

УДК 577.21

ПОЛНОГЕНОМНАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНОВ, КОДИРУЮЩИХ ТРАНСПОРТЕРЫ САХАРОВ У БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ

© 2024 М. А. Корженевский¹, Ю. Л. Мощенская¹, *, Т. В. Тарелкина¹, Н. А. Галибина¹¹Институт леса — обособленное подразделение Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”, Петрозаводск, 185910 Россия

*e-mail: tselishcheva.yulia@mail.ru

Поступила в редакцию 12.03.2024 г.

После доработки 11.04.2024 г.

Принята к публикации 16.05.2024 г.

Транспортеры сахаров играют важную роль в регуляции дальнего транспорта сахарозы в растениях. Основным поглотителем сахарозы у древесных растений является формирующаяся древесина. Таким образом, транспорт сахарозы, регулируемый семействами генов *SUT*, *SWEET* и *MST*, будет определять формирование древесной биомассы. На основании данных генома березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula* Roth) мы идентифицировали и проанализировали кодирующие транспортеры сахаров у *Betula pendula*. Мы провели BLAST-поиск, филогенетический, структурный анализы и анализ цис-действующих элементов генов-переносчиков сахаров и определили их хромосомную локализацию. Нам удалось идентифицировать и охарактеризовать три гена семейства *SUT*, 10 генов *SWEET* и 36 генов *MST*, которые имеют типичное для семейства количество функциональных и трансмембранных доменов. Показано, что береза повислая содержит меньшее количество генов-переносчиков сахаров по сравнению с *A. thaliana*, что, вероятно, связано с апопластным типом загрузки терминальной флоэмы у *Arabidopsis*, тогда как у березы повислой загрузка флоэмы осуществляется преимущественно симпластически. Полученные результаты могут быть полезны для дальнейшего изучения участия транспортеров сахарозы в различных биосинтетических процессах древесных растений и служить основой для различных биотехнологических манипуляций.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth, транспорт сахаров, *SUT*, *SWEET*, *MST*, структура гена.

DOI: 10.31857/S0016675824100034 **EDN:** WGDMZI

Береза повислая (*Betula pendula* Roth) — пионерный бореальный вид древесных растений [1]. Небольшой размер генома (440 млн п.н.) [1] и быстрое ювенильное развитие делают березу привлекательным объектом для лесной биотехнологии [1, 2]. Для физиологии растений особый интерес представляет форма березы повислой — береза карельская (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti) как объект исследования для изучения механизмов формирования тканей ствола. Карельскую березу характеризуют узорчатая древесина и достаточно большое разнообразие форм роста [3–6]. Ранее было показано, что повышенное содержание сахарозы в камбиальной зоне узорчатых деревьев карельской березы приводит к изменению профилей экспрессии генов и активности ферментов, метаболизирующих сахарозу [7–10]. У березы повислой и узорчатых деревьев карельской березы сахароза в зоне роста и дифференцировки ксилемы расщепляется преимущественно сахарозосинтазой [8–10], а формирование узорчатой

древесины связано с деградацией сахарозы апопластной инвертазой и поступлением в клетку большого количества гексоз [7, 9–11].

Разгрузка флоэмы является первым этапом снабжения метаболитами акцепторных тканей, и ее нарушение может привести к изменению программы дифференцировки производных камбия [12]. Разгрузка флоэмы может происходить как апопластически, так и симпластически в зависимости от типа акцепторной ткани, стадии развития и вида растения. У древесных растений радиальный транспорт сахарозы из флоэмы в дифференцирующуюся ксилему включает выгрузку из ситовидной трубки в лучевые клетки, транспорт через лучевые клетки и экспорт из лучевых клеток в развивающиеся волокна и сосудистые элементы [13]. Полученные изображения плазмодесм [14, 15] и данные по содержанию сахарозы [7, 16, 17], полученные на различных древесных растениях, показывают, что транспорт сахарозы из ситовидных трубок в клетки

лучей и дальнейший радиальный перенос через лучевые клетки у древесных видов осуществляется преимущественно симпластически [12], при этом в литературе имеются данные о симпластической изоляции клеток радиальной паренхимы в зоне формирования древесины, что указывает на наличие апопластической стадии транспорта сахарозы от лучевых клеток к элементам волокон и сосудов [18].

Апопластный транспорт сахарозы возможен только при участии транспортеров сахаров (ST). ST растений представлены тремя семействами трансмембранных белков: SUT (переносчики сахарозы), SWEET (переносчики сахарозы и гексоз) и MST (переносчики моносахаров) (рис. 1). Семейство SUT представлено симпортерами H⁺/сахарозы (см. рис. 1). Они транспортируют субстрат в цитозоль из апопласта или вакуолей. У двудольных растений SUT подразделяют на I, II и III типы. I тип характерен только для двудольных растений. Как правило, белки этого типа расположены на плазматической мембране, и их экспрессия характерна для таких комплексов, как ситовидные элементы/клетки-спутники (SE/CC) [19–22]. Тип II отличается наличием цитоплазматической петли, для которой предполагается сигнальная функция; экспрессия белков этого типа характерна для акцепторных органов растений [23–27]. Белки III типа характерны для мембраны тонопласта, поэтому предполагается, что они участвуют в поддержании внутриклеточного гомеостаза [22, 27].

Семейство SWEET представлено унипортерами, которые транспортируют сахара из цитозоля как в апопласт, так и во внутриклеточные компартменты (см. рис. 1). Семейство SWEET делится на четыре типа, различающихся по функции и субстрату. Типы I и II транспортируют гексозы, причем тип I характерен для корней, тип II — для флоэмы и генеративных органов [28]. Предположительно белки SWEET II типа принимают участие в разгрузке комплекса SE/CC [29–31]. Тип III отличается способностью транспортировать дисахарида, поэтому представляет наибольший интерес для изучения транспорта сахарозы в развивающуюся ксилему древесных растений. Белки IV типа локализируются на тонопласте, предположительно их функция заключается в поддержании внутриклеточного метаболизма [31, 32].

Семейство MST — самое обширное среди растительных ST. Оно включает семь подсемейств: STP, или HT (белки-транспортеры сахарозы/транспортеры гексозов), ERD6 (early response to dehydration)-подобные белки, pGlucT/SBG1 (пластический транспортер глюкозы/супрессор G-белка beta1), INT (переносчики инозитола или циклических полиолов), PMT (переносчики полиолов, ранее PLT), TMT (тонопластические переносчики моносахаров) и VGT (вакуолярные переносчики

глюкозы). Белки MST транспортируют гексозы и некоторые сахарные спирты (например, инозитол и сорбит) из цитозоля в апопласт или клеточные компартменты. Для MST были предложены различные механизмы транспорта: симпортеры H⁺, антипортеры или простые каналы.

Цель нашей работы — идентификация и детальная характеристика генов, кодирующих ST в геноме березы повислой. Полученные данные могут служить основой для изучения участия белков ST в различных биосинтетических процессах и могут быть использованы для разработки биотехнологических подходов для получения древесины с заданными свойствами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Идентификация генов ST

Гены ST *B. pendula* были идентифицированы с помощью BLAST-поиска по геному *B. pendula* на веб-сайте Genomevolution <https://genomevolution.org/coge/GenomeInfo.pl?gid=35080>. В качестве BLAST-запроса для поиска генов SUT мы использовали известные гены *A. thaliana*, *V. vinifera*, *P. trichocarpa*, для генов SWEET — *A. thaliana*, *P. trichocarpa*, для генов MST — *A. thaliana*, *V. vinifera* (пороговое значение E 1,00E-05). Последовательности *A. thaliana* и *P. trichocarpa* были получены из Phytozome 13 (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>) [27, 31], последовательности *V. vinifera* — из NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) [33]. Сходство последовательностей определяли путем парного выравнивания с использованием EMBOSS Needle (https://www.ebi.ac.uk/Tools/psa/emboss_needle/). Кроме того, область размером 2 т.п.н. выше стартового кодона каждого гена считали промоторной последовательностью.

Филогенетический анализ

MEGA 11.0 (<http://www.megasoftware.net/>) использовали для построения филогенетических деревьев семейств генов BpSUT, BpSWEET, BpMST. На основании гомологии с генами-переносчиками сахаров *A. thaliana*, *V. vinifera*, *P. trichocarpa* гены *B. pendula* были разделены на различные подгруппы. Все последовательности предварительно выравнивались с помощью программы MUSCLE [34]. Филогенетические деревья были построены с использованием MEGA 11.0 методом максимального подобия с моделью LG + G (1000 bootstrap replicates) для SUT, с моделью JTT + F + G (1000 bootstrap replicates) для SWEET, с моделью LG + F + G и (500 bootstrap replicates) для MST. Филогенетические деревья были визуализированы с помощью онлайн-инструмента iTOL.

Структурный анализ

Информация о структуре экзонов/интронов генов была собрана из аннотаций генома *B. pendula* на сайте: <https://genomeevolution.org/coge/GenomeInfo.pl?gid=35080>.

Экзон-интронную организацию генов-переносчиков сахаров визуализировали с помощью сервера отображения структуры генов (GSDS 2.0, <http://gsds.gao-lab.org/>) [35]. Для поиска консервативных доменов использовался веб-инструмент поиска NCBI Batch web CD-Search (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/bwrpsb/bwrpsb.cgi>). Программа DeepTMHMM 1.0.24 (<https://dtu.biolib.com/DeepTMHMM>) использовалась для прогнозирования трансмембранной топологии потенциальных переносчиков сахаров. MEME (v5.5.5; <http://meme-suite.org/tools/meme>) использовали для анализа мотивов белков BpSUT, BpSWEET, BpMST со следующими параметрами: минимальная ширина мотивов — 6; максимальная ширина мотивов — 50 и количество мотивов — 12 для SUT, 7 для SWEET и 12 для MST. Для визуализации мотивов, консервативных доменов и трансмембранной структуры транспортеров сахаров использовали программу TBtools [36].

Анализ цис-действующих элементов в промоторе генов ST у *B. pendula*

Мы извлекли промоторную последовательность (2 т.п.н.) генов-транспортеров сахаров из генома *B. pendula* и преобразовали ее в формат файла FASTA. Поиск цис-регуляторных элементов в промоторных последовательностях осуществляли с помощью программы PlantPAN 3.0 TF/TFBS Search (<http://plantpan.itsps.ncku.edu.tw/plantpan3/TFsearch.php>). Результаты группировали по функциям цис-регуляторных элементов в последовательностях промотора. Группы были названы следующим образом: “Абиотические” (мотивы, связанные с ответами на различные абиотические стрессы), “Ткани” (мотивы, связанные с тканеспецифической экспрессией), “Гормональные” (мотивы, связанные с ответами на различные фитогормоны), “Биотические” (мотивы, связанные с биотическими взаимодействиями), “Ответ на сахара” (мотивы, связанные с усилением или подавлением экспрессии генов сахарами) и “Другие” (мотивы с другими функциями). Результаты были визуализированы с помощью TBtools.

Хромосомная локализация и эволюционный анализ ST-генов у *B. pendula*

Хромосомное расположение генов ST определяли по аннотации генома *B. pendula* (<https://genomeevolution.org/coge/GenomeInfo.pl?gid=35080>). Результаты были визуализированы с помощью TBtools.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Идентификация ST-генов у *B. pendula*

В геноме березы повислой мы обнаружили все известные группы генов ST, SUT, SWEET и обширную группу MST. Мы идентифицировали в общей сложности 103 предполагаемых гена-переносчика сахаров. Анализ CDD и TMHMM позволил идентифицировать среди них 49 генов, содержащих специфичные для семейства функциональные и трансмембранные домены (доп. табл. 1).

BpSUT. Поиск в геноме *Betula pendula* выявил четыре гена, кодирующих белок, гомологичный SUT *Arabidopsis thaliana*, *Populus trichocarpa* и *Vitis vinifera* [27, 33]. Анализ структуры белка показал, что три последовательности содержат домен, специфичный для семейства SUT (GPH sucrose) [22]. Предсказанное количество трансмембранных доменов для продуктов идентифицированных генов, равное 12, соответствует полученным ранее данным. Названия обнаруженным генам были даны в соответствии с идентичностью кодируемых белков ближайшим белкам *A. thaliana*, которая составляла от 60,6 до 71,8% (см. табл. 1). Длина белковых последовательностей SUT составляла 477 (SUT2), 602 (SUT3) и 498 (SUT4) аминокислот. Все белки по результатам прогнозирования локализованы на плазматической мембране (см. доп. табл. 1) (<https://services.healthtech.dtu.dk/services/DeepLoc-2.0/>).

BpSWEET. Поиск в геноме *B. pendula* выявил 17 генов, кодирующих белковые последовательности, гомологичные SWEET *A. thaliana* и *P. trichocarpa* [31]. Анализ структуры белков показал, что 10 из 17 обнаруженных белков можно отнести к семейству SWEET по наличию двух функциональных (MtN3) и семи трансмембранных доменов. Идентичность обнаруженных белков ближайшим белкам *A. thaliana* колебалась от 27,3% (BpSWEET17с) до 68,2% (BpSWEET2). Длина последовательностей белка SWEET варьировала от 235 (BpSWEET2) до 509 (BpSWEET11) аминокислот (см. табл. 1). BpSWEET11 значительно длиннее остальных и содержит удвоенное количество доменов. Предполагаемое разделение этого белка на две последовательности (между 7-м и 8-м трансмембранными доменами) позволяет получить два продукта, каждый из которых имеет два домена MtN3 и семь трансмембранных доменов. Однако это разделение остается лишь предположением и нуждается в экспериментальном подтверждении. Прогноз субклеточной локализации показывает, что белки BpSWEET локализуются на клеточной мембране или мембране вакуолей и лизосом (см. табл. 1).

BpMST. Семейство генов MST включает семь подсемейств: два больших подсемейства — ERD6 (early response to dehydration) и STP/HT (sugar transport proteins/hexosetransporter), пять небольших

Таблица 1. Гены, кодирующие переносчики сахаров (ST) *B. pendula*.

Ген	ID гена	Число АК остатков в белке	Ближайший гомолог <i>A. thaliana</i> / процент идентичности	Локализация функционального домена	Внутриклеточная локализация / Score
<i>BpSUT2</i>	Vrev01.c0594.g0012.m0001	477	AT1G22710.1/60.6	14–467	Плазмалемма/0.66 Лизосома, вакуоль/0.60
<i>BpSUT3</i>	Vrev01.c0101.g0045.m0001	602	AT2G02860.1/71.7	58–587	Плазмалемма/0.75 Лизосома, вакуоль/0.70
<i>BpSUT4</i>	Vrev01.c0568.g0003.m0001	498	AT1G09960.1/71.8	21–488	Плазмалемма/0.74 Лизосома, вакуоль/0.58
<i>BpSWEET1</i>	Vrev01.c1719.g0001.m0001	269	AT1G21460.1/55.4	50–118 155–233	Плазмалемма/0.61
<i>BpSWEET2</i>	Vrev01.c1289.g0002.m0001	235	AT3G14770.1/68.2	18–102 138–233	Лизосома, вакуоль/0.80
<i>BpSWEET3</i>	Vrev01.c0505.g0022.m0001	249	AT5G53190.1/58,7	9–96 132–216	Плазмалемма/0.72 Лизосома, вакуоль/0.68
<i>BpSWEET4</i>	Vrev01.c0094.g0006.m0001	246	AT3G28007.1/54.3	10–96 136 – 217	Плазмалемма/0.79 Лизосома, вакуоль/0.62
<i>BpSWEET7</i>	Vrev01.c0188.g0031.m0001	250	AT4G10850.1/53.5	10–94 134–218	Плазмалемма/0.70 Лизосома, вакуоль/0.63
<i>BpSWEET9</i>	Vrev01.c0171.g0029.m0001	250	AT2G39060.1/46.9	28–94 133–213	Лизосома, вакуоль/0.47
<i>BpSWEET11</i>	Vrev01.c0557.g0049.m0001	509	AT3G48740.1/30.4	11–98 133–218 256–324 358–444	Плазмалемма/0.72

Таблица 1. Продолжение

Ген	ID гена	Число АК остатков в белке	Ближайший гомолог <i>A. thaliana</i> / процент идентичности	Локализация функционального домена	Внутриклеточная локализация / Score
<i>BpSWEET17a</i>	Brev01.c0142.g0090.m0001	260	AT4G15920.1/46.8	6–91 128–212	Плазмалемма/0.72
<i>BpSWEET17b</i>	Brev01.c0142.g0093.m0001	298	AT4G15920.1/40.9	22–88 124–208	Плазмалемма/0.35
<i>BpSWEET17c</i>	Brev01.c0142.g0092.m0001	394	AT4G15920.1/27.3	174–227 279–361	Лизосома, вакуоль/0.54
<i>BpSTP1a</i>	Brev01.c0241.g0013.m0001	521	AT1G11260.1/79.2	31–478	Плазмалемма/0.82 Лизосома, вакуоль/0.59
<i>BpSTP1b</i>	Brev01.c0278.g0017.m0001	508	AT1G11260.1/68.3	28–468	Плазмалемма/0.80 Лизосома, вакуоль/0.61
<i>BpSTP2</i>	Brev01.c0384.g0010.m0001	517	AT1G07340.1/58.0	29–471	Плазмалемма/0.79
<i>BpSTP3a</i>	Brev01.c0892.g0004.m0001	505	AT5G61520.1/64.1	28–473	Плазмалемма/0.78
<i>BpSTP3b</i>	Brev01.c0659.g0014.m0001	509	AT5G61520.1/59.0	28–474	Плазмалемма/0.80
<i>BpSTP5a</i>	Brev01.c0151.g0006.m0001	503	AT1G34580.1/69.4	29–474	Плазмалемма/0.74
<i>BpSTP5b</i>	Brev01.c0373.g0003.m0001	515	AT1G34580.1/55.9	39–485	Плазмалемма/0.77
<i>BpSTP7</i>	Brev01.c0518.g0064.m0001	1154	AT4G02050.1/35.5	174–616	Пластиды/0.98
<i>BpSTP10</i>	Brev01.c0970.g0004.m0001	511	AT3G19940.1/70.1	30–476	Плазмалемма/0.83

Таблица 1. Продолжение

Ген	ID гена	Число АК остатков в белке	Ближайший гомолог <i>A. thaliana</i> / процент идентичности	Локализация функционального домена	Внутриклеточная локализация / Score
<i>VpSTR13a</i>	Vprev01.c0329.g0008.m0001	535	AT5G26340.1/80.1	30–476	Плазмалемма/0.72 Лизосома, вакуоль/0.59
<i>VpSTR13b</i>	Vprev01.c0329.g0007.m0001	547	AT5G26340.1/71.3	61–506	Плазмалемма/0.64 Лизосома, вакуоль/0.61
<i>VpSTR14</i>	Vprev01.c0996.g0010.m0001	517	AT1G77210.1/76.2	32–476	Плазмалемма/0.78
<i>VpSTR15</i>	Vprev01.c5190.g0001.m0001	472	AT1G07340.1/29.7	6–457	Плазмалемма/0.59
<i>VpSTR16</i>	Vprev01.c5248.g0001.m0001	605	AT1G11260.1/24.7	1–417 459–605	Плазмалемма/0.48
<i>VpPMT3</i>	Vprev01.c0874.g0025.m0001	496	AT2G18480.1/69.3	30–473	Плазмалемма/0.75
<i>VpPMT4a</i>	Vprev01.c0407.g0011.m0001	527	AT2G20780.1/71.1	64–501	Плазмалемма/0.68 Лизосома, вакуоль/0.65
<i>VpPMT4b</i>	Vprev01.c0288.g0031.m0001	533	AT2G20780.1/68.2	62–499	Плазмалемма/0.67 Лизосома, вакуоль/0.69
<i>VpPMT5a</i>	Vprev01.c0807.g0001.m0001	532	AT3G18830.1/66.1	40–491	Плазмалемма/0.78
<i>VpPMT5b</i>	Vprev01.c0806.g0001.m0001	524	AT3G18830.1/65.0	38–489	Плазмалемма/0.73
<i>VpPMT6</i>	Vprev01.c0874.g0024.m0001	497	AT4G36670.1/63.0	24–474	Плазмалемма/0.71
<i>VpPMT7a</i>	Vprev01.c0389.g0024.m0001	564	AT2G16120.1/45.4	90–543	Плазмалемма/0.56
<i>VpPMT7b</i>	Vprev01.c0389.g0025.m0001	536	AT3G18830.1/46.9	71–518	Лизосома, вакуоль/0.74 Плазмалемма/0.59

Таблица 1. Окончание

Ген	ID гена	Число АК остатков в белке	Ближайший гомолог <i>A. thaliana</i> / процент идентичности	Локализация функционального домена	Внутриклеточная локализация / Score
<i>BpINT1</i>	Bprev01.c0066.g0021.m0001	497	AT2G43330.1/77.8	35–463	Лизосома, вакуоль/0.74 Плазмалемма/0.61
<i>BpINT2</i>	Bprev01.c0709.g0003.m0001	508	AT1G30220.1/66.6	1–472	Плазмалемма/0.73
<i>BpINT4</i>	Bprev01.c0091.g0018.m0001	575	AT4G16480.1/64.4	34–543	Плазмалемма/0.78 Лизосома, вакуоль/0.63
<i>BpTMT2</i>	Bprev01.c0455.g0033.m0001	739	AT4G35300.7/77.7	13–210 516–713	Плазмалемма/0.62
<i>BpVGT2</i>	Bprev01.c0671.g0015.m0001	499	AT5G17010.4/77.3	49–494	Лизосома, вакуоль/0.55
<i>BpVGT3</i>	Bprev01.c0999.g0007.m0001	560	AT5G59250.1/75.2	106–554	Пластиды/0.97
<i>BppGlcT1</i>	Bprev01.c0624.g0025.m0001	543	AT5G16150.3/77.9	108–526	Пластиды/0.98
<i>BppGlcT2</i>	Bprev01.c0532.g0007.m0001	535	AT1G05030.1/72.2	94–513	Пластиды/0.98
<i>BpSGB2</i>	Bprev01.c0389.g0055.m0001	486	AT1G67300.2/73.9	52–469	Лизосома, вакуоль/0.71
<i>BpERD-6like1</i>	Bprev01.c0506.g0037.m0001	479	AT5G18840.1/72.6	40–467	Лизосома, вакуоль/0.68 Плазмалемма/0.64
<i>BpERD-6like3</i>	Bprev01.c0702.g0007.m0001	487	AT1G54730.2/67.8	52–480	Лизосома, вакуоль/0.71 Плазмалемма/0.60
<i>BpERD-6like4</i>	Bprev01.c0863.g0023.m0001	480	AT2G48020.2/69.2	46–473	Лизосома, вакуоль/0.76 Плазмалемма/0.59
<i>BpERD-6like5</i>	Bprev01.c1229.g0007.m0001	486	AT1G75220.1/80.3	50–480	Плазмалемма/0.68
<i>BpERD-6like6</i>	Bprev01.c1874.g0009.m0001	484	AT1G75220.1/81.9	46–478	Плазмалемма/0.65

Примечание. Локализацию функциональных доменов определяли с помощью NCBI CDD-Search. Предсказание внутриклеточной локализации выполняли в DeepLoc 2.0

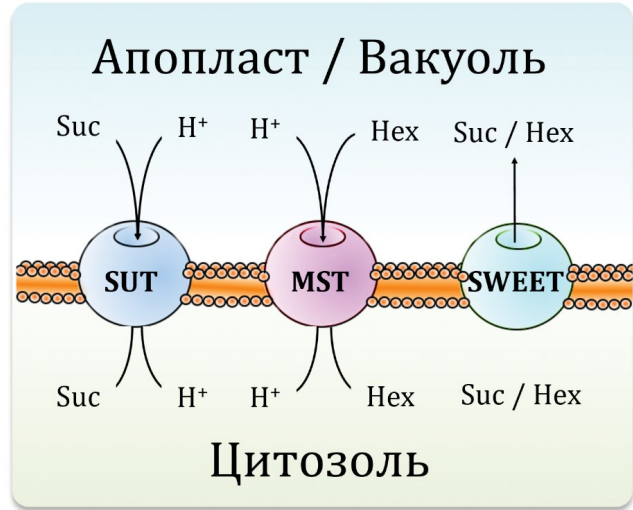


Рис. 1. Схема, отображающая механизм транспорта сахаров белками-переносчиками (ST).

подсемейств – PMT (linear polyol transporters, ранее называемые PLT), INT (inositol/cyclic polyol transporters), TMT (tonoplastic monosaccharide transporters), VGT (vacuolar glucose transporters) и pGlucT/SBG1 (plastidic glucose transporter/Suppressor of G protein beta 1) [32]. Обнаружено 81 MST, гомологичных MST *A. thaliana* и *V. vinifera*, из них 36 соответствовали MST по наличию функциональных и трансмембранных доменов. Из них 14 гомологичны белкам STP/HT, 5 ERD-6like, 8 PMT, 3 INT, 1 TMT, 2 VGT и 3 pGlucT/SBG1. Идентичность обнаруженных белков ближайшим белкам *A. Thaliana* варьировала от 24,7% (BpSTP16) до 81,9% (BpERD-6like 5). Длина последовательностей белков MST составляла от 472 (BpSTP15) до 1154 (BpSTP7) аминокислот. Большинство представителей BpMST локализуются на плазматической мембране, мембране вакуолей или мембране лизосом. Гены BpSTP7, BpVGT3, BppGlcT1, BppGlcT2 локализованы в пластидах (см. табл. 1).

Таблица 2. Общие последовательности TF-мотивов в промоторе ST-генов *B. pendula*

№	TF-мотив	Группа	Максимальное число копий в промоторе	Среднее
1	TF_motif_seq_0237	Абиотический	80	57.4
2	TF_motif_seq_0239	Тканеспецифичный	69	44.4
3	TF_motif_seq_0241	Тканеспецифичный	71	42.6
4	TF_motif_seq_0238	Другой	47	30.8
5	TF_motif_seq_0247	Тканеспецифичный	41	26.4
6	TF_motif_seq_0242	Тканеспецифичный	33	22.1
7	TF_motif_seq_0321	Абиотический	33	20.7
8	TF_motif_seq_0268	Гормональный	34	19.6
9	TF_motif_seq_0243	Абиотический	29	15.8
10	TF_motif_seq_0302	Абиотический	28	16.0
11	TF_motif_seq_0253	Тканеспецифичный	32	14.0
12	TF_motif_seq_0250	Тканеспецифичный	28	12.8
13	TF_motif_seq_0245	Тканеспецифичный	23	13.3
14	TF_motif_seq_0246	Гормональный	22	10.4
15	TF_motif_seq_0252	Гормональный	18	9.7
16	TF_motif_seq_0337	Другой	17	8.3
17	TF_motif_seq_0282	Другой	18	7.5
18	TF_motif_seq_0315	Биотический	13	6.4
19	TF_motif_seq_0375	Тканеспецифичный	14	5.8
20	TF_motif_seq_0269	Тканеспецифичный	13	5.8
21	TF_motif_seq_0283	Другой	13	5.9
22	TF_motif_seq_0254	Другой	11	4.6
23	TF_motif_seq_0260	Тканеспецифичный	14	5.9
24	TF_motif_seq_0270	Другой	14	5.2
25	TF_motif_seq_0273	Гормональный	14	5.2

Выявленное количество генов ST значительно меньше, чем у модельного травянистого растения *A. thaliana* (9 генов SUT, 16 генов SWEET и 53 гена MST). Вероятно, это связано с пассивной загрузкой флоэмы у древесных растений, не требующей участия ST. В то время как у травянистых растений с преимущественной апопластной загрузкой терминальной флоэмы ST играют наиболее важную роль, поэтому их разнообразие шире. Разница в количестве обнаруженных генов обусловлена главным образом значительным уменьшением группы ERD-6-like подсемейства у *B. pendula* (5 генов) против 19 и 21 гена у *A. thaliana* и *V. Vinifera* соответственно. Напротив, группа BpPMT шире (8 генов), чем AtPMT и VvPMT (4 и 5 генов соответственно).

Филогенетический анализ ST-генов

Чтобы изучить семейства генов-переносчиков сахаров у *A. thaliana*, *V. vinifera*, *P. trichocarpa* и *B. pendula* с эволюционной точки зрения, а также проанализировать характеристики ST березы повислой, мы использовали MUSCLE для сравнения аминокислотных последовательностей белков SUT, SWEET и MST. Филогенетический анализ обнаруженных BpSUT показал разделение семейства на три клады. Согласно гомологии с *A. thaliana*, белок BpSUT2 относится к специфической кладе двудольных (тип I). BpSUT3 и BpSUT4 относятся к кладам, характерным как для двудольных, так и для однодольных (тип II, тип III) [37] (рис. 2, а). По данным филогенетического анализа, белки BpSWEET разделены на четыре клады, соответствующие четырем типам белков. По гомологии с *A. thaliana* I тип представлен белками BpSWEET1,2,3, II тип – BpSWEET4,7, III тип – BpSWEET9,11, IV тип – SWEET17a,b,c (см. рис. 2, б). Семейство белков MST по гомологии с *A. thaliana* было разделено на семь подсемейств, каждое из которых образует субклады. Подсемейство ERD6-Like включает пять белков – BpERD6-Like1-5, подсемейство VGT – два белка, pGlcT/SGB – три белка, PMT – восемь белков и наиболее обширное подсемейство STP – 14 белков (см. рис. 2, в).

Структура генов

Для изучения структуры ST генов у *B. pendula* мы проанализировали их последовательности ДНК и определили состав интронов и экзонов. Пакет программного обеспечения GSDS 2.0 (<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/>) использовали для картирования интрон-экзонной структуры семейства ST-генов березы повислой (рис. 3). Результаты показали, что три из 50 ST-генов *B. pendula* (6%) не содержат интронов (BpSTP13a, BpSTP15, BpPMT7a). Анализ экзон-интронной организации обнаруженных BpSUT показал соответствие генам модельных растений *A. thaliana* и *P. trichocarpa*. Единственным

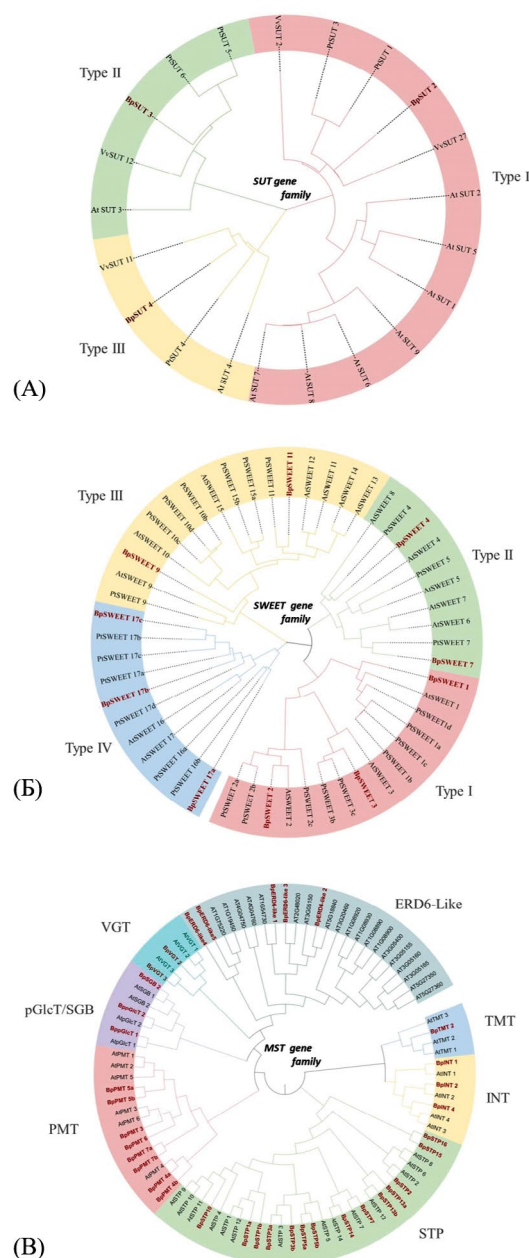


Рис. 2. Филогенетические деревья: (а) – белков семейства SUT *A. thaliana*, *V. vinifera*, *P. Trichocarpa* и *B. pendula*; (б) – белков семейства SWEET *A. thaliana*, *P. trichocarpa* и *B. pendula*; (в) – белков семейства MST *A. thaliana* и *B. pendula*. Филогенетические деревья строили с помощью MEGA 11.0 методом максимального подобия с LG + G-моделью и 1000 итераций бутстрэп-анализа для SUT, с JTT + F + G-моделью и 1000 итераций бутстрэп-анализа для SWEET, с LG + F + G-моделью и 500 итераций бутстрэп-анализа для MST. Филогенетические деревья визуализировали с использованием онлайн-инструмента iTOL.

исключением стал BpSUT2, который наиболее идентичен гену AtSUT2 (60,6%), имеет три экзона и два интрона, тогда как AtSUT2 имеет четыре экзона и два интрона. Таким образом, его экзон-интронная структура более соответствует остальным шести генам AtSUT типа I (см. рис. 3, а). Анализ экзон-интронной организации обнаруженных BpSWEET показал соответствие генам *A. thaliana*: гены BpSWEET1,2,3,7,12,17b имеют шесть экзонов и пять интронов. Гены BpSWEET4,9 имеют на один экзон меньше из-за потери одного из первых коротких экзонов. BpSWEET17с имеет один дополнительный экзон (см. рис. 3, б). Экзон-интронная организация BpMST в целом соответствует AtMST, за исключением генов BpSTP13а, BpSTP15, BpPMT7а. В целом гены MST *B. pendula* имеют более длинные интроны, чем *A. thaliana* (см. рис. 3, в).

Для дальнейшего изучения разнообразия структуры ST-белков *B. pendula* использовали онлайн-программу для выявления мотивов (MEME; <http://meme.sdsc.edu/meme/meme.html>). Каждый член семейства BpSUT содержал один и тот же тип мотива (рис. 4, а). BpSWEET имеют по семь консервативных мотивов каждый (за исключением белка SWEET11, который имел удвоенное число мотивов) (см. рис. 4, б). Мотивы 1, 2, 3 повторяются дважды в каждом белке, что отражает эволюцию бактериального semiSWEET. В BpSWEET2 отсутствует мотив 4, расположенный между повторами. Также обращает на себя внимание замена мотива 1 на мотив 6 в белках BpSWEET4,9,11,17b,17с. Эта замена не отражает филогенетического родства белков. На 3'-конце BpSWEET17b также имеются два мотива 5, которых нет ни в одном другом BpSWEET. При анализе BpMST мы остановились

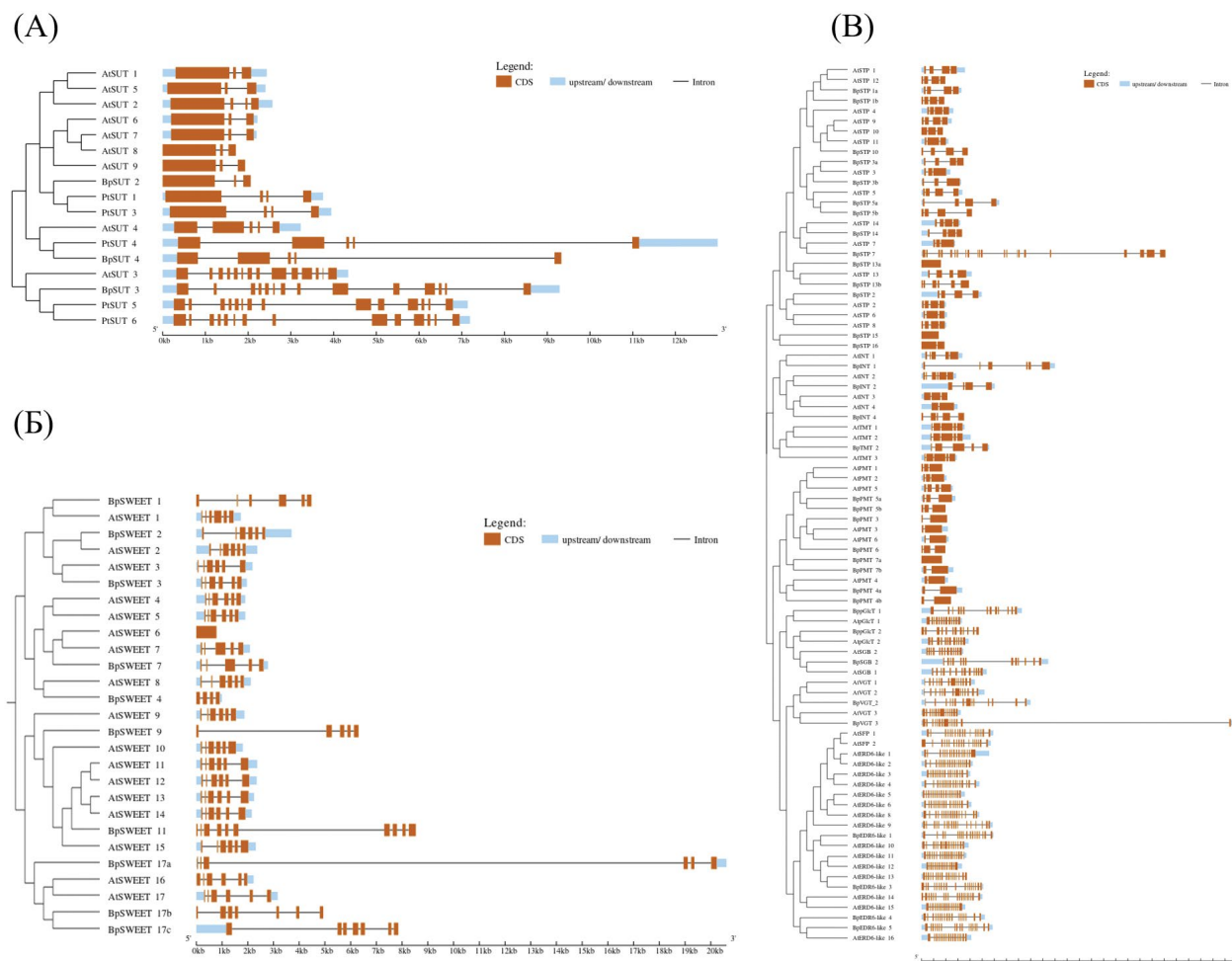
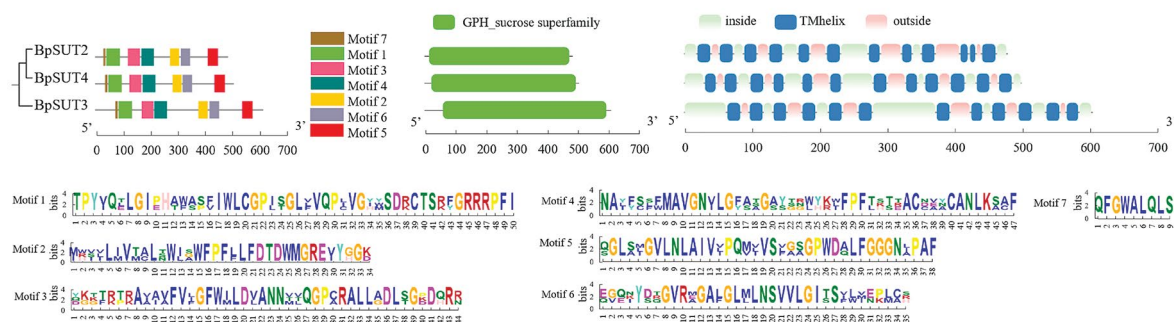
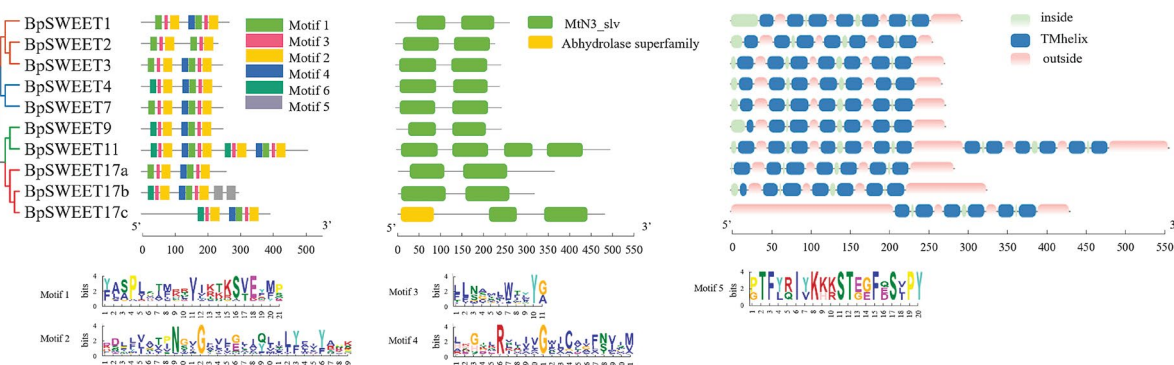


Рис. 3. Экзон-интронная организация семейства генов SUT *A. thaliana*, *P. trichocarpa* и *B. pendula* (а), семейства генов SWEET *A. thaliana* и *B. pendula* (б) и семейства генов MST *A. thaliana* и *B. pendula* (в). CDS и последовательности генов березы были получены из генома на онлайн-ресурсе Genomevolution. (Для обработки и визуализации использовали онлайн-инструмент <http://gsds.gao-lab.org/>).

(A)



(B)



(B)

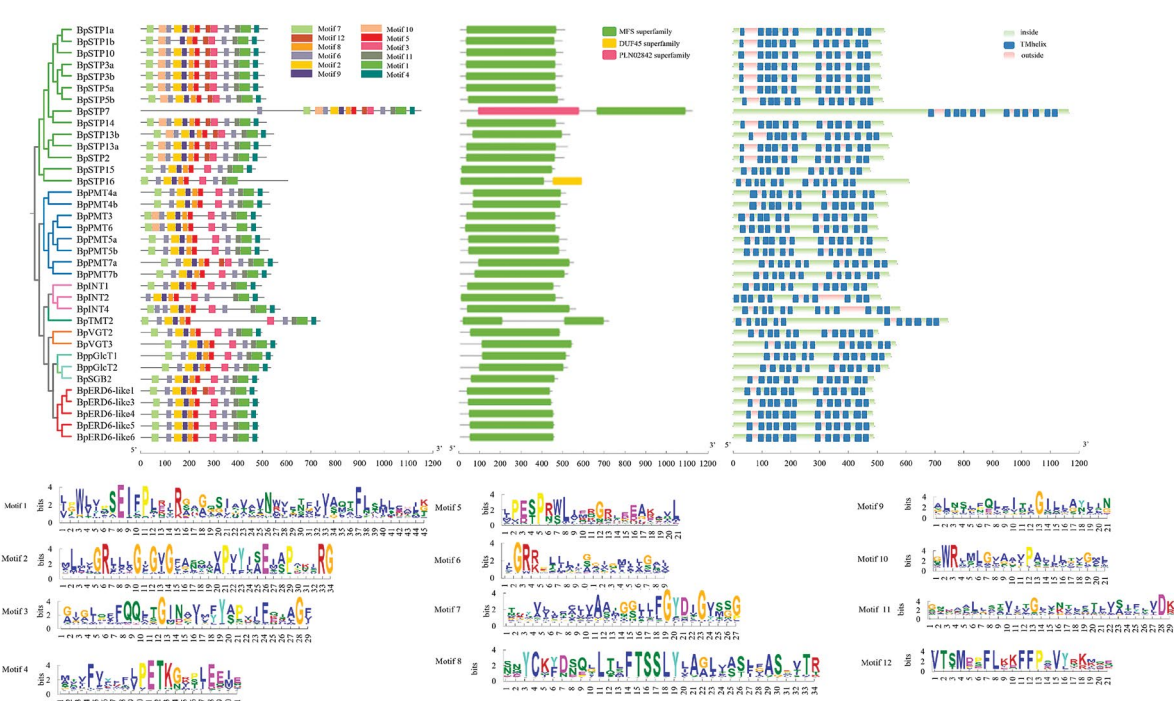


Рис. 4. Консервативные мотивы, функциональные и трансмембранные домены ST *B. pendula* семейства SUT (a), семейства SWEET (б) и семейства MST (в). Белковые последовательности генов березы были получены из генома на онлайн-ресурсе Genomevolution. Консервативные мотивы были определены с помощью инструмента MEME, функциональные домены определяли инструментом NCBI CDD-Search, трансмембранные домены — при помощи TMHMM 3.0.

Таблица 3. Число и суммы средней представленности общих последовательностей TF-мотивов в промоторах генов *ST B. pendula* по группам

Группа	Число общих мотивов на группу	Сумма средней представленности общих мотивов группы в промоторах	Сумма средней представленности всех мотивов группы в промоторах
Тканеспецифичные	10	193.2	237
Другие	6	62.2	117
Абиотические	4	109.9	200
Гормональные	4	45.0	69
Биотические	1	6.4	17
Ответ на сахара	0	0.0	13

на 12 консервативных мотивах. Мотивы 1, 3, 5, 6, 8, 9 встречаются во всех BpMST, мотив 6 представлен двумя копиями, а в белках BpSTP7 и BpINT4 — тремя копиями (см. рис. 4, в). Мотивы 2, 4, 7 и 11 встречаются во всех BpMST, за исключением одного представителя (BpSTP1b, BpSTP16, BpINT2, BpPMT6 соответственно). Напротив, мотивы 10 и 12 характерны для подсемейства BpSTP (за исключением BpSTP15 и BpSTP16). Мотив 10 также присутствует в BpPMT4a и BpPMT4b. Помимо подсемейства STP, мотив 12 присутствует в PMT7a и ERD-6like 2.

Пакет CDD NCBI использовали для анализа консервативных доменов. В результате домен GPH sucrose был обнаружен во всех BpSUT (см. рис. 4, а). BpSWEET имеют два домена MtN3, за исключением BpSWEET11, который имеет четыре домена MtN3 (см. рис. 4, б). Важно отметить, что белок BpSWEET17с имеет на 5'-конце α/β -гидролазный домен (6–69 аминокислот). Все обнаруженные BpMST имеют домен MFS, однако белок BpSTP7 имеет домен PLN02842 на 5'-конце (677–1119 аминокислот), а белок BpSTP16 имеет домен DUF45 (459–605) на 3'-конце, что может быть причиной более низкой идентичности этих последовательностей гомологам *A. thaliana* (см. рис. 4, в). Полученные данные о локализации функциональных доменов следует учитывать при выборе праймеров для ОТ-ПЦР таким образом, чтобы последовательности праймеров не были комплементарны участкам, содержащим неспецифичные домены, например, у BpSWEET17с, BpSTP7 и BpSTP16.

Цис-элементы в промоторах ST генов *B. pendula*

Для дальнейшего изучения потенциальных механизмов регуляции экспрессии ST *B. pendula* последовательность, расположенная на 2 тпн выше сайта инициации трансляции гена, была использована для поиска цис-элементов в PlantPAN 3.0 TF/TFBS. BpSWEET17с и BpSTP7 были исключены из

запроса, поскольку они имеют атипичный функциональный домен на 5'-концах. Всего в транспортерах обнаружено 279 различных последовательностей мотивов TF, из них 25 являются общими (табл. 2). Среди общих последовательностей мотивов 10 были связаны с тканеспецифической экспрессией, четыре — с абиотическими стрессами, четыре — с гормональным ответом, шесть — с другими функциями (табл. 3). Один мотив связан с биологической реакцией, и ни одного мотива, связанного с реакцией на сахара, обнаружено не было. Несмотря на то что среди общих последовательностей мотивов элементы с другими функциями представлены больше, чем группа, связанная с абиотическими стрессами, сумма средней представленности существенно выше в группе мотивов, связанных с абиотическими стрессами, — 109,9 против 62,2. Мы также обнаружили 33 уникальные последовательности мотивов TF (табл. 5). Среди них наибольшее количество связано с реакциями на абиотические стрессы (10), восемь — тканеспецифические, шесть — гормонозависимые, один — связанный с биотическими взаимодействиями, один с ответом на сахара и семь — с другими функциями (табл. 4). Каждый из генов *BpSTP13b*, *BpINT1*, *BpTMT2* и *BpERD6-like5* имеет по две уникальные последовательности мотивов.

Хромосомная локализация ST-генов

Для оценки распределения ST-генов-переносчиков сахаров *B. pendula* на хромосомах были получены данные об их расположении на псевдохромосомах (рис. 5). Результаты показали, что ST-гены присутствуют на всех хромосомах, кроме VIII. На хромосомах I и IV *B. pendula* было локализовано наибольшее количество генов ST (12 и 14% соответственно). Хромосомы 1, 5, 7 и 10 имеют кластеры разных ST, которые могут выполнять общую биологическую функцию. Многие близкородственные гены расположены

Таблица 4. Уникальные последовательности TF-мотивов в промоторе генов ST *B. pendula*

№	TF-мотив	Группа	Число копий	Ген
1	TF_motif_seq_0494	Абиотический	2	<i>BpTMT2</i>
2	TF_motif_seq_0008	Абиотический	1	<i>BpSUT2</i>
3	TF_motif_seq_0011	Тканеспецифичный	1	<i>BpSUT3</i>
4	TF_motif_seq_0017	Абиотический	1	<i>BpVGT2*</i>
5	TF_motif_seq_0025	Абиотический	1	<i>BpSTP1a</i>
6	TF_motif_seq_0028	Другой	1	<i>BpPMT6</i>
7	TF_motif_seq_0046	Тканеспецифичный	1	<i>BpSTP10</i>
8	TF_motif_seq_0049	Абиотический	1	<i>BpSTP13a</i>
9	TF_motif_seq_0061	Абиотический	1	<i>BpTMT2*</i>
10	TF_motif_seq_0069	Другой	1	<i>BpINT1*</i>
11	TF_motif_seq_0083	Гормональный	1	<i>BpSGB2</i>
12	TF_motif_seq_0111	Биотический	1	<i>BpINT1*</i>
13	TF_motif_seq_0191	Гормональный	1	<i>BpPMT5b</i>
14	TF_motif_seq_0356	Гормональный	1	<i>BpSUT4</i>
15	TF_motif_seq_0410	Абиотический	1	<i>BpSWEET1</i>
16	TF_motif_seq_0412	Тканеспецифичный	1	<i>BpPMT7a</i>
17	TF_motif_seq_0421	Ответ на сахара	1	<i>BpSWEET3</i>
18	TF_motif_seq_0425	Другой	1	<i>BpERD6-like2</i>
19	TF_motif_seq_0428	Другой	1	<i>BpERD6-like1</i>
20	TF_motif_seq_0431	Тканеспецифичный	1	<i>BpSWEET11</i>
21	TF_motif_seq_0432	Гормональный	1	<i>BpERD6-like5*</i>
22	TF_motif_seq_0438	Другой	1	<i>BpPMT3</i>
23	TF_motif_seq_0449	Гормональный	1	<i>BpVGT2*</i>
24	TF_motif_seq_0462	Тканеспецифичный	1	<i>BpSTP13b*</i>
25	TF_motif_seq_0463	Другой	1	<i>BpSWEET7</i>
26	TF_motif_seq_0468	Абиотический	1	<i>BpSTP13b*</i>
27	TF_motif_seq_0479	Тканеспецифичный	1	<i>BpSTP14</i>
28	TF_motif_seq_0482	Абиотический	1	<i>BpERD6-like5*</i>
29	TF_motif_seq_0493	Другой	1	<i>BpTMT2*</i>
30	TF_motif_seq_0501	Гормональный	1	<i>BpINT4</i>
31	TF_motif_seq_0503	Тканеспецифичный	1	<i>BpERD6-like4</i>
32	TF_motif_seq_0507	Тканеспецифичный	1	<i>BpSTP2</i>
33	TF_motif_seq_0509	Абиотический	1	<i>BpPMT4a</i>

Примечание. Звездочкой указаны гены, имеющие два уникальных TF-мотива в промоторе.

Таблица 5. Число уникальных последовательностей TF-мотивов в промоторах генов ST *B. pendula* по группам

Группа	Число уникальных мотивов на группу
Абиотические	10
Тканеспецифичные	8
Гормональные	6
Биотические	1
Ответ на сахара	1
Другие	7

очень близко друг к другу: BpSTP13a и BpSTP13b, BpPMT5a, BpPMT5b, BpSWEET17a; BpSWEET17b и BpSWEET17c, BpPMT7a и BpPMT7b. Это может указывать на общее эволюционное происхождение из-за дупликации.

В ходе исследования мы использовали различные методы биоинформатики для комплексного анализа ST-генов у *B. pendula*, что является основой для проведения молекулярно-генетических исследований, корректной интерпретации данных, полученных в ходе транскриптомного анализа, и для разработки новых биотехнологических подходов при работе с древесными растениями. Дальнейшие исследования генов ST будут направлены на изучение их биологической функции и возможного

участия в регуляции различных биосинтетических процессов у древесных растений.

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда, проект № 22-74-00096.

Статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объекта.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Salojärvi J., Smolander O.P., Nieminen K. et al. Genome sequencing and population genomic analyses provide insights into the adaptive landscape of silver birch // Nat. Genet. 2017. V. 49. P. 904–912. <https://doi.org/10.1038/ng.3862>
2. Koski V., Rousi M. A review of the promises and constraints of breeding silver birch (*Betula pendula* Roth) in Finland // Forestry: An Intern. J. Forest Research. 2005. V. 78. P. 187–198. doi:10.1093/forestry/cpi017
3. Любавская А.Я. Карельская береза. М.: Лесная пром-ть., 1978. 158 с.
4. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 143 с.
5. Novitskaya L., Nikolaeva N., Tarelkina T. Endogenous variability of the figured wood of Karelian birch // Wulfenia. 2016. V. 23. P. 175–188.
6. Galibina N.A., Novitskaya L.L., Nikerova K.M. et al. Labile nitrogen availability in soil influences the expression of wood pattern in Karelian birch // Botanicheskii Zhurnal. 2019.V. 104. № 10. P. 1598–1609. doi: 10.1134/S0006813619100053
7. Galibina N.A., Novitskaya L.L., Moshchenskaya Y.L., Krasavina M.S. Activity of sucrose synthase in trunk tissues of Karelian birch during cambial growth// Russ. J. Plant Physiol. 2015. V. 62. P. 381–389. doi:10.1134/S102144371503005X
8. Galibina N.A., Novitskaya L.L., Krasavina M.S., Moshchenskaya J.L. Invertase activity in trunk tissues of Karelian birch // Russ. J. Plant Physiol. 2015. V. 62.

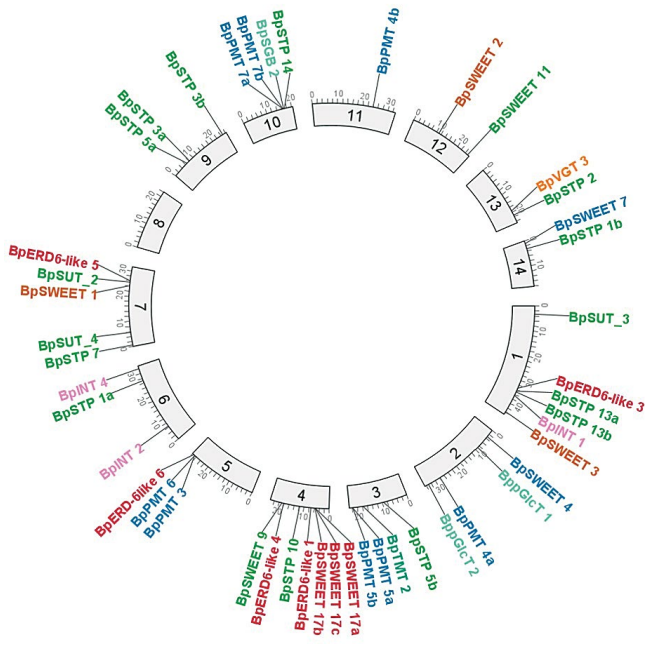


Рис. 5. Хромосомная локализация генов ST *B. pendula*. Гены одного семейства выделены одним цветом. Визуализировали с помощью инструмента TBtools.

- P. 753–760.
doi:10.1134/S1021443715060060
9. Moshchenskaya Y.L., Galibina N.A., Topchieva L.V., Novitskaya L.L. Expression of genes encoding sucrose synthase isoforms during anomalous xylogenesis in Karelian birch // Russ. J. Plant Physiol. 2017. V. 64. P. 616–624.
doi:10.1134/S1021443717030104
 10. Novitskaya L.L., Nikolaeva N.N., Galibina N.A. et al. The greatest density of parenchyma inclusions in Karelian birch wood occurs at confluences of phloem flows // Silva Fenn. 2016. V. 50. P. 1461–1478.
doi:10.14214/sf.1461
 11. Galibina N.A., Novitskaya L.L., Nikerova K.M. Source-sink relations in the organs and tissues of silver birch during different scenarios of xylogenesis // Russ. J. Plant Physiol. 2019. V. 66. P. 308–315. doi:10.1134/S1021443719020067
 12. Mahboubi A., Niittyla T. Sucrose transport and carbon fluxes during wood formation // Physiologia plantarum. 2018. V. 164. P. 67–81.
doi:10.1111/ppl.12729
 13. Van Bel A.J.E. Xylem-phloem exchange via the rays: The undervalued route of transport // J. Exp. Bot. 1990. V. 41. P. 631–644.
doi:10.1093/jxb/41.6.631
 14. Sauter J.J. The strasburger cells – equivalents of companion cells // Berichte der Deutschen Botan. Gesellschaft. 1980. Bd. 93. S. 29–42.
 15. Sauter J.J., Kloth S. Plasmodesmatal frequency and radial translocation rates in ray cells of poplar (*Populus x Canadensis* Moench ‘robusta’) // Planta. 1986. V. 168. P. 377–380.
doi: 10.1007/BF00392363
 16. Roach M., Arrivault S., Mahboubi A. et al. Spatially resolved metabolic analysis reveals a central role for transcriptional control in carbon allocation to wood // J. Exp. Bot. 2017. V. 68. P. 3529–3539.
doi:10.1093/jxb/erx200
 17. Uggla C., Magel E., Moritz T., Sundberg B. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in scots pine // Plant Physiol. 2001. V. 125. P. 2029–2039.
doi:10.1104/pp.125.4.2029
 18. Sokołowska K., Zagórska-Marek B. Symplasmic, long-distance transport in xylem and cambial regions in branches of *Acer pseudoplatanus* (Aceraceae) and *Populus tremula* × *P. tremuloides* (Salicaceae) // Am. J. Bot. 2012. V. 99. P. 1745–1755.
doi: 10.3732/ajb.1200349
 19. Weise A., Barker L., Kühn C. et al. A new subfamily of sucrose transporters, SUT4, with low affinity/high capacity localized in enucleate sieve elements of plants // The Plant Cell. 2000. V. 12. P. 1345–1355.
doi:10.1105/tpc.12.8.1345
 20. Stadler R., Brandner J., Schulz A. et al. Phloem loading by the PmSUC2 sucrose carrier from *Plantago major* occurs into companion cells // The Plant Cell. 1995. V. 7. P. 1545–1554.
doi:10.1105/tpc.7.10.1545
 21. Baker R.F., Leach K.A., Boyer N.R. et al. Sucrose transporter ZmSut1 expression and localization uncover new insights into sucrose phloem loading // Plant Physiol. 2016. V. 172. P. 1876–1898.
doi:10.1104/pp.16.00884
 22. Wang Y., Chen Y., Wei Q. et al. Phylogenetic relationships of sucrose transporters (SUTs) in plants and genome-wide characterization of *SUT* genes in *Orchidaceae* reveal roles in floral organ development // Peer J. 2021. V. 9.
doi:10.7717/peerj.11961
 23. Aoki N., Hirose T., Scofield G.N. et al. The sucrose transporter gene family in rice // Plant Cell Physiol. 2003. V. 44. P. 223–232.
doi: 10.1093/pcp/pcg030
 24. Barth I., Meyer S., Sauer N. PmSUC3: Characterization of a SUT2/SUC3-type sucrose transporter from *Plantago major* // Plant Cell. 2003. V. 15. P. 1375–1385.
doi: 10.1105/tpc.010967
 25. Meyer S., Lauterbach C., Niedermeier M. et al. Wounding enhances expression of AtSUC3, a sucrose transporter from *Arabidopsis* sieve elements and sink tissues // Plant Physiol. 2004. V. 134. P. 684–693.
doi: 10.1104/pp.103.033399
 26. Hackel A., Schauer N., Carrari F. et al. Sucrose transporter LeSUT1 and LeSUT2 inhibition affects tomato fruit development in different ways // Plant J. 2004. V. 45. P. 180–192.
doi: 10.1111/j.1365- 313X.2005.02572.x
 27. Peng D., Gu X., Xue L.-J. et al. Bayesian phylogeny of sucrose transporters: Ancient origins, differential expansion and convergent evolution in monocots and dicots // Frontiers in Plant Science. 2014. V. 5(615). P. 1–12.
doi:10.3389/fpls.2014.00615
 28. Chen H.Y., Huh J.H., Yu Y.C. et al. The *Arabidopsis* vacuolar sugar transporter SWEET2 limits carbon sequestration from roots and restricts *Pythium* infection // Plant J. 2015. V. 83. P. 1046–1058.
doi: 10.1111/tpj.12948
 29. Bock K.W., Honys D., Ward J.M. et al. Integrating membrane transport with male gametophyte development and function through transcriptomics // Plant Physiol. 2006. V. 140. P. 1151–1168.
doi: 10.1104/pp.105.074708
 30. Guan Y.F., Huang X.Y., Zhu J. et al. RUPTURED POLLEN GRAIN1, a member of the MtN3/saliva gene family, is crucial for exine pattern formation and cell integrity of microspores in *Arabidopsis* // Plant Physiol. 2008. V. 147. P. 852–863.
doi:10.1104/pp.108.118026

31. Zhang L., Wang L., Zhang J. et al. Expression and localization of SWEETs in *Populus* and the effect of SWEET7 overexpression in secondary growth // *Tree Physiology*. 2020. V. 41. P. 882–899. doi:10.1093/treephys/tpaa145.
32. Slewinski T.L. Diverse functional roles of monosaccharide transporters and their homologs in vascular plants: A physiological perspective // *Mol. Plant*. 2011. V. 4. P. 641–662. doi:10.1093/mp/ssr051Li
33. Afoufa-Bastien D., Medici A., Jeauffre J. et al. The *Vitis vinifera* sugar transporter gene family: Phylogenetic overview and macroarray expression profiling // *Plant Biology*. 2010. V. 10(245). P. 1–22. doi:10.1186/1471-2229-10-245
34. Edgar R.C. MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // *Nucl. Acids Res.* 2004. V. 32. № 5. P. 1792–1797. doi: 10.1093/nar/gkh340
35. Hu B., Jin J., Guo A.Y. et al. GSDS 2.0: An upgraded gene feature visualization server // *Bioinformatics*. 2015. V. 31. № 8. P. 1296–1297. doi: 10.1093/bioinformatics/btu817
36. Chen Ch., Chen H., Zhang Y. et al. TBtools: An integrative toolkit developed for interactive analyses of big biological data // *Mol. Plant*. 2020. V. 13. P. 1194–1202. doi:10.1016/j.molp.2020.06.009
37. 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 *Pisumsativum* // *PLoS One*. 2019. V. 14. № 9. P. 1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223173>

Genome-Wide Identification and Characterization of Sugar Transporter Genes in Silver Birch

M. A. Korzhenevsky¹, Yu. L. Moshchenskaya¹ *, T. V. Tarelkina¹, N. A. Galibina¹

Forest Research Institute of the Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences, Petrozavods, 185910 Russia

*e-mail: tselishcheva.yulia@mail.ru

Sugar transporters play an important role in regulating the long-distance sucrose transport from source to sink organs. The main sucrose absorber in woody plants is developing wood. Thus, sucrose transport, regulated by *SUT*, *SWEET*, and *MST* gene families, will determine the formation of woody biomass. Based on silver birch (*Betula pendula* var. *pendula* Roth) genomic data, we identified and analyze encoding sugar transporters in *Betula pendula*. We conducted BLAST-search, phylogenetic, structural analysis and analysis of cis-acting elements of sugar transporter genes and determined their chromosomal localization. We were able to identify and characterize 3 genes of the *SUT* family, 10 *SWEET* genes and 36 *MST* genes, which have a typical number of functional and transmembrane domains for the family. It was shown that silver birch contains a smaller number of sugar transporters genes compared to *A. thaliana*, which is probably because of the apoplastic type of terminal phloem loading in *Arabidopsis*, while in silver birch phloem loading is carried out predominantly symplastically. The results obtained may be useful for further study of the participation of sucrose transporters in various biosynthetic processes in woody plants and provide a basis for various biotechnological manipulations.

Keywords: *Betulapendula* Roth, sugar transport, *SUT*, *SWEET*, *MST*, gene structure.