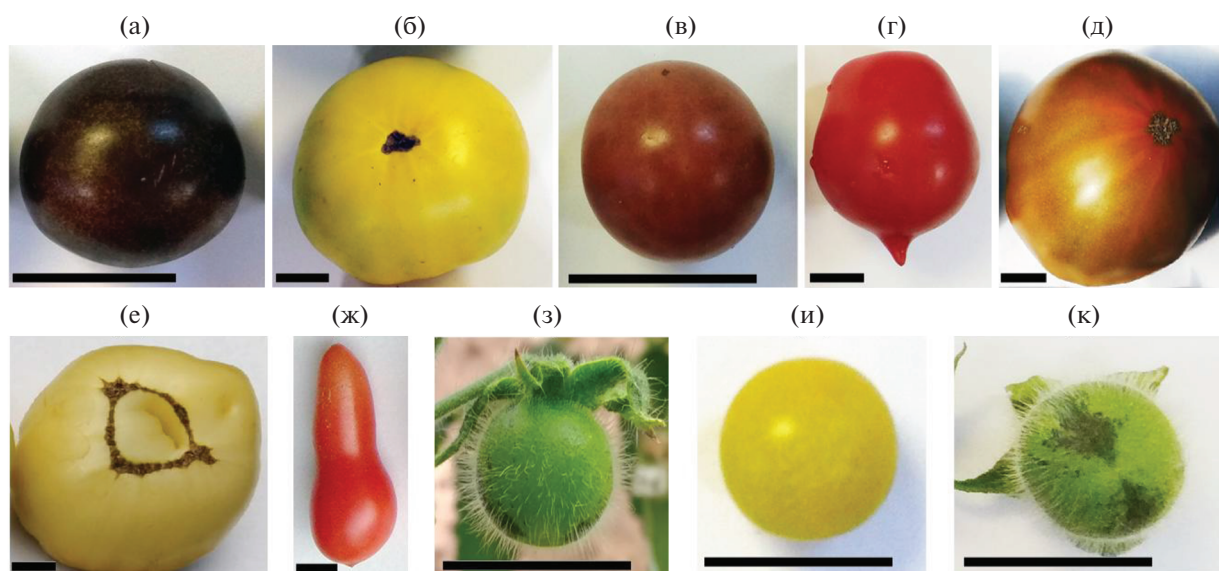


Рис. 1. Фотографии спелого плода *S. lycopersicum* (сорта Black Jack (а), Самохвал (б), Black cherry (в), Heinz (г), Paul Robeson (д), White beauty (е), Long John (ж)), *S. habrochaites* LA2144 (з), *S. cheesmaniae* LA0421 (и), *S. pennellii* LA0716 (к). Черная черта соответствует длине 1 см.

зеленой на финальную. В случае образцов зеленоплодных видов спелые плоды отбирали по размеру, соответствующему финальному, в сочетании с мягкой текстурой. Для биохимического и экспрессионного анализов использовали по одному спелому плоду от двух растений каждого анализируемого образца (вид, сорт).

Получение препаратов суммарной РНК и кДНК.

Из ткани спелого плода (~ 0.05–0.10 г; кожица вместе с мякотью), предварительно измельченной растиранием в жидком азоте, выделяли суммарную РНК с помощью набора RNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN, Германия). Препараты РНК очищали от примеси геномной ДНК (RNase-free DNase set, QIAGEN, Германия), анализировали на качество (электрофорез в 1.5% агарозном геле) и количество (флуориметрия) и использовали для синтеза (с праймером oligo-dT) кДНК (GoScript Reverse Transcription System, Promega, США). Количество РНК и кДНК определяли флуориметрически на приборе Qubit® Fluorometer (Thermo Fisher Scientific) с помощью соответствующих реактивов (Qubit RNA HS Assay Kit и Qubit DS DNA HS Assay Kit, Invitrogen, США).

Анализ профиля экспрессии генов SWEET. *In silico* анализ профиля экспрессии генов SWEET в различных органах *S. lycopersicum* сорт Heinz и *S. pimpinellifolium*, а также в спелом плоде *S. lycopersicum* сорт M82 и 74 инбредных линий *S. lycopersicum* сорт M82 × *S. pennellii* проводили с использованием базы данных Tomato Functional Genomics (<http://ted.bti.cornell.edu/cgi-bin/TFGD/digital/home.cgi>). Визуализацию данных осуществляли с помо-

щью программы для построения тепловых карт (<http://www2.heatmap.ca/expression/>).

Количественную ПЦР в реальном времени (ПЦР-РВ) проводили в двух биологических и трех технических повторах с использованием CFX96 Real-Time PCR Detection System (Bio-Rad Laboratories, США), 3.0 нг кДНК, ген-специфических праймеров и смеси SYBR Green RT-PCR (Синтол, Россия) при следующих условиях: денатурация при 95°C в течение 5 мин, далее 40 циклов денатурации (95°C, 15 с) и отжига/синтеза (60°C, 40 с). Нормализацию данных генной экспрессии осуществляли с применением референсных генов *Expressed* и *ACTIN2* [28]. Ген-специфичные праймеры (Дополнительные материалы, табл. 1) разрабатывали на основе последовательностей исследуемых генов в базе геномных данных томата (*SISWEET1a* Solyc04g064610; *SISWEET1b* Solyc04g064620; *SISWEET1e* Solyc06g060590; *SISWEET3* Solyc03g007360; *SISWEET7a* Solyc08g082770; *SWEET12c* Solyc05g024260; *SWEET10a* Solyc03g097580; *SISWEET14* Solyc03g097560; *SISWEET15* Solyc09g074530; <https://www.solgenomics.net/>).

Анализ содержания сахарозы, глюкозы и фруктозы. Для ферментативного определения сахарозы, глюкозы и фруктозы с помощью спектрофотометрии (340 нм) использовали тест-систему Enzytec™ Liquid Сахароза/D-Глюкоза/D-Фруктоза (R-Biopharm AG, Германия) согласно протоколу производителя. Содержание сахаров измеряли в трех технических повторах. Соотношение фруктоза : глюкоза вычисляли, исходя из полученных средних значений с учетом средней ошибки (\pm SE).

Таблица 1. Содержание сахаров в спелом плоде исследуемых образцов видов томата

Вид/Сорт	Содержание сахаров, мг/г сырой массы; среднее значение \pm SE			Соотношение фруктоза/глюкоза; среднее значение \pm SE
	сахароза	глюкоза	фруктоза	
Томат овощной <i>S. lycopersicum</i>				
Black cherry	0.5 \pm 0.1	30.1 \pm 1.7	29.6 \pm 0.8	0.98 \pm 0.07
Heinz 1706BG	0	12.5 \pm 1.0	13.7 \pm 1.7	1.10 \pm 0.22
Paul Robeson	0.6 \pm 0.09	17.3 \pm 0.9	17.1 \pm 2.2	0.99 \pm 0.17
Black Jack	2.0 \pm 0.2	18.8 \pm 2.6	23.5 \pm 0.9	1.25 \pm 0.19
Самохвал	0	18.2 \pm 0.1	18.1 \pm 3.4	0.99 \pm 0.19
Long John	0	9.7 \pm 1.9	9.8 \pm 1.4	1.01 \pm 0.29
White beauty	0	12.7 \pm 9.0	14.2 \pm 3.7	1.12 \pm 0.41
Дикорастущие виды томата				
<i>S. cheesmaniae</i> LA0421	0.00	3.2 \pm 0.1	3.4 \pm 0.2	1.06 \pm 0.09
<i>S. pennellii</i> LA0716	3.9 \pm 0.8	3.5 \pm 0.4	3.7 \pm 0.2	1.06 \pm 0.16
<i>S. habrochaites</i> LA2144	7.4 \pm 0.2	7.1 \pm 0.1	7.4 \pm 0.2	1.04 \pm 0.04

Статистический анализ. Статистическая обработка результатов ПЦР-РВ (вычисление стандартного отклонения) проводилась с помощью программы Graph Pad Prism v.8 (<https://www.graphpad.com>, США). Результаты выражали как среднее значение \pm стандартное отклонение (SD) на основе трех технических и двух биологических повторов. Для оценки различий применяли *t*-test ($P < 0.01$ указывает на статистическую значимость различия). Регрессионный анализ (поиск корреляции между уровнем экспрессии гена и соотношением глюкоза : фруктоза) проводили также с помощью программы GraphPad Prism v.8.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Профиль экспрессии генов *SWEET* в различных органах видов *S. lycopersicum* и *S. pimpinellifolium*. Первичный анализ профиля экспрессии генов *SWEET* был проведен *in silico* в различных органах *S. lycopersicum* сорта Heinz и *S. pimpinellifolium*.

Было выявлено, что в корнях растений томата сорта Heinz наиболее активны гены *SWEET1e* (8.44 нормализованных чтений RPKM (Reads Per Kilobase Million)), *SWEET3* (8.99), *12c* (3.83) и *10a* (5.22); транскрипты оставшихся генов отсутствуют (*SWEET7a*) или присутствуют в следовых количествах (0.09–1.85) (рис. 2). В листьях тех же образцов высокий уровень транскриптов наблюдается для *SWEET12c* (25.18) и *10a* (41.51), и средний – для *SWEET1a* (12.58), *1e* (11.34) и *3* (5.11). Транскрипты генов *SWEET1b*, *7a*, *14* и *15* отсутствуют или присутствуют в следовых количествах (0.12–0.25) (рис. 2). В листьях дикорастущего вида *S. pimpinellifolium* количество транскриптов *SWEET* в ~ 1.4 – 7.3 раза ниже, чем в листьях сорта Heinz; в то же время транскрипты некоторых ге-

нов, имеющих высокий и средний уровень экспрессии у сорта Heinz, у *S. pimpinellifolium* не экспрессируются (*SWEET1b* и *14*) или детектируются в следовых количествах (*SWEET3* и *15*) (рис. 2).

Было обнаружено, что в бутонах и цветках томата сорта Heinz транскрибируются все анализируемые гены (рис. 2). В бутонах наибольший уровень транскриптов характерен для генов *SWEET1a* (117.16) и *15* (73.00), и относительно высокие значения – для генов *SWEET1b* (45.54), *12c* (43.07), *14* (24.86) и *7a* (24.65), тогда как гены *SWEET1e* (0.88) и *3* (1.00) имеют самую низкую активность. При этом в цветках на стадии антезиса уровень транскриптов генов *SWEET1a*, *1b*, *12c* и *14* сопоставим (15.68–18.97) и снижен в сравнении с экспрессией в бутонах в ~ 1.5 – 6.3 раза. Уровень транскриптов остальных анализируемых генов (1.68–8.72) в цветках падает (*SWEET7a* и *15*) или растет (*SWEET1e*, *3* и *10a*) в сравнении с экспрессией в бутонах (рис. 2).

В сравнении с цветком в образующихся плодах сорта Heinz количество транскриптов генов *SWEET1a*, *3*, *12c*, *14* и *15* снижается (в 56.1, 1.4, 86.2, 1.2 и 13.2 раза, соответственно), а генов *SWEET1b* и *7a* возрастает (в 1.7 и 7.3 раза, соответственно); транскрипты *SWEET1e* и *10a* отсутствуют (рис. 2).

По мере роста плода сорта Heinz до стадии MG (mature green, зеленый жесткий плод финального размера) существенно возрастает уровень транскриптов *SWEET12c* и *10a* (в ~ 170 и 2 раза, соответственно); активность *SWEET3*, *7a* и *15* снижается, *SWEET1b* растет и затем падает, а *SWEET1a* и *14* снижается и затем поднимается. В процессе созревания плода (от MG до биологической спелости) растет экспрессия *SWEET1a* и *15*; уровень транскриптов остальных генов падает до следо-

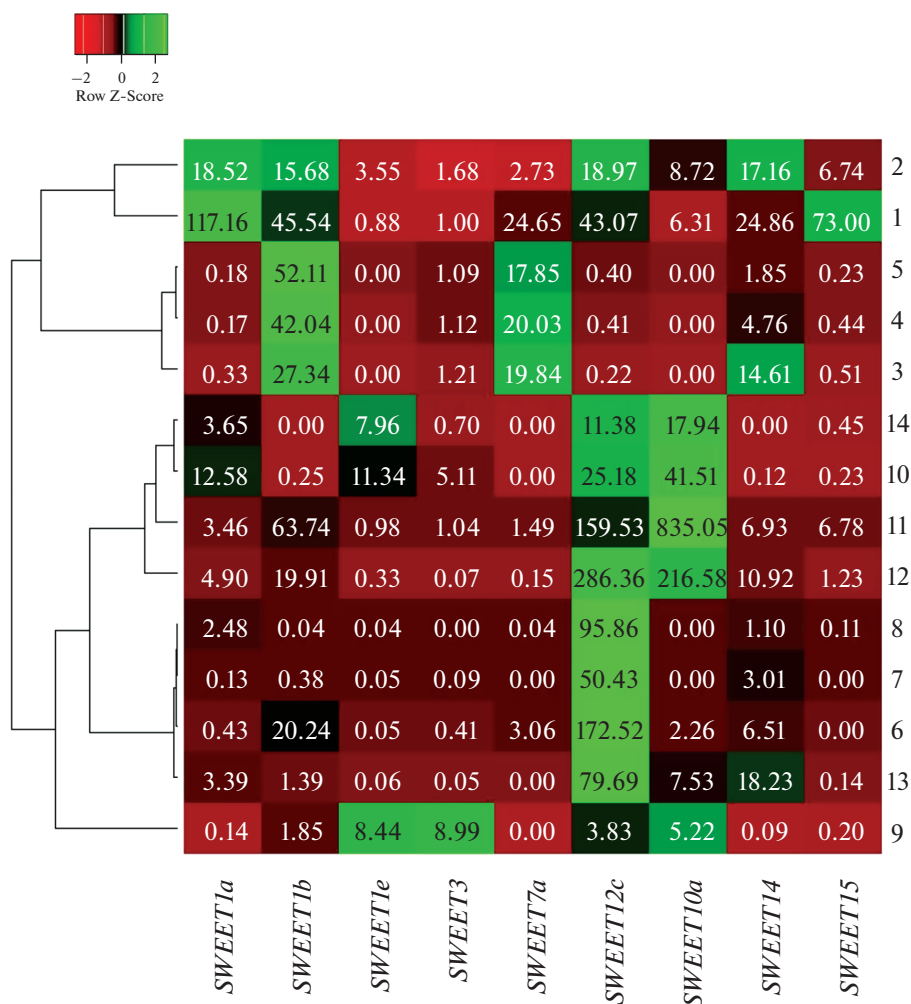


Рис. 2. Тепловая карта экспрессии генов *SWEET1a*, *SWEET1b*, *SWEET1e*, *SWEET3*, *SWEET7a*, *SWEET10a*, *SWEET12c*, *SWEET14* и *SWEET15* в различных органах *S. lycopersicum* сорт Heinz (1 – бутон, 2 – открытый цветок, 3 – плод диаметром 1 см, 4 – плод диаметром 2 см, 5 – плод диаметром 3 см, 6 – зеленый плод финального размера, 7 – зрелый плод на стадии смены окраски, 8 – биологически спелый плод, 9 – корень, 10 – лист) и *S. pimpinellifolium* (11 – незрелый зеленый плод, 12 – жесткий зеленый плод финального размера, 13 – мягкий зеленый плод финального размера, 14 – лист). Тепловая карта построена на основе анализа *in silico* транскриптомных данных (Tomato Functional Genomics), цифрами указаны значения RPKM для экспрессии генов.

вых количеств, кроме *SWEET12c* (снижение от 172.52 до 95.86 RPKM) (рис. 2).

В процессе созревания плода *S. pimpinellifolium* (от MG до биологической спелости) уровень транскриптов *SWEET12c*, как и у сорта Heinz, значителен и снижается (от 159.53 до 79.69 RPKM). Другие гены ведут себя сходным образом в сравнении с генами сорта Heinz, кроме *SWEET1e*, *10a* и *15* (уровень транскриптов падает в ~ 16, 111 и 48 раз, соответственно), а также *SWEET14* (уровень транскриптов повышается в ~2.6 раз) (рис. 2).

Таким образом, среди анализируемых генов были выявлены гены, наиболее активные в вегетативных органах растения томата сорта Heinz (*S. lycopersicum*). В корнях это *SWEET1e*, *3*, *10a* и *12c*, а в листьях – *SWEET1a*, *1e*, *3*, *10a* и *12c*. Важ-

но отметить, что есть гены, экспрессия которых значительна в листьях сорта Heinz, но отсутствует (*SWEET1b* и *14*) или крайне низка (*SWEET15*) в листьях дикорастущего красноплодного вида *S. pimpinellifolium*. Кроме того, в листьях *S. pimpinellifolium* все анализируемые гены менее активны, чем у сорта Heinz. Репродуктивные ткани (бутоны и цветки) сорта Heinz характеризуются заметной активностью семи генов – *SWEET1a*, *1b*, *7a*, *10a*, *12c*, *14* и *15*. В сравнении с цветком, в плоде уровень транскриптов данных генов существенно падает (*SWEET1a*, *3*, *12c*, *14* и *15*) или повышается (*SWEET1b* и *7a*). Рост плода до стадии MG сопровождается значительным увеличением уровня транскриптов *SWEET12c* и *10a*, тогда как в процессе дальнейшего созревания плода (до биологической спелости) уровень транскриптов этих

генов снижается, и, одновременно, растет экспрессия *SWEET1a* и *15*. Созревание плода *S. pimpinellifolium* сопровождается сходной с сортовой динамикой экспрессии *SWEET12c* и существенными отличиями в случае генов *SWEET1e*, *10a*, *14* и *15*.

Наблюдаемая дифференциальная экспрессия генов при сравнении сорта Heinz (*S. lycopersicum*) и вида *S. pimpinellifolium* или же при сравнении различных тканей или стадий развития плода внутри образцов подтверждает правильность выбора данных генов для дальнейшего сравнительного анализа между сортами и видами томата.

Профиль экспрессии генов *SWEET* в спелом плоде образцов популяции *S. lycopersicum* × *S. pennellii*. Анализ экспрессии генов *SWEET* в спелом плоде *S. lycopersicum* (сорт М82) и 74 инбредных линий сорта М82, полученных от скрещивания с образцом *S. pennellii*, был проведен *in silico*.

В результате было выявлено, что гены *SWEET1e*, *3* и *7a* не экспрессируются ни в плоде сорта М82, ни в инбредных линиях. Транскрипты генов *SWEET10a* и *14* отсутствуют, или присутствуют в следовых количествах (за исключением двух линий из 74, где наблюдается существенный уровень транскриптов *SWEET10a* или *14*) (рис. 3). Относительно низкая активность характерна для гена *SWEET15* (0.08–10.19 RPKM), тогда как уровень транскриптов генов *SWEET1a* (2.52–56.83), *1b* (2.50–65.22) и *12c* (11.91–249.91) высок (относительно *SWEET15*) и имеет значительный разброс внутри популяции (рис. 3). В спелом плоде сорта М82 наиболее высокий уровень транскриптов наблюдается для генов *SWEET12c* (27.04) и *1a* (15.73), средний для *SWEET1b* (6.22) и низкий для *SWEET15* (1.12) (рис. 3).

Таким образом, среди анализируемых генов были выделены четыре — *SWEET12c*, *1a*, *1b* и *15*, имеющие существенный уровень транскриптов в спелом плоде инбредных линий, полученных в результате скрещивания красноплодного сорта М82 *S. lycopersicum* и дикорастущего зеленоплодного образца *S. pennellii*. Показано, что в инбредных линиях уровень транскриптов данных генов может быть как ниже, так и значительно выше сортового уровня (рис. 2, 3), что предполагает их важную роль в определении содержания и состава сахаров в плоде томата различных сортов и видов.

Уровень транскриптов генов *SWEET* в спелых плодах образцов видов томата. Уровень транскриптов генов *SWEET1a*, *1b*, *1e*, *3*, *7a*, *10a*, *12c*, *14* и *15* был определен в спелом плоде у образцов четырех видов томата — трех дикорастущих (*S. pennellii*, *S. habrochaites* и *S. cheesmaniae*) и культивируемого (*S. lycopersicum*, семь сортов).

Транскрипты гена *SWEET1e* не были обнаружены ни в одном анализируемом образце, как дикорастущих видов, так и сортов. В плодах зелено-

плодного вида *S. habrochaites* выявлены транскрипты остальных восьми анализируемых генов. При этом наиболее высокий уровень экспрессии был показан для генов *SWEET10a* и *15*, другие гены экспрессировались примерно на 1–2 порядка ниже. Другие два дикорастущих вида характеризовались наличием в плодах мРНК *SWEET1b*, *10a*, *12c* и *14* (зеленоплодный *S. pennellii*), и *SWEET1a*, *1b*, *7a* и *10a* (желтоплодный *S. cheesmaniae*). Таким образом, общим для всех трех дикорастущих видов оказалось присутствие мРНК двух генов — *SWEET1b* и *10a* (рис. 4).

В плодах сортов культивируемого вида *S. lycopersicum* транскрипты *SWEET1a* и *12c* присутствовали у всех образцов, за исключением *SWEET12c* у белоплодного сорта White Beauty. Наиболее высокий уровень транскриптов *SWEET1a* наблюдался у красноплодных сортов Heinz и Самохвал, тогда как *SWEET12c* — только у сорта Heinz. Плоды двух сортов отличались от 5 остальных сортов наличием транскриптов *SWEET14* и *15* (сорт Heinz, красные плоды) и *SWEET7a* (сорт Black Jack, красно-коричневые плоды) (рис. 4). Таким образом, за редким исключением, гены *SWEET1a* и *12c* в разной степени активны в спелых плодах и дикорастущих видов, и сортов *S. lycopersicum*. В то же время, дифференциальная экспрессия остальных шести генов (вплоть до ее отсутствия) может быть одной из причин межвидовых различий в транспорте сахаров и, следовательно, качественных признаках плода.

Содержание сахарозы, глюкозы и фруктозы в спелых плодах образцов видов томата. В тканях спелого плода тех же образцов видов и сортов томата было определено содержание сахарозы, глюкозы и фруктозы (табл. 1). Показано, что только плоды дикорастущих видов *S. pennellii* и *S. habrochaites*, имеющие зеленую окраску, содержат значительное количество сахарозы, сопоставимое как с уровнем глюкозы, так и с уровнем фруктозы (табл. 1). Плоды *S. cheesmaniae*, а также сортов White Beauty, Самохвал, Heinz и Long John, имеющие окраску, отличную от зеленой (рис. 1), сахарозы не содержали. В плодах остальных анализируемых сортов *S. lycopersicum* (оттенки красного; рис. 1) сахароза присутствовала в малых или следовых количествах (табл. 1).

Для образцов *S. lycopersicum* и *S. cheesmaniae* было характерно высокое содержание глюкозы и фруктозы (каждой гексозы в ~3–30 раз больше, чем сахарозы). В сопоставлении с *S. pennellii* и *S. habrochaites* количество каждого моносахарида в плодах анализируемых образцов накапливалось больше в ~3.0–9.4 и ~1.4–4.2 раза, соответственно (табл. 1).

Для каждого анализируемого образца было сопоставлено содержание фруктозы и глюкозы. В результате выявлено, что соотношение данных

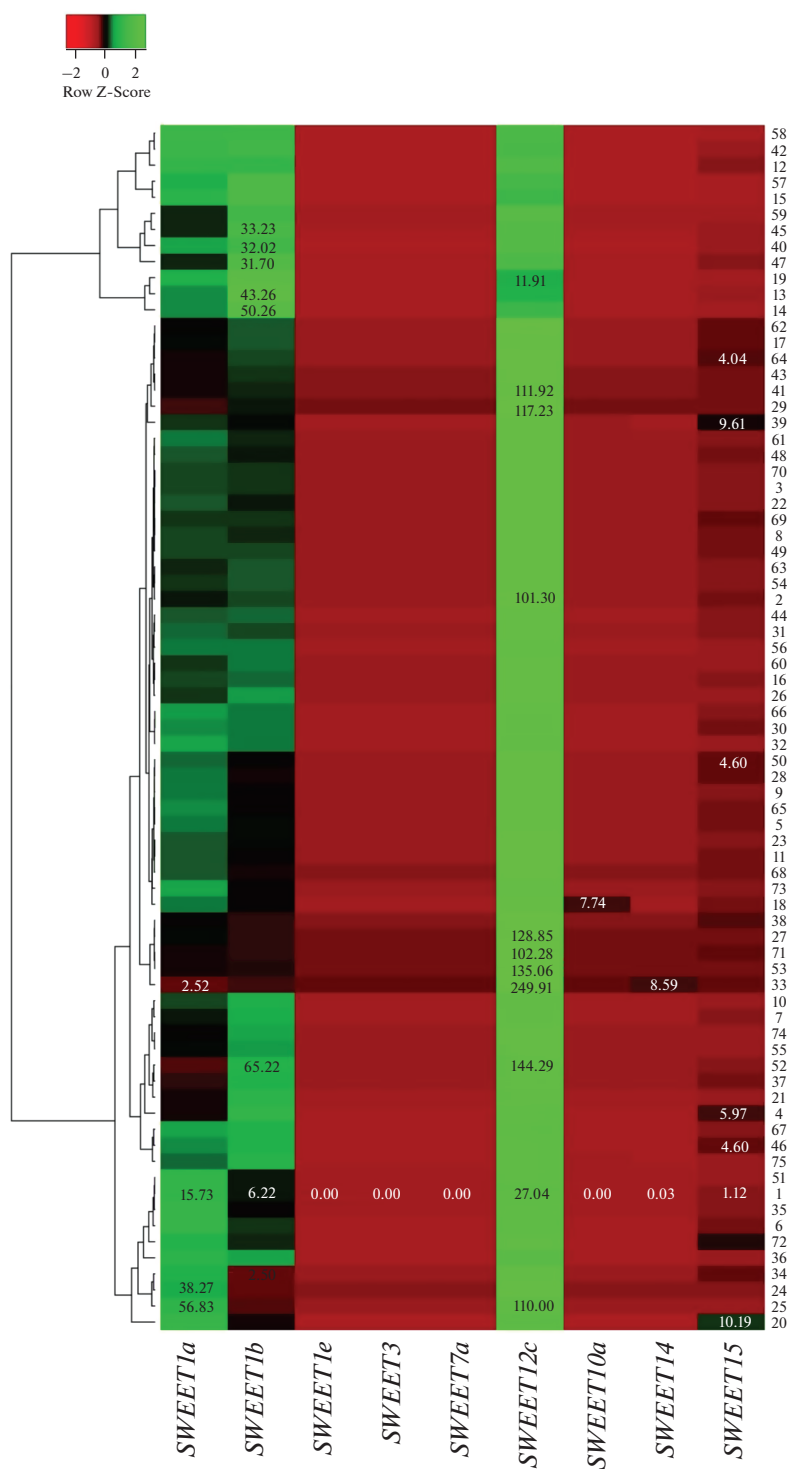


Рис. 3. Тепловая карта экспрессии генов *SWEET1a*, *SWEET1b*, *SWEET1e*, *SWEET3*, *SWEET7a*, *SWEET10a*, *SWEET12c*, *SWEET14* и *SWEET15* в спелом плоде сорта *S. lycopersicum* сорт М82 (1) и инбредных линий *S. lycopersicum* сорт М82 × *S. pennellii* LA0716 (2–75). Тепловая карта построена на основе анализа *in silico* транскриптомных данных (Tomato Functional Genomics). Указаны значения RPKM для экспрессии генов у сорта М83, а также наибольшие и минимальное значение RPKM для генов *SWEET1a*, *SWEET1b*, *SWEET12c* и *SWEET15*. Значения RPKM для генов *SWEET1e*, *SWEET3*, *SWEET7a*, *SWEET10a* и *SWEET14* составили 0.00, 0.00, 0.00, 0.00–0.35 (исключение – 7.74 у линии 18) и 0.00–0.24 (исключение – 8.59 у линии 33) соответственно.

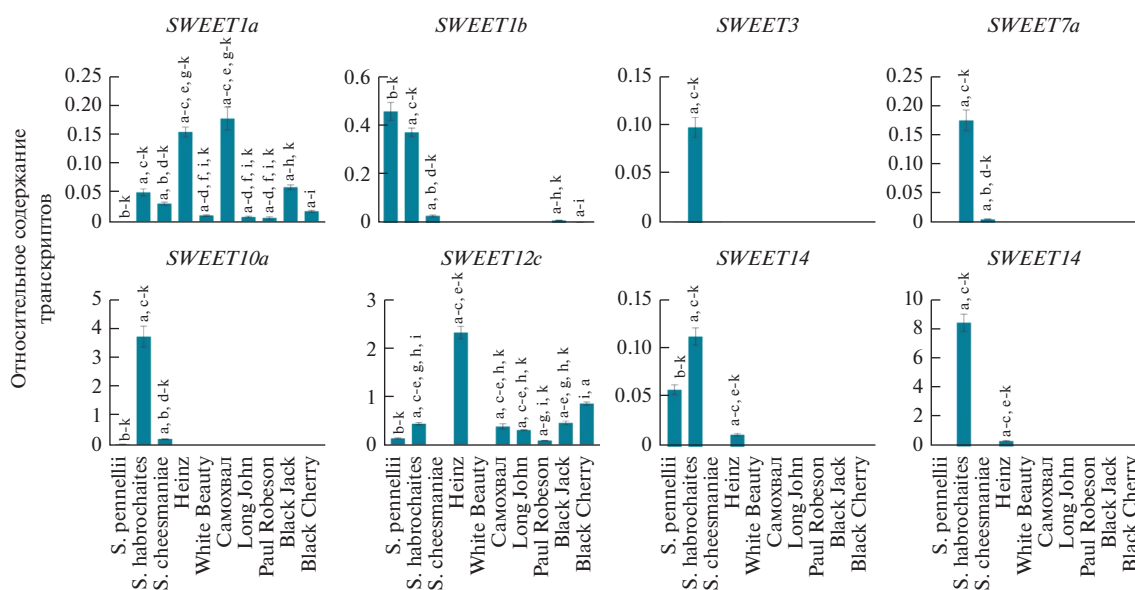


Рис. 4. Профиль экспрессии генов *SWEET1a*, *SWEET1b*, *SWEET1e*, *SWEET3*, *SWEET7a*, *SWEET10a*, *SWEET12c*, *SWEET14* и *SWEET15* в спелом плоде дикорастущих видов томата (*S. pennellii* LA0716, *S. habrochaites* LA2144 и *S. cheesmaniae* LA0421) и культивируемого вида *S. lycopersicum* (сорта Heinz, White Beauty, Самохвал, Long John, Paul Robeson, Black Jack и Black Cherry). Буквами а–к обозначена существенная ($P > 0.01$) разница в уровне транскриптов между образцами.

гексоз эквимолярно (фруктоза : глюкоза = 0.98–1.10) у большинства анализируемых образцов (и сортов, и видов), за исключением сортов Black Jack и White Beauty, в спелых плодах которых количество фруктозы оказалось выше количества глюкозы на ~10–25% (фруктоза : глюкоза > 1.10) (табл. 1).

Проведенная оценка возможных корреляций между уровнем транскриптов проанализированных генов *SWEET* и соотношением гексоз показала отсутствие какой-либо связи между данными параметрами.

ОБСУЖДЕНИЕ

Томат *S. lycopersicum*, представляя собой одну из самых важных сельскохозяйственных культур, одновременно является моделью для изучения созревания сочного плода. Как селекции томата, так и научным исследованиям способствует наличие дикорастущих родственных видов, поскольку отдаленная гибридизация позволяет интродуцировать в линии и сорта томата ценные признаки – от устойчивости к различным биотическим и абиотическим стрессам до измененных и даже новых качеств урожая [29]. Одной из ключевых целевых характеристик томата является вкус плода, который определяется, в частности, содержанием и соотношением сахаров [30]. Кроме вкусовых вариаций, качество и количество сахаров оказывает также не менее значимое влияние на интенсивность различных метаболических путей [31, 32].

В развитии плода томата выделяют стадии активного деления клеток завязи после оплодотворения, быстрого роста (расширение плода за счет увеличения клеток), медленного роста (созревание, когда происходят значительные метаболические изменения) и биологической спелости. Процесс сопровождается постоянным экспортом сахарозы в клетки запасующей паренхимы из ситовидных клеток через апопласт [27]. Для этого используется локализованный в плазматической мембране механизм транспорта сахаров с помощью белков-транспортеров, специфичных для сахарозы и/или отдельных гексоз [14–16, 33], который считается основным фактором урожайности.

Целью настоящего исследования стал сравнительный анализ экспрессии генов унипортеров сахаров семейства *SWEET* в спелом плоде томата. Гены *SWEET1a*, *1b*, *1e*, *3*, *7a*, *10a*, *12c*, *14*, и *15* были выбраны из всего семейства на основе опубликованных данных, касающихся идентификации и классификации генов *SWEET S. lycopersicum* [15, 22], анализа их экспрессии у сортов томата [22, 26, 27] и показанного участия аллеля *SWEET1a* в увеличении соотношения фруктоза : глюкоза в плодах [9, 10].

Для исследования мы использовали образцы томата четырех видов, включая различные сорта *S. lycopersicum* и три дикорастущих родственных вида *S. pennellii*, *S. habrochaites* (древние виды) и *S. cheesmaniae* (эволюционно сравнительно молодой вид). Выбор был основан на связи окраски плода с составом растворимых сахаров, а именно

том явлении, что спелые плоды зеленоплодных видов томата накапливают преимущественно сахарозу, тогда как для желто-красных плодов это редуцирующие сахара – фруктоза и глюкоза. Таким образом, отобранные нами образцы различались окраской спелого плода: зеленая у *S. pennellii* и *S. habrochaites*, белая у сорта White Beauty, желтая у *S. cheesmaniae* и сорта Самохвал и оттенки красного в случае остальных сортов (рис. 1).

С учетом известной углеводной специфичности унипортеров *SWEET* [14–16], анализируемые нами гены, предположительно, участвуют в переносе гексоз (гены клады I *SWEET1a*, *1b*, *1e* и *3*, а также ген клады II *SWEET7a*) и сахарозы (гены клады III *SWEET10a*, *12c*, *14* и *15*). Из этого следует, что активность первых может оказывать влияние на количество и соотношение гексоз, а последних – на содержание сахарозы (в том числе, в качестве источника гексоз) в спелом плоде. В виду известного участия аллеля *SWEET1a* *S. habrochaites* LA1777 в регуляции соотношения гексоз в плоде [9, 10], для анализа был использован другой образец (LA2144) вида *S. habrochaites*.

Проведенный *in silico* анализ экспрессии отобранных генов в красноплодных образцах томата сорта Heinz (*S. lycopersicum*) и дикорастущего вида *S. pimpinellifolium* (рис. 2) позволил определить гены, которые наиболее активны в процессе роста и созревания плода, а также те, которые ассоциированы с различиями между видами. Судя по значительной активности генов *SWEET1a*, *1b*, *7a*, *10a*, *12c*, *14* и *15* в бутонах и цветках сорта Heinz, регуляция содержания сахаров в плоде начинается задолго до оплодотворения семязачатков и связана не только с завязью (будущим плодом), но и с развитием зародышей, как это показано, к примеру, для *SWEET15* [27].

Данные проведенного анализа (рис. 2) подтвердили, что среди генов *SWEET* в плоде активны *SISWEET3*, *7a*, *14*, *15*, *12c* и *10a*, что показано ранее на примере сортов Микро-Том и Heinz и вида *S. pimpinellifolium* [22, 26, 27]. Однако высокий уровень транскриптов *SISWEET1e*, полученный ранее [22, 26, 27], не согласуется с данными нашего анализа: транскрипты гена в спелом плоде не были выявлены ни у вида, ни у сорта (рис. 2).

Сходный профиль экспрессии и значительная при развитии плода активность генов *SWEET12c* и *1b* предполагает консервативность их функции в транспорте сахарозы и гексоз, соответственно, как минимум, на последних этапах эволюции видов томата. В отличие от сорта Heinz плоды *S. pimpinellifolium* характеризовались существенно более высокими уровнями транскриптов *SWEET10a* и *14* (транспорт сахарозы) и низким уровнем *SWEET7a* (транспорт гексоз) (рис. 2). Это говорит о том, что даже у эволюционно и морфологически самого близкого к *S. lycopersicum* вида томата (*S. pimpinel-*

lifolium) имеются отличия в регуляции переноса сахаров в плоде. Возможно, это является отражением эволюции плодоспецифичного механизма транспорта сахаров, тогда как в листе, с учетом сходного между образцами профиля экспрессии анализируемых генов (рис. 2), вероятные изменения не так значимы.

Дальнейший сравнительный *in silico* анализ экспрессии генов *SWEET* в спелом плоде сорта M82 *S. lycopersicum* и 74 инбредных линий, полученных в результате скрещивания красноплодного сорта M82 и дикорастущего зеленоплодного образца *S. pennellii* [34], выявил значительные уровни транскриптов *SWEET1a*, *1b*, *12c* и *15*. Существенные колебания этих уровней между инбредными линиями (рис. 3) предполагают важную, зависимую от генотипа роль данных четырех унипортеров в определении содержания и состава сахаров в плоде томата различных сортов и видов. При этом выдвинутое ранее предположение (на основании тандемной локализации и высокой идентичности аминокислотных последовательностей) о сходных транспортных свойствах *SISWEET1a* и *1b* в гомеостазе гексоз во время созревания плода [9] не коррелирует с существенными различиями в уровне транскриптов данных генов в спелом плоде у образцов линий (рис. 3). Тем не менее, данные унипортеры могут действовать совместно, дополняя друг друга или же дублируя функцию при переносе гексоз.

Анализ экспрессии *SWEET* с помощью ПЦР-РВ показал, что за редким исключением, гены *SWEET1a* и *12c* в разной степени активны в спелых плодах, как у дикорастущих видов, так и у сортов томата (рис. 4), что подтверждает консервативность их функции в процессе эволюции видов томата. Поскольку аллель *FgrH* (*SWEET1a*), сцепленный с увеличением соотношения фруктоза : глюкоза в спелом плоде, является специфичным для *S. habrochaites* LA1777 [9, 10], дифференциальная экспрессия остальных шести генов как одна из причин различий в транспорте сахаров и качественных признаков плода между видами влияет, вероятно, на количество гексоз/сахарозы, но не на соотношение гексоз.

Проведенная оценка возможных корреляций между уровнем транскриптов генов *SWEET* и соотношением фруктоза : глюкоза в спелых плодах выявила отсутствие какой-либо связи между данными параметрами. В том числе, это касается уровня транскриптов *SWEET1a*, для которого ранее показано соответствие между повышенной экспрессией гена и изменением соотношения гексоз в плоде [11]. Изменение соотношения гексоз ($\Phi : \Gamma > 1.10$) у сортов Black Jack и White Beauty (табл. 1) может означать вероятное присутствие в родословной данных сортов интрогрессии из *S. habrochaites* LA1777 [10] или же наличие особен-

ностей генотип-специфичной регуляции под воздействием совокупности генов *SWEET*.

Таким образом, в данной работе было проведено сравнение профиля экспрессии генов *SWEET1a, 1b, 1e, 3, 7a, 10a, 12c, 14* и *15* в растениях томата. Результаты, полученные при сравнении сорта Heinz и *S. pimpinellifolium*, позволили определить сходство и различия в профиле экспрессии данных генов между культивируемым и дикорастущим красноплодными видами. Анализ экспрессии генов в спелом плоде сорта M82 в сравнении с 74 инбредными линиями M82 × *S. pennellii* продемонстрировал влияние интрогрессии генетического материала дикорастущего вида в сорт на разброс экспрессионных данных между инбредными линиями, что является перспективным для селекции томата с улучшенными вкусовыми качествами плода. ПЦР-РВ анализ экспрессии генов *SWEET* в спелом плоде видов томата, различающихся содержанием сахаров в плоде, эволюционным возрастом и окраской плода (*S. pennellii, S. habrochaites, S. cheesmaniae* и *S. lycopersicum*), выявил гены, специфично активные в дикорастущих видах, а также 2 гена – *SWEET1a* и *12c*, функция которых предположительно консервативна между всеми анализируемыми образцами. Сопоставление экспрессионных данных с показателями биохимического анализа содержания сахарозы, глюкозы и фруктозы корреляций не выявило. В целом, было показано, что каждый образец томата имеет свой специфичный профиль экспрессии девяти генов *SWEET*, что предполагает существование особенностей механизма транспорта сахаров в плоде томата для каждого отдельного генотипа. Полученные результаты будут способствовать углубленному пониманию роли унипортеров *SWEET* в определении содержания и соотношения растворимых сахаров в спелом плоде, что может быть использовано в селекции томата с улучшенными вкусовыми качествами плода.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда (№ 19–16–00016) и Министерства науки и высшего образования РФ.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Yoon J., Cho L.H., Tun W., Jeon J.S., An G. Sucrose signaling in higher plants // *Plant Sci.* 2021. V. 302: 110703. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110703>
2. Sami F., Siddiqui H., Hayat S. Interaction of glucose and phytohormone signaling in plants // *Plant Physiol. Biochem.* 2019. V. 135. P. 119. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.11.005>
3. Ji Y., Nuñez Ocaña D., Choe D., Larsen D.H., Marcelis L.F.M., Heuvelink E. Far-red radiation stimulates dry mass partitioning to fruits by increasing fruit sink strength in tomato // *New Phytol.* 2020. V. 228. P. 1914. <https://doi.org/10.1111/nph.16805>
4. Zhang Z., Zou L., Ren C., Ren F., Wang Y., Fan P., Li S., Liang Z. VvSWEET10 mediates sugar accumulation in grapes // *Genes (Basel)*. 2019. V. 10: 255. <https://doi.org/10.3390/genes10040255>
5. Peralta I.E., Spooner D.M. Granule-bound starch synthase (*GBSSI*) gene phylogeny of wild tomatoes (*Solanum* L. section *Lycopersicon* [Mill.] Wettst. subsection *Lycopersicon*) // *Am. J. Bot.* 2001. V. 88. P. 1888.
6. Davies J.N. Occurrence of sucrose in the fruit of some species of *Lycopersicon* // *Nature*. 1966. V. 209. P. 640. <https://doi.org/10.1038/209640a0>
7. Miron D., Schaffer A.A. Sucrose phosphate synthase, sucrose synthase, and invertase activities in developing fruit of *Lycopersicon esculentum* Mill. and the sucrose accumulating *Lycopersicon hirsutum* Humb. and Bonpl. // *Plant Physiol.* 1991. V. 95. P. 623. <https://doi.org/10.1104/pp.95.2.623>
8. Beckles D.M., Hong N., Stamova L., Luengwilai K. Biochemical factors contributing to tomato fruit sugar content: a review // *Fruits*. 2012. V. 67. P. 49. <https://doi.org/10.1051/fruits/2011066>
9. Shammai A., Petreikov M., Yeselson Y., Faigenboim A., Moy-Komemi M., Cohen S., Cohen D., Besaulov E., Efrati A., Houminer N., Bar M., Ast T., Schuldiner M., Klemens P.A.W., Neuhaus E. et al Natural genetic variation for expression of a *SWEET* transporter among wild species of *Solanum lycopersicum* (tomato) determines the hexose composition of ripening tomato fruit // *Plant J.* 2018. V. 96. P. 343. <https://doi.org/10.1111/tjp.14035>
10. Levin I., Gilboa N., Yeselson E., Shen S., Schaffer A.A. *Fgr*, a major locus that modulates fructose to glucose ratio in mature tomato fruit // *Theor. Appl. Genet.* 2000. V. 100. P. 256. <https://doi.org/10.1007/s001220050034>
11. Ho L.H., Klemens P.A.W., Neuhaus H.E., Ko H.Y., Hsieh S.Y., Guo W.J. SlSWEET1a is involved in glucose import to young leaves in tomato plants // *J. Exp. Bot.* 2019. V. 70. P. 3241. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz154>
12. Julius B.T., Leach K.A., Tran T.M., Mertz R.A., Braun D.M. Sugar Transporters in Plants: New Insights and Discoveries // *Plant Cell Physiol.* 2017. V. 58. P. 1442. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx090>
13. Chen L.Q. *SWEET* sugar transporters for phloem transport and pathogen nutrition // *New Phytol.* 2014. V. 201. P. 1150. <https://doi.org/10.1111/nph.12445>
14. Chen L.-Q., Qu X.-Q., Hou B.-H., Sossó D., Osorio S., Fernie A.R., Frommer W.B. Sucrose efflux mediated by *SWEET* proteins as a key step for phloem transport // *Science*. 2012. V. 335. P. 207. <https://doi.org/10.1126/science.1213351>
15. Patil G., Valliyodan B., Deshmukh R., Prince S., Nicanter 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 compara-

- tive genomics, transcriptome profiling and whole genome re-sequence analysis // *BMC Genomics*. 2015. V. 16: 520.
<https://doi.org/10.1186/s12864-015-1730-y>
16. Klemens P.A., Patzke K., Deitmer J., Spinner L., Le Hir 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* // *Plant Physiol*. 2013. V. 163. P. 1338.
<https://doi.org/10.1104/pp.113.224972>
 17. Chen L.Q., Hou B.H., Lalonde S., Takanaga 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. et al. Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens // *Nature* 2010. V. 468. P. 527.
<https://doi.org/10.1038/nature09606>
 18. Eom J.S., Chen L.Q., Sosso D., Julius B.T., Lin I.W., Qu X.Q., Braun D.M., Frommer W.B. SWEETs, transporters for intracellular and intercellular sugar translocation // *Curr. Opin. Plant Biol*. 2015. V. 25. P. 53.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.04.005>
 19. Isoda R., Palmay Z., Yoshinari A., Chen L.Q., Tama F., Frommer W.B., Nakamura M. SWEET13 transport of sucrose, but not gibberellin, restores male fertility in *Arabidopsis sweet13*; 14 // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 2022. V. 119: e2207558119.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2207558119>
 20. Chen H.Y., Huh J.H., Yu Y.C., Ho L.H., Chen L.Q., Tholl D., Frommer W.B., Guo W.J. The *Arabidopsis* vacuolar sugar transporter SWEET2 limits carbon sequestration from roots and restricts *Pythium* infection // *Plant J*. 2015. V. 83. P. 1046.
<https://doi.org/10.1111/tpj.12948>
 21. Valifard M., Le Hir R., Müller J., Scheuring D., Neuhaus H.E., Pommerrenig B. Vacuolar fructose transporter SWEET17 is critical for root development and drought tolerance // *Plant Physiol*. 2021. V. 187. P. 2716.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiab436>
 22. 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. V. 573. P. 261.
<https://doi.org/10.1016/j.gene.2015.07.055>
 23. Wang J., Yu Y.C., Li Y., Chen L.Q. Hexose transporter SWEET5 confers galactose sensitivity to *Arabidopsis* pollen germination via a galactokinase // *Plant Physiol*. 2022. V. 189. P. 388.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiac068>
 24. Lin I., 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 I.T., Frommer W.B. Nectar secretion requires sucrose phosphate synthases and the sugar transporter SWEET9 // *Nature*. 2014. V. 508. P. 546.
<https://doi.org/10.1038/nature13082>
 25. Chen L.Q., Lin I.W., Qu X.Q., Sosso D., McFarlane H.E., Londoño A., Samuels A.L., Frommer W.B. A cascade of sequentially expressed sucrose transporters in the seed coat and endosperm provides nutrition for the *Arabidopsis* embryo // *Plant Cell*. 2015. V. 27. P. 607.
<https://doi.org/10.1105/tpc.114.134585>
 26. Zhang X., Feng C., Wang M., Li T., Liu X., Jiang J. Plasma membrane-localized SISWEET7a and SISWEET14 regulate sugar transport and storage in tomato fruits // *Hortic. Res*. 2021. V. 8: 186.
<https://doi.org/10.1038/s41438-021-00624-w>
 27. Ko H.Y., Ho L.H., Neuhaus H.E., Guo W.J. Transporter SISWEET15 unloads sucrose from phloem and seed coat for fruit and seed development in tomato // *Plant Physiol*. 2021. V. 187. P. 2230.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiab290>
 28. Efremov G.I., Slugina M.A., Shchennikova A.V., Kochieva E.Z. Differential regulation of phytoene synthase PSY1 during fruit carotenogenesis in cultivated and wild tomato species (*Solanum* section *Lycopersicon*) // *Plants*. 2020. V. 9: 1169.
<https://doi.org/10.3390/plants9091169>
 29. Fortuny A.P., Bueno R.A., Pereira da Costa J.H., Zanor M.I., Rodríguez G.R. Tomato fruit quality traits and metabolite content are affected by reciprocal crosses and heterosis // *J. Exp. Bot*. 2021. V. 72. P. 5407.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erab222>
 30. Klee H.J., Giovannoni J.J. Genetics and control of tomato fruit ripening and quality attributes // *Annu. Rev. Genet*. 2011. V. 45. P. 41.
<https://doi.org/10.1146/annurev-genet-110410-132507>
 31. Jia H., Jiu S., Zhang C., Wang C., Tariq P., Liu Z., Wang B., Cui L., Fang J. Abscisic acid and sucrose regulate tomato and strawberry fruit ripening through the abscisic acid-stress-ripening transcription factor // *Plant Biotechnol. J*. 2016. V. 14. P. 2045.
<https://doi.org/10.1111/pbi.12563>
 32. De Rocchis V., Jammer A., Camehl I., Franken P., Roitsch T. Tomato growth promotion by the fungal endophytes *Serendipita indica* and *Serendipita herbamans* is associated with sucrose de-novo synthesis in roots and differential local and systemic effects on carbohydrate metabolisms and gene expression // *J. Plant Physiol*. 2022. V. 276: 153755.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2022.153755>
 33. Cai Y., Yin L., Tu W., Deng Z., Yan J., Dong W., Gao H., Xu J., Zhang N., Wang J., Zhu L., Meng Q., Zhang Y. Ectopic Expression of *VvSUC27* Induces Stenospermy and Sugar Accumulation in Tomato Fruits // *Front. Plant Sci*. 2021. V. 12: 759047.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.759047>
 34. Eshed Y., Abu-Abied M., Saranga Y., Zamir D. *Lycopersicon esculentum* lines containing small overlapping introgressions from *L. pennellii* // *Theor. Appl. Genet*. 1992. V. 83. P. 1027.
<https://doi.org/10.1007/BF00232968>