

Обзорная статья
УДК 634.75:631.52
DOI: 10.30901/2658-6266-2024-4-04



Гены-кандидаты, контролирующие вкусовые качества плодов земляники садовой (*Fragaria × ananassa* Duch.)

К. М. Межина, Н. Г. Тихонова

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ксения Максимовна Межина, k.mezhina@vir.nw.ru

Земляника (*Fragaria* L.) является одной из коммерчески ценных ягодных культур. Ягоды земляники ценятся за свой привлекательный вид и питательную ценность, являются низкокалорийным продуктом и обладают низким гликемическим индексом. В промышленном производстве предпочтения отдают сортам, отличающимся хорошей устойчивостью к ряду патогенов, высокой урожайностью и транспортабельностью. Однако, вероятно в результате селекции, направленной на улучшение этих и других признаков, большинство промышленных сортов утратили свои вкусовые качества. Создание сортов с использованием традиционных методов селекции требует значительных временных и финансовых затрат. Применение методов ускоренной селекции с целью улучшения вкусовых качеств плодов земляники является одним из перспективных направлений. На первых этапах работы по ускорению селекции необходим поиск генов-кандидатов, регулирующих те или иные качества. На сегодняшний день известно в общей сложности свыше 2000 летучих ароматических компонентов у различных плодовых культур. К компонентам, регулирующим сахаро-кислотный индекс, относятся сахара и органические кислоты. В обзоре рассмотрена группа генов, в том числе семейство генов SWEET, которые регулируют перенос сахаров из листьев в плоды у целого ряда культур. Рассмотрены гены, участвующие в биосинтезе сахаров, связанные с накоплением яблочной кислоты у плодовых, лимонной кислоты в плодах цитрусовых, а также гены, регулирующие основные вкусовые качества плодов и ягод. Ключевыми генами регуляции аромата у плодов земляники являются *FaOMT*, *FaFAD1*, *FanAAMT*. Регуляция уровня сахарозы происходит под действием генов *FaSPS*, *FaPHS1*, *FaSUC11*, *FaSUSY*, глюкозы – *FaGlu8*, *FaGlu3*, а фруктозы – *FaFRU*. Содержание лимонной кислоты регулирует ген *FaMYB5*, аскорбиновой кислоты – гены *FaAKR23* и *FaGalUR*.

Ключевые слова: *Fragaria × ananassa*, гены, вкус, аромат, сладость, кислотность

Благодарности: Статья подготовлена в рамках государственного задания ВИР согласно тематическому плану НИР по теме № FGEM-2022-0011 «Разработка подходов ускоренной селекции для улучшения хозяйственно ценных признаков декоративных и ягодных культур».

Для цитирования: Межина К.М., Тихонова Н.Г. Гены-кандидаты, контролирующие вкусовые качества плодов земляники садовой (*Fragaria × ananassa* Duch.). *Биотехнология и селекция растений*. 2024;7(4):18-30. DOI: 10.30901/2658-6266-2024-4-04

Прозрачность финансовой деятельности: Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы.

© Межина К.М., Тихонова Н.Г., 2024

Review article

DOI: 10.30901/2658-6266-2024-4-o4

Candidate genes controlling the taste qualities of garden strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) fruits

Ksenya M. Mezhdina, Nadezhda G. Tikhonova

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Ksenya M. Mezhdina, k.mezhdina@vir.nw.ru

Strawberry (*Fragaria* L.) is one of the commercially valuable berry crops. Strawberries are valued for their attractive appearance and nutritional value, are a low-calorie product and have a low glycemic index. In the industrial production, preference is given to cultivars distinguished by good resistance to pathogens, high yield and transportability. However, probably as a result of breeding aimed at improving these and other characteristics, most industrial cultivars have lost their taste qualities. The use of accelerated breeding methods to improve the taste of strawberry fruits is one of the promising areas. At the first stages of work to accelerate breeding, it is necessary to search for candidate genes that regulate certain qualities. To date, a total of over 2,000 volatile aromatic compounds are known in various fruit crops. The components regulating the sugar-acid index include sugars and organic acids. The review examines a group of genes, including the SWEET gene family, which regulate the transfer of sugars from leaves to fruits in a number of crops. The genes involved in the biosynthesis of sugars, associated with the accumulation of malic acid in fruit trees, citric acid in citrus fruits, as well as genes regulating the basic taste qualities of fruits and berries are considered. The key genes for flavor regulation in strawberry fruits are *FaOMT*, *FaFAD1*, and *FanAAMT*. The regulation of sucrose levels is influenced by the *FaSPS*, *FaPHSI*, *FaSUC11*, and *FaSUSY* genes, of glucose by *FaGlu8* and *FaGlu3*, and of fructose by *FaFRU*. The content of citric acid is regulated by the *FaMYB5* gene, while that of ascorbic acid is regulated by *FaAKR23* and *FaGalUR*.

Key words: *Fragaria* × *ananassa*, genes, taste, aroma, sweetness, acidity

Acknowledgements: The article was prepared as part of the State Assignment to VIR in accordance with the R&D Thematic Plan Topic No. FGEM-2022-0011 «Development of accelerated breeding approaches to improve the economically valuable properties of ornamental and berry crops».

For citation: Mezhdina K.M., Tikhonova N.G. Candidate genes controlling the taste qualities of garden strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) fruits. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2024;7(4):18-30. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2024-4-o4

Financial transparency: The authors have no financial interest in the presented materials or methods. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employers.

© Mezhdina K.M., Tikhonova N.G., 2024

Введение

Удовлетворение потребностей человека в качественных и полезных фруктах и ягодах является одной из первоочередных задач селекционных программ по созданию сортов с заданными свойствами. Потребление человеком ягод, фруктов и овощей дает положительный эффект: снижается риск заболеваний сердечно-сосудистой системы и некоторых видов рака. Одной из основных ягодных культур, выращиваемых во многих странах мира, является земляника. Ягоды земляники имеют привлекательный вид, высокую питательную ценность, характеризуются низкой калорийностью, обладают низким гликемическим индексом (Crespo et al., 2010; Newerli-Guz et al., 2023). По сроку созревания ягод земляники является одной из первых плодово-ягодных культур, уступая только жимолости (Samarokova, Kirichenko, 2023). В ягодах земляники содержатся сахара, кислоты, витамины групп B, E, P, а также витамин C. Кроме того, ягоды земляники содержат такие вещества как каротин, флавоноиды, в первую очередь представленные антоцианами, макроэлементы и микроэлементы, среди которых магний, калий, фосфор, йод и кальций (Yeliseyeva et al., 2015). Концентрация веществ может изменяться в зависимости от агротехники выращивания (Doev et al., 2019). Все свойства свежих ягод можно разделить на несколько подгрупп: физические (консистенция, размер и форма плодов), химические (содержание питательных веществ) и вкусовые (аромат, сладость, кислотность) (Arifova, 2019). Плоды земляники потребляются как в свежем, так и в переработанном виде. Сорта, пригодные для употребления в разных видах, являются универсальными и коммерчески более значимыми.

Земляника *Fragaria* L. – многолетнее травянистое растение, относящееся к семейству Rosaceae Juss. Род *Fragaria*, по разным источникам, включает в себя свыше 30 видов. На территории России встречается семь видов земляники (Samarokova, Kirichenko, 2023).

Промышленное значение имеет земляника садовая (*Fragaria* × *ananassa* Duch.). Впервые этот вид был описан ботаником Антуаном Николя Дюшеном (Liston et al., 2014). Вид *F* × *ananassa* является межвидовым гибридом, возникшим спонтанно в результате гибридизации в XVIII веке между двумя октоплоидными американскими видами – земляникой чилийской (*F. chiloensis* L.) и земляникой виргинской (*F. virginiana* Duch.) (Baturin, Kuznetsova, 2010). Данный вид является октоплоидом ($2n=8x=56$) с размером генома 690–780 мегаоснований (Mezhnina, Urbanovich, 2016; Lyzhin, Luk'yanchuk, 2019; Vondracek et al., 2024). Земляника лесная (*F. vesca* L.) является модельным объектом для генетических исследований, так как имеет диплоидный набор хромосом и небольшой размер генома около 240 мегаоснований. Вид *F. vesca* стал первым в роде *Fragaria*, у которого в 2010 году был секвенирован геном (Shulaev et al., 2011). На сегодняшний день в список общедоступных сборок генома вклю-

чены несколько видов земляники: *F. nilgerrensis* (Schltdl. ex J.Gay) Mabb., *F. pentaphylla* Losinsk., *F. mandschurica* Rupr., *F. daltoniana* J.Gay, *F. viridis* Weston, *F. iinumae* Makino, *F. nubicola* Lindl. ex Lacaita, *F. orientalis* Lipsky, *F. bucharica* Losinsk., *F. nipponica* Makino, *F. vesca* L., *F. chiloensis* L., *F. virginiana* Mill., *F.* × *ananassa* Duch. Секвенированы геномы восьми сортов *F.* × *ananassa*: в 2021 году – ‘Reikow’, ‘Royal Royce’, ‘Wongyo 3115’, в 2022 – ‘Florida Brilliance’, ‘Fl 15.89-25’, в 2023 – ‘Yanli’, ‘Benihoppe’. Сорт ‘Camarosa’ имеет две версии сборки: 2019 и 2021 годов (Vondracek et al., 2024).

Землянику садовую культивируют почти по всему миру: в странах Европы, Азии, Австралии, Америки и Африки, что связано с пищевой ценностью ягод и высокой экономической эффективностью. Общая мировая площадь культивирования земляники по данным FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAOSTAT, 2024) в 2022 году составила более 423 тыс. га с валовым объемом производства свыше 10,2 млн тонн. Странами-лидерами, по площадям возделывания, являются Китай (147 тыс. га), Российская Федерация (38 тыс. га) и Польша (31 тыс. га). По объему производства лидируют Китай (3981 тыс. т), США (1293 тыс. т) и Турция (728 тыс. т). На территории России основные площади под земляникой располагаются в Центральном, Центрально-Черноземном, Северо-Кавказском и Северо-Западном регионах. На 2024 год в Госреестр селекционных достижений РФ (State Register..., 2024) включено свыше 130 образцов земляники, большинство из которых (85%) созданы селекционерами РФ (рис. 1).

Первый сорт российской селекции зарегистрирован в 1959 году. Вплоть до 2007 года сортимент земляники в Госреестре селекционных достижений составляли сорта только Российской селекции. В последнее время увеличилось число зарегистрированных сортов иностранной селекции, выделяющихся урожайностью, устойчивостью к патогенам и транспортабельностью (Ulrich, Olbricht, 2016).

Россия занимает одно из лидирующих мест по площадям возделывания земляники, но по урожайности уступает другим странам. Это в первую очередь связано с существующим сортиментом и технологиями выращивания. Долгое время селекция земляники была направлена на повышение устойчивости к различного рода патогенам, засухо- и морозоустойчивости, а также на улучшение транспортабельности ягод. Вместе с тем большинство современных коммерчески важных сортов утратили свои десертные качества (Olbricht et al., 2008; Ulrich, Olbricht, 2016). Особое значение в оценке десертных свойств имеет генотип, возраст растения и регион возделывания (Crespo et al., 2010). Создание универсальных по назначению сортов с улучшенными вкусовыми качествами и высокой конкурентной способностью по отношению к сортам, созданным европейскими селекционерами, является первоочередной задачей сегодняшних направлений в селекции. Методы традиционной селекции зани-

Число сортов Российской и иностранной селекции, включенных в Госреестр селекционных достижений РФ

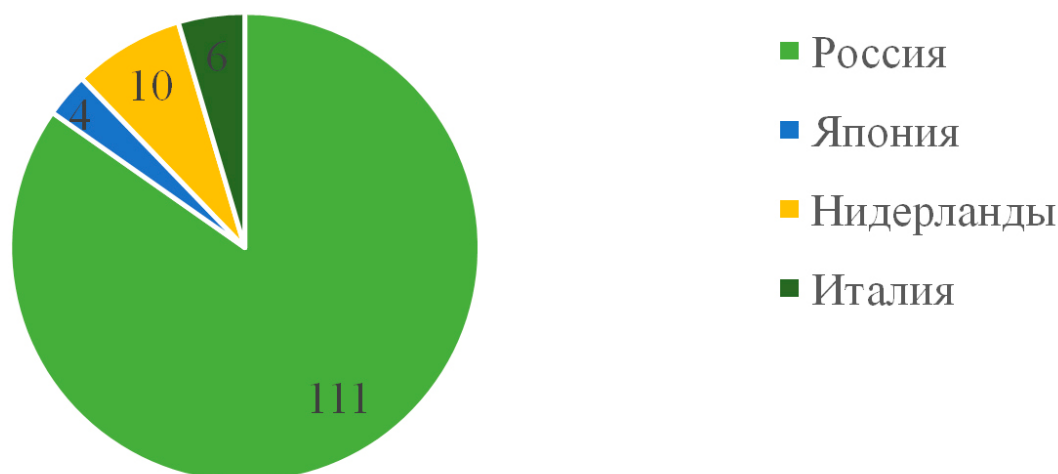


Рис. 1. Распределение стран-оригинаторов сортов, включенных в Госреестр селекционных достижений.

Fig. 1. Distribution of the countries from which cultivars included in the State Register of Selection Achievements originated.

мают достаточно продолжительное время, что влечет за собой значительные финансовые затраты. На сегодняшний день на помощь им приходят технологии ускоренной селекции. Одним из таких современных методов является технология направленного мутагенеза CRISPR (Clustered Regular Interspaced Short Palindromic Repeats). Использование данного метода уже дало результаты в области редактирования геномов у таких культур как арабидопсис (*Arabidopsis thaliana* L.), кукуруза (*Zea mays* L.), табак (*Nicotiana* L.), ячмень (*Hordeum vulgare* L.), яблоня (*Malus domestica* Borkh.), виноград (*Vitis vinifera* L.), груша (*Pyrus communis* L.), банан (*Musa acuminata* Colla), киви (*Actinidia deliciosa* (A. Chev.) C.F. Liang & A.R. Ferguson), грейпфрут (*Citrus paradisi* Macfad.), апельсин (*Citrus × sinensis*), слива (*Prunus domestica* L.) (Khlestkina, Shumny, 2016; Tikhonova, Khlestkina, 2019; Rakhmangulov, 2022; Rakhmangulov et al, 2022; Ukhatoeva et al., 2023; Akter et al., 2024). Известны также работы по редактированию генома земляники. С использованием инструментов геномики и транскриптомики были проведены исследования генов, ассоциированных с такими хозяйственно-ценными признаками, как устойчивость к патогенам, созревание и твердость плодов, аромат, цвет и размер плодов (Zhang et al., 2023; Akter et al., 2024; Vondracek et al., 2024).

В настоящем обзоре обобщена актуальная информация о генах-кандидатах, регулирующих вкусовые каче-

ства плодов земляники.

Десертные качества плодов земляники определяются несколькими показателями: вкусом, формой, размером и цветом ягод, их консистенцией и плотностью (Conti et al., 2014). В настоящем обзоре мы рассмотрим вкус ягод, который у различных плодовых культур определяется ароматом и величиной сахарокислотного индекса (таблица 1).

Ароматические качества плодов. Аромат плодов обусловлен наличием летучих ароматизующих веществ, в число которых входят простые и сложные эфиры, кетоны, терпены, фураноны, альдегиды, спирты и серосодержащие соединения. На сегодняшний день известно, в общей сложности, свыше 2000 летучих ароматических компонентов из различных растительных объектов, включая такие культуры, как яблоня (*M. domestica* (Borkh.)), виноград (*V. vinifera* L.), киви (*A. chinensis* var. *deliciosa* (A.Chev.)), груша *P. ussuriensis* Maxim., персик (*P. persica* L.), абрикос (*P. armeniaca* L.), земляника (*F. × ananassa* Duch.), апельсин (*C. × sinensis* L.), и другие плодовые культуры (Gilbert et al., 1996; Eduardo et al., 2010; Liu W. et al., 2022; Wang Q. et al., 2022; Li X. et al., 2023a;b). Так у яблони известно свыше 300 ароматических летучих соединений (Liu W. et al., 2022). Идентифицированы гены нескольких ферментов, которые име-

Таблица 1. Гены, регулирующие основные вкусовые качества плодов различных плодовых культур
Table 1. Genes regulating the main taste qualities of fruits of various fruit crops

Ген / Gene	Вид / Species	Функция / Function	Источник / Reference
Ароматические вещества			
<i>CsAAT1</i>	Апельсин <i>Citrus × sinensis</i> (L.) Osbeck	Накопление ароматических веществ	Fan et al., 2024
<i>PpFAD1B_6</i> , <i>PpLOX1</i> , <i>PpLOX2</i> , <i>PpLOX3</i> , <i>PpLOX4</i> , <i>PpEPH2</i> , <i>PpEPH3</i> , <i>PpTPS1</i> , <i>PpHPL1</i> , <i>PpFAD4</i> , <i>PpFAD1</i> , <i>PpAAT</i>	Персик <i>Prunus persica</i> L.		Li X. et al, 2023a;b
<i>PuAAT1</i> , <i>PuCXE</i>	Груша <i>Pyrus ussuriensis</i> Maxim		Qi et al, 2024
<i>AdAFS1</i> , <i>AdGDS</i> , <i>AaLS1</i> , <i>ApLS1</i> , <i>AcNES1</i> , <i>PuAAT1</i> , <i>PuCXE</i>	Киви <i>Actinidia chinensis</i> var. <i>deliciosa</i> A.Chev.		Wang W. et al., 2023
<i>MdLOX1</i> , <i>MdAAT1</i> , <i>MdAAT2</i> , <i>MdADH1</i> , <i>MdADH2</i>	Яблоня домашняя <i>Malus domestica</i> Borkh.		Echeverria et al., 2004; Dunemann et al., 2012; Schiller et al., 2015
<i>VvCYP</i> , <i>VvSDR</i> , <i>VvCCR</i> , <i>VvADH</i> , <i>VvDXS</i> , <i>VvTPS</i>	Виноград культурный <i>Vitis vinifera</i> L.		Li Y. et al., 2023
<i>FaNES1</i> , <i>FaQR</i> , <i>SAAT</i> , <i>FaAAT2</i> , <i>FaOMT</i> , <i>FaFAD1</i> , <i>FanAAMT</i>	Земляника садовая <i>Fragaria × ananassa</i> Duch.		Zorrilla-Fontanesi et al., 2012; Sánchez-Sevilla et al.,2014, Fu et al., 2017; Lyzhin et al., 2020; Oh et al., 2021; Barbey et al., 2021; Urrutia et al., 2023
Сахара			
<i>CmTST2</i>	Дыня <i>Cucumis melo</i> L.	Транспорт сахаров	Durán-Soria et al., 2020
<i>PpSUT2</i> , <i>PpVGT1</i> , <i>PpVGT2</i>	Персик <i>Prunus persica</i> L.	Транспорт сахаров	Aslam et al., 2019;
<i>SWEET10</i> , <i>STP13</i> , <i>STP5.1</i> , <i>STP5.2</i>	Абрикос <i>Prunus armeniaca</i> L.	Транспортеры сахарозы	Zhang et al., 2019
<i>MdSUT1</i> , <i>MdSUT2</i> , <i>MdSUT4</i> , <i>MdTMT1</i>	Яблоня <i>Malus domestica</i> Borkh.		Fan et al., 2009; Zhen et al., 2018; Peng et al., 2020; Xu et al., 2020
<i>VvSUC11</i> , <i>VvSUC12</i>	Виноград культурный <i>Vitis vinifera</i> L.		Du et al., 2024
<i>VvSnRK1.1</i> , <i>VvSnRK1.2</i> , <i>VvTPP</i> , <i>VvCWINV</i> , <i>VvHXK</i>	Виноград культурный <i>Vitis vinifera</i> L.	Регуляция сахаров	Du et al., 2024
<i>PpSS</i> , <i>PpMGAM</i> , <i>PpINV</i> , <i>PpFRK</i> , <i>PpHXK</i>	Персик <i>Prunus persica</i> (L.) Batsch		Aslam et al., 2019; Wang L. et al., 2023
<i>SuS2</i> , <i>PuSWEET15</i>	Киви <i>Actinidia chinensis</i> var. <i>deliciosa</i> (A.Chev.)		Du et al., 2024
<i>SPS2</i> , <i>SUS1a</i> , <i>SUS1b</i>	Абрикос <i>Prunus armeniaca</i> L.	Регуляция уровня сахаров	Aslam et al., 2019
<i>FaSPS</i> , <i>FaPHS1</i> , <i>FaSuc11</i> , <i>FaSUSY</i>	Земляника садовая <i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	Регуляция уровня сахарозы	Tian et al., 2012; Shanmugam et al., 2017; Lee et al., 2018; Peng et al., 2020
<i>PpSPS4</i> , <i>PpSPS2</i>	Персик <i>Prunus persica</i> (L.)	Накопление сахарозы в цитозоле	Aslam et al., 2019;
<i>PpTMT1</i> , <i>PpTMT2</i>	Персик <i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	Транспортеры моносахаридов тонопластов	Aslam et al., 2019

Ген / Gene	Вид / Species	Функция / Function	Источник / Reference
<i>MdVGT1</i>	Яблоня домашняя <i>Malus domestica</i> (Suckow) Borkh.	Транспорт глюкозы	Zhu et al., 2022
<i>FaGlu8, FaGlu3</i>	Земляника садовая <i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	Регуляция уровня глюкозы	Shanmugam et al., 2017
<i>FaFRU</i>	Земляника садовая <i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	Регуляция уровня фруктозы	Shanmugam et al., 2017
<i>PpVAINV2</i>	Персик <i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	Расщепление сахарозы	Aslam et al., 2019
<i>PcSOT1, PcSOT2</i>	Вишня <i>Prunus subgen. Cerasus</i> (Mill.)	Транспортёры сорбитола	Du et al., 2024
Органические кислоты			
<i>MdWRKY126, MdMa12</i>	Яблоня домашняя <i>Malus domestica</i> Borkh.	Накопление малата	Zhang et al., 2022
<i>CrMYB73</i>	Мандарин <i>Citrus reticulata</i> Blanco	Синтез лимонной кислоты	Li et al., 2015
<i>FaMYB5</i>	Земляника садовая <i>Fragaria × ananassa</i> Duch.		Liu Y. et al., 2022
<i>FaGalUR</i>	Земляника садовая <i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	Синтез аскорбиновой кислоты	Liu H. et al., 2022
<i>FaAKR23</i>	Земляника садовая <i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	Регулятор синтеза аскорбиновой кислоты	Wei et al., 2022

ют ключевое значение в синтезе ароматобразующих веществ – *MdLOX1* (липоксигеназа), *MdAAT1* и *MdAAT2* (ацилтрансфераза алкоголя), *MdADH1* и *MdADH2* (алкогольдегидрогеназы) (Echeverria et al., 2004; Li et al., 2006; Dunemann et al., 2012; Schiller et al., 2015).

У винограда аромат можно разделить на мускатный, клубничный и нейтральный. Всего у винограда идентифицировано свыше 215 ароматических соединений, среди которых 88 сложных эфиров, 64 терпена и 29 спиртов. Содержание ароматических соединений, в большей степени терпенов, различно в мякоти и кожуре. Синтез и накопление ароматобразующих летучих веществ регулируют свыше 20 генов, среди которых *VvCYP*, *VvSDR*, *VvCCR*, *VvADH*, участвующие в пути синтеза фенилпропаноидов, и *VvDXS*, *VvTPS* – в пути синтеза метилэритритфосфата. Основными генами регуляции накопления ароматических веществ в плодах винограда, по мнению исследователей, являются: *VvBGLU* и *VvUGT* (Li Y. et al., 2023).

В плодах киви обнаружено свыше 300 ароматических компонентов (Li Y. et al., 2023). Особая роль в плодах киви отводится генам терпенсинтаз, среди которых *AdAFS1* (α-фарнезенсинтаза), *AdGDS* (гермакрен-D-синтаза), *AaLS1* и *ApLS1* (линалоолсинтаза), *AcNES1* (неролидолсинтаза), регулирующие различные летучие вещества (Wang W. et al., 2023).

В плодах груши обнаружено более 120 ароматических веществ, представленных сложными эфирами (пропилацетат, этилацетат и другие), альдегидами (гексаналь, нонанал и другие), спиртами (этанол, пропанол и другие), алканами (гексадекан и другие), олефинами (альфа-фарны) и другими. На увеличение содержания слож-

ных эфирных ароматических соединений оказывает влияние жасмоновая кислота, стимулируя экспрессию гена *PuAAT1* (алкилтрансфераза) и подавляя экспрессию гена *PuCXE* (карбоксилэстераза) (Qi et al., 2024).

В плодах персика было обнаружено более 100 ароматических соединений. Однако, только 20 из идентифицированных соединений являются ключевыми в ароматическом комплексе (Li X. et al., 2023b). Разные источники утверждают, что возможно γ-декалактон и δ-декалактон являются наиболее значимыми веществами в формировании аромата плодов персика (Li Y. et al., 2023; Li X. et al., 2023a). В настоящий момент пути биосинтеза лактонов требуют дополнительного изучения, однако подтверждено, что образование лактонов регулируется геном *PpFAD1B* 6. Определены десятки генов, ассоциированных с ароматом плодов персика, среди которых присутствуют *PpLOX1*, *PpLOX4*, *PpEPH2*, *PpEPH3*, *PpTPS1*, *PpHPL1*, *PpFAD4*, *PpFAD1* и *PpAAT* (Li X. et al., 2023a).

В плодах черешни идентифицировано 39 летучих соединений, которые представлены в большей степени такими группами, как альдегиды, кетоны, спирты и сложные эфиры (Villavicencio et al., 2021).

В плодах апельсина известно 60 летучих соединений, синтез которых находится под контролем 93 генов. Исследования показали, что ген *CsAAT1* (алкогольная ацилтрансфераза 1) контролирует выработку сложных эфиров, оказывая влияние на аромат (Fan et al., 2024).

У земляники лесной (*F. vesca*) к настоящему времени выявлено 360 летучих веществ (Aharoni et al., 2004). Вид *F. × ananassa* имеет значительно меньше зарегистрированных соединений, дающих аромат плодам – около 280 (Fan et al., 2021). Из большого разнообразия ароматиче-

ских соединений всего лишь около 20 зарегистрированы как особые для восприятия (Olbricht et al., 2008).

В последнее десятилетие открыты десятки генов, которые регулируют накопление летучих веществ в плодах земляники, среди которых *FaNESI* (неролидолсинтаза 1), *FaQR* (хиноноксидоредуктаза), *SAAT* (ацилтрансфераза клубничного спирта), *FaAAT2* (алкогольацилтрансфераза), *FaOMT* (О-метилтрансфераза), *FaFAD1* (десатураза жирных кислот), *FanAAMT* (метилтрансфераза антралиновой кислоты) (Zorrilla-Fontanesi et al., 2012; Sánchez-Sevilla et al., 2014; Fu et al., 2017; Lyzhin et al., 2020; Barbey et al., 2021; Oh et al., 2021; Urrutia et al., 2023).

К числу важнейших генов, регулирующих аромат плодов земляники относятся: *FaOMT*, *FaFAD1*, *FanAAMT* (Lyzhin, Luk'yanchuk, 2021). Приятные фруктовые ноты аромату плодов земляники придает соединение мезифуран, который контролируется геном *FaOMT* (Zorrilla-Fontanesi et al., 2012; Lyzhin et al., 2020). Наличие персикоподобного сладкого аромата в плодах обусловлено наличием γ -декалктона, который ассоциирован с геном *FaFAD1* (Lyzhin et al., 2020; Oh et al., 2021; De Mori, Cipriani, 2023). В аромате плодов земляники также иногда прослеживаются приятные виноградные ноты, накопление которых обусловлено высоким содержанием метилантралилата, при высоком уровне экспрессии гена *FanAAMT*.

Сахаро-кислотный индекс плодовых культур. Вкусное восприятие плодов сильно зависит от сочетания сахаров и органических кислот, выражаемого в виде сахаро-кислотного индекса (Ufimtseva et al., 2020). Считается, чем выше сахаро-кислотный индекс, тем вкуснее продукт (Machulkina et al., 2020). По некоторым данным, оптимальное значение сахарокислотного индекса варьирует в пределах 6-8 (Podorozhnyi, Gorelikova, 2014).

Содержание сахаров. У большинства плодовых культур основными сахарами в плодах являются сахароза, фруктоза и глюкоза, реже сорбит (Prichko, Germanova, 2011). Разные виды сахара по-разному влияют на сладость (Ma et al., 2024).

Концентрация сахаров у плодовых и ягодных культур увеличивается по мере созревания плодов, достигая своего максимума в спелых ягодах (Lee et al., 2018). В переспелых ягодах уровень содержания сахаров падает (Нарова et al., 2009). Образование сахаров происходит в листьях в процессе фотосинтеза с дальнейшей их транспортировкой в плоды (Ren et al., 2023). В большинстве случаев транспорт сахаров происходит в виде сахарозы и сорбита. При подходящих условиях, транспортированные сахара могут превращаться в глюкозу и фруктозу (рис. 2) (Ma et al., 2024).

Некоторые исследователи делят известные гены, регулирующие сладость плодов, на несколько групп, в зависимости от функций контролируемых ими белков: 1 – транспортеры сахаров, 2 – связанные гексозами; 3 – связанные

с синтезом сахарозы и 4 – участвующие в разложении сахаров (Lee et al., 2018).

Особое внимание современные исследователи уделяют группе генов, от которых зависит перенос сахаров из листьев в плоды. Множество исследований посвящено семейству генов-транспортеров SWEET (Sugar Will Eventually be Exported Transporters). Впервые SWEET было обнаружено у *Arabidopsis thaliana* L. в качестве унипортера глюкозы. Помимо арабидопсиса, семейство SWEET было идентифицировано у многих растений, таких как томат *Solanum lycopersicum* L., огурец *Cucumis sativus* L., виноград *V. vinifera* L., яблоня *M. domestica* L., апельсин *C. × sinensis* L., груша *P. ussuriensis* Maxim., соя *Glycine max* L., рапс *Brassica napus* L., сорго *Sorghum bicolor* (L.) Moench, кукуруза *Z. mays* L. и черешня *Prunus avium* L. (Liu et al., 2019).

В плодах яблони регуляция сахаров осуществляется различными генами транспорта сахарозы (*MdSUT1*, *MdSUT2* и *MdSUT4*), моносахаридов (*MdTMT1*), глюкозы (*MdVGT1*) и несколькими генами *MdSWEET* (Fan et al., 2009; Zhen et al., 2018; Peng et al., 2020; Xu et al., 2020). Однако, вопрос синтеза, метаболизма и транспорта сахаров в плодах яблони до недавнего времени не был полностью изучен (Liu W. et al., 2022).

В плодах груши накопление сахаров в зрелых плодах происходит под действием гена *SuS2*. В плазматической мембране выявлен ген *PuSWEET15*, имеющий высокий уровень экспрессии на всех стадиях развития плода, который способствует накоплению сахарозы. Существует вероятность, что ген *PbSOT2* может служить транспортером сорбита (Du et al., 2024).

В путях метаболизма сахаров в плодах персика идентифицировано несколько функциональных генов, среди которых: *PpSS* (сахарозосинтаза), *PpMGAM* (альфа-глюкозидаза), *PpINV* (инвертаза), *PpFRK* (фруктокиназа), и *PpHXX* (гексокиназа) (Wang L. et al., 2023). Известно, что сахароза накапливается в цитозоле при участии генов *PpSPS4* и *PpSPS2* (сахарозофосфатсинтазы), затем импортируется в вакуоль под действием генов *PpSUT2* (транспортер сахарозы), *PpVGT1*, *PpVGT2*, *PpVGT2* (вакулярные транспортеры сахарозы), *PpTMT1* и *PpTMT2* (транспортер моносахаридов тонопластов) и под действием *PpVAINV2* (инвертаза) расщепляется (Aslam et al., 2019).

В плодах абрикоса основным сахаром является сахароза, составляющая около 60% от общего числа растворимых сахаров. Определены гены, имеющие высокий уровень экспрессии во время созревания плодов – *SPS2* (сахарозофосфатсинтаза), *SUS1a*, *SUS1b* (сахарозосинтазы) и имеющие низкий уровень экспрессии: *Ivr1*-подобные, *Ivr1* (нейтральные инвертазы). Ген *SWEET10* также имел высокий уровень экспрессии во время созревания плодов. Дополнительно было отмечено повышение уровня экспрессии у генов-переносчиков сахаров *STP13* и *STP5.1*, *STP5.2* (Zhang et al., 2023).

В плодах дыни наиболее значимую ассоциацию

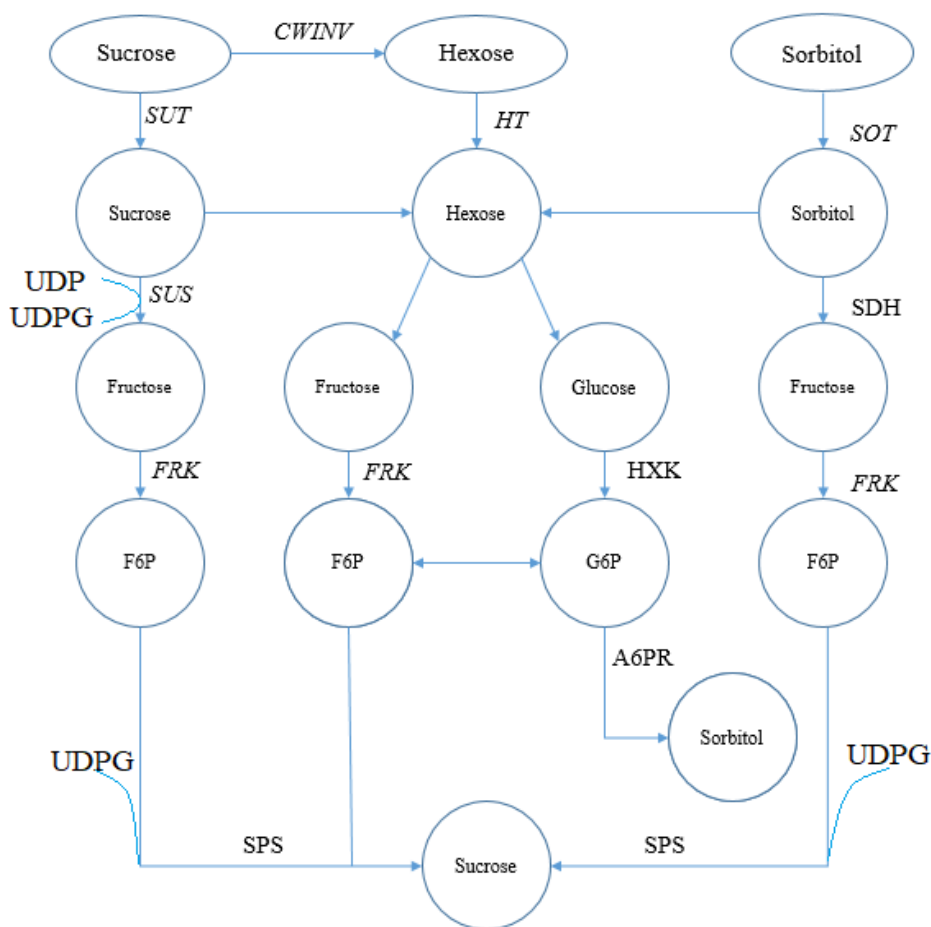


Рис. 2. Основные пути биосинтеза сахара в плодах (по Du et al., 2024).

Fig. 2. The main ways of sugar biosynthesis in fruits (according to Du et al., 2024)

с содержанием сахара имеет ген *CmTST2* (тонопластный транспортер сахара), регулирующий транспорт сахаров (Durán-Soria et al., 2020).

В плодах черешни преобладают моносахара и в незначительном количестве присутствует сахароза. Поэтому черешня рекомендована для использования в диетическом питании. Выявлены два гена *PcSOT1* и *PcSOT2* – гены транспортеров сорбитола, ассоциированные с накоплением сорбита в плодах (Du et al., 2024).

У винограда активность гена *HXK* (гексокиназа) на начальных стадиях приводила к низким уровням содержания гексоз, однако по мере созревания плодов экспрессия падала, что приводило к повышению уровня гексоз. Два гена – *SUT-VvSUC11* и *VvSUC12* – были определены как ключевые регуляторы в транспорте сахарозы. Ген *VvWRKY22* снижал концентрацию сахарозы, фруктозы и глюкозы в плодах, усиливая экспрессию генов, связанных с синтезом сахаров *VvSnRK1.1*, *VvSnRK1.2* (протеин-

каназа), *VvTPP* (трегалоза-6-фосфат фосфатаза), *VvCWINV* (инвертаза клеточной стенки) и *VvHXK* (гексокиназа) (Du et al., 2024).

Некоторые исследователи считают, что наибольший вклад в сладость плодов земляники вносят глюкоза и фруктоза (Нарова et al., 2009). Однако, есть исследования, которые показывают, что именно сахароза является основным сахаром в плодах земляники (Liu et al., 2023). Распределение сахаров по мякоти плода земляники происходит неравномерно. Больше всего сахаров содержится в верхней части плода, и меньше всего в плодоножке (Newerli-Guz et al., 2023). Ключевыми генами, регулирующими уровни сахарозы, являются *FaSPS* (сахарозо-фосфатсинтаза), *FaPHS1* (альфа-глюкан-фосфорилаза), *FaSUC11* (галактинол-сахарозо-галактозилтрансфераза), *FaSUSY* (сахарозосинтаза); глюкозы – *FaGlu8* (цитозольный глюкозофосфат), *FaGlu3* (хлоропласто-подобный глюкозо-6-фосфат фосфатный транслокатор). На концен-

трацию фруктозы оказывает влияние ген *FaFRU3* (глютамин-фруктозо-6-фосфатаминотрансфераза). Известно, что гены *FaSPS*, *FaSUC11* и *FaPHS1* участвуют в синтезе сахарозы, а *FaSUSY* в распаде сахарозы. В литературе разделение генов накопления глюкозы и фруктозы по группам не встречалось (Shanmugam et al., 2017; Lee et al., 2018).

Помимо сахаров, на вкусовые качества плодов влияют органические кислоты. В различных культурах преобладают разные органические кислоты (Alabd et al., 2024). У большинства плодовых культур основными органическими кислотами являются яблочная и лимонная. У косточковых культур, помимо основных, в составе присутствует хинная кислота. Повышение концентрации кислот у многих плодов, продолжается до начала созревания, а затем постепенно снижается (Newerli-Guz et al., 2023).

В плодах яблони преобладающей кислотой является яблочная. На её долю приходится более 80% от общего содержания кислоты, и ею обуславливается терпкость плодов (Scherer et al., 2012). Увеличение концентрации яблочной кислоты связано с генами *MdWRKY126* и *MdMal2*, которые регулируют накопление малата и активность малатдегидрогеназы (Gao et al., 2022; Zhang et al., 2022).

У черешни преобладающей кислотой также является яблочная. В незначительных количествах присутствуют лимонная и янтарная кислоты (Usenik et al., 2008).

В плодах абрикоса и персика могут содержаться в большом количестве как яблочная, так и лимонная кислоты (Ma et al., 2024).

В плодах цитрусовых культур экспрессия гена *CrMYB73*, относящегося к семейству R2R3 MYB, положительно коррелирует с содержанием лимонной кислоты (Li et al., 2012).

Кроме основных органических кислот, в плодах земляники, в небольшом количестве, содержатся винная, янтарная, щавелевая, галловая и кумариновая кислоты (Newerli-Guz et al., 2023). Преобладающей кислотой является лимонная (Napova et al., 2009; Voloschenko et al., 2011; Liu Y. et al., 2022; Newerli-Guz et al., 2023). Процент содержания лимонной кислоты в ягодах варьирует в пределах 73,5-84,7%. С течением времени концентрация лимонной кислоты может изменяться, так как ее выработка зависит от внешних климатических и экологических факторов (Newerli-Guz et al., 2023). Предположительно, в метаболизме лимонной кислоты в плодах земляники участвует транскрипционный фактор *FaMYB5*, кодируемый геном семейства R2R3-MYB. Повышение экспрессии *FaMYB5* приводило к увеличению содержания лимонной кислоты. Снижение экспрессии, напротив, приводило к понижению концентрации лимонной кислоты. Известно, что *FaMYB5* также действует на промоторы генов *FaCS2* (цитратсинтаза), *FaACO* (аконитаза), и *FaGAD* (глютаминдекарбоксилаза), связанные с лимонной кислотой. *FaMYB5* увеличивает экспрессию *FaCS2* и подавляет уровни транскрипции *FaACO*, и *FaGAD*

(Liu Y. et al., 2022; Wang J et al., 2022). Несмотря на то, что преобладающей органической кислотой в составе плодов является лимонная, есть сорта, у которых преобладает яблочная кислота. Например, в 2004 году было проведено исследование содержания кислот у плодов сорта 'Эльсанта' ('Elsanta'), показавшее, что преобладающей кислотой была яблочная (Skupień, Oszmiałski, 2004). Регуляция аскорбиновой кислоты в плодах предположительно осуществляется геном *FaGalUR* (D-галактуронатредуктаза) (Liu H. et al., 2022). Ген *FaAKR23*, был определён как регулятор накопления аскорбиновой кислоты и антоцианов (Wei et al., 2022). Распределение кислот происходит равномерно по всему плоду земляники (Newerli-Guz et al., 2023).

Таким образом, в определении вкусовых качеств задействованы показатели аромата и сахаро-кислотного индекса и для создания сортов земляники с улучшенным вкусом плодов необходимо исследовать комплекс этих показателей.

Заключение

Земляника садовая (*F. × ananassa* Duch.) является одной из основных ягодных культур, выращиваемых во всем мире. Селекция, направленная на улучшение транспортабельности, устойчивости к патогенам, урожайности привела к ухудшению вкусовых качеств ягод. Создание сортов земляники садовой с улучшенными вкусовыми качествами является актуальной задачей. В настоящей статье рассмотрено большое количество генов, регулирующих аромат плодов, накопление сахаров и кислот у различных плодовых и ягодных культур. В плодах земляники важнейшими генами регуляции аромата являются – *FaOMT*, *FaFAD1*, *FaAAMT*. Уровень концентрации сахарозы определяется генами *FaSPS*, *FaPHS1*, *FaSUC11*, *FaSUSY*; глюкозы – *FaGlu8*, *FaGlu3*, фруктозы – *FaFRU*. Синтез лимонной кислоты регулирует *FaMYB5*; аскорбиновой кислоты – *FaAKR23* и *FaGalUR*. Указанные в статье гены могут стать мишенями для создания сортов земляники с заданными качествами путем применения методов ускоренной селекции.

References/Литература

- Aharoni A., Giri A.P., Verstappen F.W., Berteaux C.M., Sevenier R., Sun Z., Jongsma M.A., Schwab W., Bouwmeester H.J. Gain and loss of fruit flavor compounds produced by wild and cultivated strawberry species. *The Plant Cell*. 2004;16(11):3110-3131. DOI: 10.1105/tpc.104.023895
- Akter F., Wu S., Islam M.S., Kyaw H., Yang J., Li M., Fu Y., Wu J. An efficient agrobacterium-mediated genetic transformation system for gene editing in strawberry (*Fragaria × ananassa*). *Plants*. 2024;13:563. DOI: 10.3390/plants13050563
- Alabd A., Ni J., Bai S., Teng Y. Transcriptional co-regulation of anthocyanin accumulation and acidity in fruits. *Fruit Research*. 2024;4(1):1-8 DOI: 10.48130/frures-0023-0041
- Arifova Z.I. Selection of initial material of strawberry on a complex of traits for the breeding process. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens*. 2019;131:85-88. [in Russian] (Арифова З.И. Подбор исходного материала земляники садовой по

- комплексу признаков для селекционного процесса. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2019;131:85-88).
- Aslam M., Deng L., Wang X., Wang Y., Pan L., Liu H., Niu L., Lu Z., Cui G., Zeng W., Wang Z. Expression patterns of genes involved in sugar metabolism and accumulation during peach fruit development and ripening. *Scientia Horticulturae*. 2019;257:108633. DOI: 10.1016/j.scienta.2019.108633
- Barbey C.R., Hogshead M.H., Harrison B., Schwartz A.E., Verma S., Oh Y., Lee S., Foltz K.M., Whitaker V.M. Genetic analysis of methyl anthranilate, mesifurane, linalool, and other flavor compounds in cultivated strawberry (*Fragaria* × *ananassa*). *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:615749. DOI: 10.3389/fpls.2021.615749
- Baturin S.O., Kuznetsova L.L. Achievements and perspectives of breeding pink flowering garden strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) in Western Siberia. *Information bulletin of VOGiS*. 2010;14(1):165-171. [in Russian] (Батурин С.О., Кузнецова Л.Л. Состояние и перспективы селекции розовоцветковой крупноплодной земляники (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) в Западной Сибири. *Информационный вестник ВОГиС*. 2010;14(1):165-171).
- Conti S., Villari G., Faugno S., Melchionna G., Somma S., Caruso G. Effects of organic vs. conventional farming system on yield and quality of strawberry grown as an annual or biennial crop in southern Italy. *Scientia Horticulturae*. 2014;180:63-71. DOI: 10.1016/j.scienta.2014.10.015
- Crespo P., Bordonaba J.G., Terry L.A., Carlen C. Characterisation of major taste and health-related compounds of four strawberry genotypes grown at different Swiss production sites. *Food Chemistry*. 2010;122(1):16-24. DOI: 10.1016/j.foodchem.2010.02.010
- De Mori G., Cipriani G. Marker-assisted selection in breeding for fruit trait improvement: A review. *International Journal of Molecular Sciences*. 2023;24(10):8984. DOI: 10.3390/ijms24108984
- Doev D.N., Kozyrev A.H., Hekilaev C.A. The effect of micronutrients on the quality of strawberries (Vliyaniye mikroudobreniy na kachestvo yagod zemlyaniki). In: *Prospects for the Development of the Agro-industrial Complex in Modern Conditions: materials of the 8th International Scientific and Practical Conference; 2019 April 18-19; Vladikavkaz, Russia (Perspektivy razvitiya APK v sovremennykh usloviyakh: materialy 8-y Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii; 18-19 aprelya 2019; Vladikavkaz, Rossiya)*. Vladikavkaz; 2019. C.22-25. [in Russian] (Доев Д.Н., Козырев А.Х., Хекилаев Ц.А. Влияние микроудобрений на качество ягод земляники. В кн.: *Перспективы развития АПК в современных условиях: материалы 8-й Международной научно-практической конференции; 18-19 апреля 2019 г.; Владикавказ, Россия*. Владикавказ; 2019. С.22-25).
- Du M., Zhu Y., Nan H., Zhou Y., Pan X. Regulation of sugar metabolism in fruits. *Scientia Horticulturae*. 2024;326:112712. DOI: 10.1016/j.scienta.2023.112712
- Dunemann F., Ulrich D., Malysheva-Otto L., Weber W.E., Longhi S., Velasco R., Costa F. Functional allelic diversity of the apple alcohol acyl-transferase gene *MdAAT1* associated with fruit ester volatile contents in apple cultivars. *Molecular Breeding*. 2012;29:609-625. DOI: 10.1007/s11032-011-9577-7
- Durán-Soria S., Pott D.M., Osorio S., Vallarino J.G. Sugar signaling during fruit ripening. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:564917. DOI: 10.3389/fpls.2020.564917
- Echeverria G., Graell J., López M., Lara I. Volatile production, quality and aroma-related enzyme activities during maturation of 'Fuji' apples. *Postharvest Biology and Technology*. 2004;31:217-227. DOI: 10.1016/j.postharvbio.2003.09.003
- Eduardo I., Chietera G., Bassi D., Rossini L., Vecchiotti A. Identification of key odor volatile compounds in the essential oil of nine peach accessions. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 2010;90(7):1146-1154. DOI: 10.1002/jsfa.3932
- Fan R., Peng C., Xu Y., Wang X., Li Y., Shang Y., Du S., Zhao R., Zhang X., Zhang L., Zhang D. Apple sucrose transporter SUT1 and sorbitol transporter SOT6 interact with cytochrome b5 to regulate their affinity for substrate sugars. *Plant Physiology*. 2009;150:1880-1901. DOI: 10.1104/pp.109.141374
- Fan Z., Jeffries K.A., Sun X., Olmedo G., Zhao W., Mattia M.R., Stover E., Manthey J.A., Baldwin E.A., Lee S., Gmitter F.G., Plotto A., Bai J. Chemical and genetic basis of orange flavor. *Science Advances*. 2024;10(9):eadk2051. DOI: 10.1126/sciadv.adk2051
- Fan Z., Hasing T., Johnson T., Garner D., Schwieterman M., Barbey C., Colquhoun T., Sims C., Resende M., Whitaker V. Strawberry sweetness and consumer preference are enhanced by specific volatile compounds. *Horticulture Research*. 2021;8:66. DOI: 10.1038/s41438-021-00502-5
- FAOSTAT. The Food and Agriculture Organization (FAO) of the United Nations. Available from: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL> [accessed 10.07.2024]
- Fu X., Cheng S., Zhang Y., Du B., Feng C., Zhou Y., Mei X., Jiang Y., Duan X., Yang Z. Differential responses of four biosynthetic pathways of aroma compounds in postharvest strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) under interaction of light and temperature. *Food Chemistry*. 2017;221:356-364. DOI: 10.1016/j.foodchem.2016.10.082
- Gao M., Zhao H., Zheng L., Zhang L., Peng Y., Ma W., Tian R., Yuan Y., Ma F., Li M., Ma B. Overexpression of apple *Mal2*, a mitochondrial pyrophosphatase pump gene, leads to malic acid accumulation and the upregulation of malate dehydrogenase in tomato and apple calli. *Horticulture Research*. 2022;9:uhab053. DOI: 10.1093/hr/uhab053
- Gilbert J.M., Young H., Ball R.D., Murray S.H. Volatile flavor compounds affecting consumer acceptability of kiwifruit. *Journal of Sensory Studies*. 1996;11(3):247-259. DOI: 10.1111/j.1745-459X.1996.tb00044.x
- Hapova S.A., Maidebura N.M., Shibaev E.V. Peculiarities of strawberry varieties under greenhouse condition and on the open ground. *Agroindustrial complex of Upper Volga Region Herald*. 2009;(2):7-11. [in Russian] (Хапова С.А., Майдебур Н.М., Шибаев Е.В. Особенности сортов земляники садовой в защищенном и открытом грунте. *Вестник АПК Верхневолжья*. 2009;(2):7-11).
- Khlestkina E.K., Shumny V.K. Prospects for application of breakthrough technologies in breeding: the Crispr/Cas9 system for plant genome editing. *Russian Journal of Genetics*. 2016;52(7):676-687. DOI: 10.7868/S0016675816070055
- Lee J., Kim H., Noh Y., Min S.R., Lee H., Jung J., Park K., Kim D., Nam M.H., Kim T.I., Kim S., Kim H. Sugar content and expression of sugar metabolism-related gene in strawberry fruits from various cultivars. *Journal of Plant Biotechnology*. 2018;45(2):90-101. DOI: 10.5010/JPB.2018.45.2.090
- Li D., Xu Y., Xu G., Gu L., Li D., Shu H. Molecular cloning and expression of a gene encoding alcohol acyltransferase (*MdAAT2*) from apple (cv. Golden Delicious). *Phytochemistry*. 2006;67(7):658-667. DOI: 10.1016/j.phytochem.2006.01.027
- Li M., Feng F., Cheng L. Expression patterns of genes involved in sugar metabolism and accumulation during apple fruit development. *PLoS One*. 2012;7(3):33055. DOI: 10.1371/journal.pone.0033055
- Li S.J., Liu X.J., Xie X.L., Grierson D., Yin X.R., Chen K.S. *CrMYB73*, a PH-like gene, contributes to citric acid accumulation in citrus fruit. *Scientia Horticulturae*. 2015;197:212-217. DOI: 10.1016/j.scienta.2015.09.037
- Li X., Gao P., Zhang C., Xiao X., Chen C., Song F. Aroma of peach fruit: a review on aroma volatile compounds and underlying regulatory mechanisms. *International Journal of Food Science and Technology*. 2023a;58(10):4965-4979. DOI: 10.1111/ijfs.16621
- Li X., Wang J., Su M., Zhang M., Hu Y., Du J., Zhou H., Yang X., Zhang X., Jia H., Gao Z., Ye Z. Multiple-statistical genome-wide association analysis and genomic prediction of fruit aroma and agronomic traits in peaches. *Horticulture Research*. 2023b;10(7):uhad117. DOI: 10.1093/hr/uhad117
- Li Y., He L., Song Y., Zhang P., Chen D., Guan L., Liu S. Comprehensive study of volatile compounds and transcriptome data providing genes for grape aroma. *BMC Plant Biology*. 2023;23(1):171. DOI: 10.1186/s12870-023-04191-1
- Liston A., Cronn R., Ashman T.L. *Fragaria*: a genus with deep historical roots and ripe for evolutionary and ecological insights. *American Journal of Botany*. 2014;101(10):1686-1699. DOI: 10.3732/ajb.1400140
- Liu H., Wei L., Ni Y., Chang L., Dong J., Zhong C., Sun R., Li S.,

- Xiong R., Wang G., Sun J., Zhang Y., Gao Y. Genome-wide analysis of ascorbic acid metabolism related genes in *Fragaria × ananassa* and its expression pattern analysis in strawberry fruits. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:954505. DOI: 10.3389/fpls.2022.954505
- Liu H.-T., Lyu W.-Y., Tian S.-H., Zou X.-H., Zhang L.-Q., Gao Q.-H., Ni D.-A., Duan K. The SWEET family genes in strawberry: identification and expression profiling during fruit development. *South African Journal of Botany*. 2019;125:176-187. DOI: 10.1016/j.sajb.2019.07.002
- Liu W., Chen Z., Jiang S., Wang Y., Fang H., Zhang Z., Chen X., Wang N. Research progress on genetic basis of fruit quality traits in apple (*Malus × domestica*). *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:918202. DOI: 10.3389/fpls.2022.918202
- Liu Y., Zhu L., Yang M., Xie X., Sun P., Fang C., Zhao J. R2R3-MYB transcription factor FaMYB5 is involved in citric acid metabolism in strawberry fruits. *Journal of Plant Physiology*. 2022;277:153789. DOI: 10.1016/j.jplph.2022.153789
- Liu Z., Liang T., Kang C. Molecular bases of strawberry fruit quality traits: Advances, challenges, and opportunities. *Plant Physiology*. 2023;193(2):900-914. DOI: 10.1093/plphys/kiad376
- Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V. Analysis of promising strawberry hybrid forms by *FAOMT* and *FAFAD1* fruit aroma genes. *Taurida Herald of the Agrarian Science*. 2021;3(27):117-124. [in Russian] (Лыжин А.С., Лукьянчук И.В. Анализ перспективных гибридных форм земляники по генам *FaOMT* и *FaFAD1* аромата плодов. *Таврический вестник аграрной науки*. 2021;3(27):117-124). DOI: 10.33952/2542-0720-2021-3-27-117-124
- Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V. Analysis of strawberry varieties and forms for the (*Rca2*) anthracnose resistance gene with molecular markers. *Fruit Growing and Viticulture of South Russia*. 2019;55:1-11. [in Russian] (Лыжин А.С., Лукьянчук И.В. Анализ сортов и форм земляники по гену устойчивости к антракнозу (*Rca2*) с использованием молекулярных маркеров. *Плодоводство и виноградарство Юга России*. 2019;55:1-11). DOI: 10.30679/2219-5335-2019-1-55-1-11
- Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V., Zhdanova E.V. Polymorphism of the *FaOMT* and *FaFAD1* genes for fruit flavor volatiles in strawberry varieties and wild species from the genetic collection of the Michurin Federal Research Center. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(1):5. DOI: 10.18699/VJ20.588
- Ma Y., Tian T., Zhou J., Huang F., Wang Y., Liu Y., Liu Z., He W., Li M., Lin Y., Zhang Y., Zhang Y., Luo Y., Tang H., Chen Q., Wang X., Wang Y. Fruit sugar and organic acid composition and inheritance analysis in an intraspecific cross of Chinese cherry. *LWT*. 2024;198:116101. DOI: 10.1016/j.lwt.2024.116101
- Machulkin V.A., Sannikov T.A., Gulina A.V., Antipenko N.I. Using the sugar and acid index for the assessment of the quality of tomatoes fruits. *Bulletin of KrasGAU*. 2020;5(158):168-172. [in Russian] (Мачулкин В.А., Санникова Т.А., Гулина А.В., Антипенко Н.И. Использование сахарно-кислотного индекса для оценки качества плодов томатов. *Вестник КрасГАУ*. 2020;5(158):168-172). DOI: 10.36718/1819-4036-2020-5-168-172
- Mezhnina O.A., Urbanovich O.Yu. Identification of strawberry varieties (*Fragaria ananassa*) using SSR markers. *Molecular and Applied Genetics*. 2016;20:37-45. [in Russian] (Межнина О.А., Урбанович О.Ю. Идентификация сортов земляники садовой (*Fragaria ananassa*) с использованием SSR-маркеров. *Молекулярная и прикладная генетика*. 2016;20:37-45).
- Newerli-Guz J., Śmiechowska M., Drzewiecka A., Tylingo R. Bioactive ingredients with health-promoting properties of strawberry fruit (*Fragaria × ananassa* Duchesne). *Molecules*. 2023;28(6):2711. DOI: 10.3390/molecules28062711
- Oh Y., Barbey C.R., Chandra S., Bai J., Fan Z., Plotto A., Pillet J., Foltá K.M., Whitaker V.M., Lee S. Genomic characterization of the fruity aroma gene, *FaFAD1*, reveals a gene dosage effect on γ -decalactone production in strawberry (*Fragaria × ananassa*). *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:639345. DOI: 10.3389/fpls.2021.639345
- Olbricht K., Grafe C., Weiss K., Ulrich D. Inheritance of aroma compounds in a model population of *Fragaria × ananassa* Duch. *Plant Breeding*. 2008;127(1):87-89. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2007.01422.x
- Peng Q., Cai Y., Lai E., Nakamura M., Liao L., Zheng B., Ogutu C., Cherono S., Han Y. The sucrose transporter *MdSUT4.1* participates in the regulation of fruit sugar accumulation in apple. *BMC Plant Biology*. 2020;20:191. DOI: 10.1186/s12870-020-02406-3
- Podorozhnyi V.N., Gorelikova O.A. Criteria and parameters of the choice of varieties of strawberry for intensive technologies of its cultivation in Krasnodar region. *Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia*. 2014;40(2):176-183. [in Russian] (Подорожный В.Н., Гореликова О.А. Критерии и параметры выбора сортов земляники для интенсивных технологий её возделывания в Краснодарском крае. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2014;40(2):176-183).
- Prichko T.G., Germanova M.G. Suitability of strawberry cultivars from the Krasnodar Territory for quick freezing. (Sortoprikladnost' yagod zemlyaniki Krasnodarskogo kraia dlya bystroy zamorozki). *Horticulture and Viticulture*. 2011;(6):16-19. [in Russian] (Причко Т.Г., Германова М.Г. Сортопригодность ягод земляники Краснодарского края для быстрой заморозки. *Садоводство и виноградарство*. 2011;(6):16-19).
- Qi L., Li C., Sun J., Liu W., Yang Y., Li X., Li H., Du Y., Mostafa I., Yin Z. Jasmonate promotes ester aroma biosynthesis during nanguo pears storage. *Horticulturae*. 2024;10(4):329. DOI: 10.3390/horticulturae10040329
- Rakhmangulov R.S. Application of the CRISPR/Cas system for gene editing in ornamental crops. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2022;5(3):33-41. [in Russian] (Рахмангулов Р.С. Применение системы CRISPR/Cas для редактирования генов декоративных культур. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(3):33-41. DOI: 10.30901/2658-6266-2022-3-01
- Rakhmangulov R.S., Barabanov I.V., Erastenkova M.V., Ivanov A.A., Kovalenko T.V., Mezhdina K.M., Petrosyan I.A., Kharchenko A.A., Shaimardanov D.Yu., Shaimardanova E. Kh., Anisimova I.N., Tikhonova N.G., Ukhvatova Yu.V., Khlestkina E.K. The new directions in genetics, breeding and biotechnology of ornamental and berry crops in the N.I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (VIR). *Plant Biotechnology and Breeding*. 2022;5(4):65-78. [in Russian] (Рахмангулов Р.С., Барабанов И.В., Ерастенкова М.В., Иванов А.А., Коваленко Т.М., Межина К.М., Петросян И.А., Харченко А.А., Шаймарданов Д.Ю., Шаймарданова Э.Х., Анисимова И.Н., Тихонова Н.Г., Ухатова Ю.В., Хлесткина Е.К. Новые направления в генетике, селекции, биотехнологии декоративных и ягодных культур в ВИР им. Н.И. Вавилова. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(4):65-78). DOI: 10.30901/2658-6266-2022-4-03
- Ren Y., Liao S., Xu Y. An update on sugar allocation and accumulation in fruits. *Plant Physiology*. 2023;193(2):888-899. DOI: 10.1093/plphys/kiad294
- Samarokova A.V., Kirichenko N.A. Historical aspects of the origin and distribution of the garden strawberry. In: *Innovative trends in the development of Russian science (Innovatsionnyye tendentsii razvitiya rossiyskoy nauki)*. Krasnoyarsk; 2023. p.105-107. [in Russian] (Самарокова А.В., Кириченко Н.А. Исторические аспекты происхождения и распространения земляники садовой. В кн.: *Инновационные тенденции развития российской науки*. Красноярск; 2023. С.105-107).
- Sánchez-Sevilla J.F., Cruz-Rus E., Valpuesta V., Botella M.A., Amaya I. Deciphering gamma-decalactone biosynthesis in strawberry fruit using a combination of genetic mapping, RNA-Seq and eQTL analyses. *BMC genomics*. 2014;15:1-15. DOI: 10.1186/1471-2164-15-218
- Scherer R., Rybka A., Ballus C., Meinhardt A., Filho J., Godoy H. Validation of a HPLC method for simultaneous determination of main organic acids in fruits and juices. *Food Chemistry*. 2012;135:150-154. DOI: 10.1016/j.foodchem.2012.03.111
- Schiller D., Contreras C., Vogt J., Dunemann F., Defilippi B.G., Beaudry R., Schwab W. A dual positional specific lipoxigenase functions in the generation of flavor compounds during climacteric ripening of apple. *Horticulture Research*. 2015;2:280-292. DOI: 10.1038/hortres.2015.3
- Shanmugam A., Hossain M.R., Natarajan S., Jung H.J., Song J.Y., Kim H.T., Nou I.S. Sugar content analysis and expression profiling of sugar related genes in contrasting strawberry (*Fragaria × ananassa*) cultivars. *Journal of Plant Biotechnology*.

- 2017;44(2):178-190. DOI: 10.5010/JPB.2017.44.2.178
- Shulaev V., Sargent D.J., Crowhurst R.N., Mockler T.C., Folkerts O., Delcher A.L., Jaiswal P., Mockaitis K., Liston A., Mane S.P., Burns P., Davis T.M., Slovin J.P., Bassil N., Hellens R.P., Evans C., Harkins T., Kodira C., Desany B., Crasta O.R., Jensen R.V., Allan A.C., Michael T.P., Setubal J.C., Celton J.M., Rees D.J., Williams K.P., Holt S.H., Ruiz Rojas J.J., Chatterjee M., Liu B., Silva H., Meisel L., Adato A., Filichkin S.A., Troggio M., Viola R., Ashman T.L., Wang H., Dharmawardhana P., Elser J., Raja R., Priest H.D., Bryant D.W. Jr., Fox S.E., Givan S.A., Wilhelm L.J., Naithani S., Christoffels A., Salama D.Y., Carter J., Lopez Girona E., Zdepski A., Wang W., Kerstetter R.A., Schwab W., Korban S.S., Davik J., Monfort A., Denoyes-Rothan B., Arus P., Mittler R., Flinn B., Aharoni A., Bennetzen J.L., Salzberg S.L., Dickerman A.W., Velasco R., Borodovsky M., Veilleux R.E., Foltá K.M. The genome of woodland strawberry (*Fragaria vesca*). *Nature Genetics*. 2011;43(2):109-116. DOI: 10.1038/ng.740
- Skupień K., Oszmiański J. Comparison of six cultivars of strawberries (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) grown in northwest Poland. *European Food Research and Technology*. 2004;219:66-70. DOI: 10.1007/s00217-004-0918-1
- State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1. "Plant varieties" (official publication). Moscow: Ministry of Agriculture of Russia; Gosortkomissiya; 2024. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Министерство сельского хозяйства России; Госорткомиссия; 2024).
- Tian L., Jia H.F., Li C.L., Fan P.G., Xing Y., Shen Y.Y. Sucrose accumulation during grape berry and strawberry fruit ripening is controlled predominantly by sucrose synthase activity. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 2012;87(6):661-667. DOI: 10.1080/14620316.2012.11512927
- Tikhonova N.G., Khlestkina E.K. Genetic editing for improvement of fruit and small fruit crops. *Horticulture and Viticulture*. 2019;(4):10-15. [in Russian] (Тихонова Н.Г., Хлесткина Е.К. Генетическое редактирование для улучшения плодовых и ягодных культур. *Садоводство и виноградарство*. 2019;(4):10-15). DOI: 10.31676/0235-2591-2019-4-10-15
- Ufimtseva L.V., Glaz N.V., Lezin M.S. The use of sugar-acid index in the evaluation of varieties taste of honeyberry. In: *Scientific notes of the Chelyabinsk branch of the Russian Botanical Society (Uchenye zapiski Chelyabinskogo otdeleniya Russkogo Botanicheskogo obshchestva)*. Chelyabinsk; 2020. Iss. 3. p.123-127. [in Russian] (Уфимцева Л.В., Глаз Н.В., Лёзин М.С. Сахаро-кислотный индекс при оценке вкусовых качеств сортов образцов жимолости. В кн.: *Ученые записки Челябинского отделения Русского ботанического общества*. Челябинск; 2020. Вып. 3. С.123-127).
- Ukhatova Y.V., Erastenkova M.V., Korshikova E.S., Krylova E.A., Mikhailova A.S., Semilet T.V., Tikhonova N.G., Shvachko N.A., Khlestkina E.K. Improvement of crops using the CRISPR/Cas system: new target genes. *Molecular Biology*. 2023;57(3):387-410. [in Russian] (Ухатова Ю.В., Ерастенкова М.В., Коршикова Е.С., Крылова Е.А., Михайлова А.С., Семилет Т.В., Тихонова Н.Г., Швачко Н.А., Хлесткина Е.К. Улучшение культурных растений при помощи системы CRISPR/Cas: новые гены-мишени. *Молекулярная биология*. 2023;57(3):387-410). DOI: 10.31857/S0026898423030151
- Ulrich D., Olbricht K. A search for the ideal flavor of strawberry – comparison of consumer acceptance and metabolite patterns in *Fragaria* × *ananassa* Duch. *Journal of Applied Botany and Food Quality*. 2016;89:223-234. DOI:10.5073/JABFQ.2016.089.029
- Urrutia M., Meco V., Rambla J.L., Martín-Pizarro C., Pillet J., Andres J., Sanchez-Sevilla J.F., Granell A., Hytönen T., Pose D. Diversity of the volatiles and the fruit size and shape in European woodland strawberry (*Fragaria vesca*). *The Plant Journal*. 2023;116(5):1201-1217. DOI: 10.1111/tjp.16404
- Usenik V., Fabčić J., Štampar F. Sugars, organic acids, phenolic composition and antioxidant activity of sweet cherry (*Prunus avium* L.). *Food Chemistry*. 2008;107(1):185-192. DOI:10.1016/j.foodchem.2007.08.004
- Villavicencio J.D., Zoffoli J.P., Plotto A., Contreras C. Aroma compounds are responsible for an herbaceous off-flavor in the sweet cherry (*Prunus avium* L.) Cv. Regina during fruit development. *Agronomy*. 2021;11(10):2020. DOI: 10.3390/agronomy11102020
- Voloschenko S.S., Sorokopudov V.N., Ivanova Yu.Yu., Sorokopudova O.A. Features of the chemical compound of berries of wild strawberry in the conditions of the Belgorod region. *Modern Problems of Science and Education*. 2011;6:271-271. [in Russian] (Волощенко С.С., Сорокопудов В.Н., Иванова Ю.Ю., Сорокопудова О.А. Особенности химического состава ягод земляники в условиях Белгородской области. *Современные проблемы науки и образования*. 2011;6:271-271).
- Vondracek K., Altpeter F., Liu T., Lee S. Advances in genomics and genome editing for improving strawberry (*Fragaria* × *ananassa*). *Frontiers in Genetics*. 2024;15:1382445. DOI: 10.3389/fgene.2024.1382445
- Wang J., Yin Y., Gao H., Sheng L. Identification of MYB transcription factors involving in fruit quality regulation of *Fragaria* × *ananassa* Duch. *Genes*. 2022;14(1):68. DOI: 10.3390/genes14010068
- Wang L., Zheng X., Ye Z., Su M., Zhang X., Du J., Li X., Zhou H., Huan C. Transcriptome co-expression network analysis of peach fruit with different sugar concentrations reveals key regulators in sugar metabolism involved in cold tolerance. *Foods*. 2023;12(11):2244. DOI: 10.3390/foods12112244
- Wang Q., Gao F., Chen X., Wu W., Wang L., Shi J., Huang Y., Shen Y., Wu G., Guo J. Characterization of key aroma compounds and regulation mechanism of aroma formation in local Binzi (*Malus pumila* × *Malus asiatica*) fruit. *BMC Plant Biology*. 2022;22(1):532. DOI: 10.1186/s12870-022-03896-z
- Wang W., Wang M.Y., Zeng Y., Chen X., Wang X., Barrington A.M., Tao J., Atkinson R.G., Nieuwenhuizen N.J. The terpene synthase (*TPS*) gene family in kiwifruit shows high functional redundancy and a subset of *TPS* likely fulfil overlapping functions in fruit flavour, floral bouquet and defence. *Molecular Horticulture*. 2023;3(1):9. DOI: 10.1186/s43897-023-00057-0
- Wei L., Liu H., Ni Y., Dong J., Zhong C., Sun R., Li S., Xiong R., Wang G., Sun J., Zhang Y., Fang H., Wang Y., Gao Y. *FaAKR23* modulates ascorbic acid and anthocyanin accumulation in strawberry (*Fragaria* × *ananassa*) fruits. *Antioxidants*. 2022;11:1828. DOI: 10.3390/antiox11091828
- Xu H., Zou Q., Yang G., Jiang S., Fang H., Wang Y., Zhang J., Zhang Z., Wang N., Chen X. *MdMYB6* regulates anthocyanin formation in apple both through direct inhibition of the biosynthesis pathway and through substrate removal. *Horticulture Research*. 2020;7:1-17. Article No. 72. DOI: 10.1038/s41438-020-0294-4
- Yeliseyeva L.G., Blinnikova O.M., Novikova I.M. Characteristics of functional activity of different botanical grades of berries of wild strawberry garden. In: *Problems of identification, quality and competitiveness of consumer goods (Problemy identifikatsii, kachestva i konkurentosposobnosti potrebitel'skikh tovarov)*. Kursk; 2015. p.103-107. [in Russian] (Елисеєва Л.Г., Блинникова О.М., Новикова И.М. Характеристика функциональной активности разных ботанических сортов ягод земляники садовой. В кн.: *Проблемы идентификации, качества и конкурентоспособности потребительских товаров*. Курск; 2015. С.103-107).
- Zhang C., Liu Y., Wang B., Li H., Zhang J., Ma Y., Dai H., Wang Y., Zhang Z. CRISPR/Cas9 targeted knockout *FvPHO2* can increase phosphorus content and improve fruit quality of woodland strawberry. *Scientia Horticulturae*. 2023;317:112078. DOI: 10.1016/j.scienta.2023.112078
- Zhang L., Ma B., Wang C., Chen X., Ruan Y.L., Yuan Y., Ma F., Li M. *MdWRKY126* modulates malate accumulation in apple fruit by regulating cytosolic malate dehydrogenase (*MdMDH5*). *Plant Physiology*. 2022;188(4):2059-2072. DOI: 10.1093/plphys/kiac023
- Zhang Q., Feng C., Li W., Qu Z., Zeng M., Xi W. Transcriptional regulatory networks controlling taste and aroma quality of apricot (*Prunus armeniaca* L.) fruit during ripening. *BMC genomics*. 2019;20:1-15. DOI: 10.1186/s12864-019-5424-8
- Zhen Q., Fang T., Peng Q., Lia L., Zhao L., Owiti A., Han Y. Developing gene-tagged molecular markers for evaluation of genetic association of apple *SWEET* genes with fruit sugar

- accumulation. *Horticulture research*. 2018;5:14. DOI: 10.1038/s41438-018-0024-3
- Zhu L., Tian X., Peng Y., Su J., Li B., Yang N., Ma F., Li M. Comprehensive identification of sugar transporters in the *Malus* spp. genomes reveals their potential functions in sugar accumulation in apple fruits. *Scientia Horticulturae*. 2022;303:111232. DOI: 10.1016/j.scienta.2022.111232
- Zorrilla-Fontanesi Y., Rambla J.L., Cabeza A., Medina J.J., Sánchez-Sevilla J.F., Valpuesta V., Botella M.A., Granel A., Amaya I. Genetic analysis of strawberry fruit aroma and identification of O-methyltransferase *FaOMT* as the locus controlling natural variation in mesifurane content. *Plant Physiology*. 2012;159(2):851-870. DOI: 10.1104/pp.111.188318

Информация об авторах

Ксения Максимовна Межина, младший научный сотрудник, лаборатория генетики, селекции, биотехнологии декоративных и ягодных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, k.mezhina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1587-2608>

Надежда Геннадьевна Тихонова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий, отдел генетических ресурсов плодовых и ягодных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, n.g.tikhonova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7098-7662>

Information about the authors

Ksenya M. Mezhdina, Junior Researcher, Laboratory of Genetics, Breeding, Biotechnology of Ornamental and Berry Crops, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, k.mezhina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1587-2608>

Nadezhda G. Tikhonova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Head, Department of Genetic Resources of Fruit and Berry Crops, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, n.g.tikhonova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7098-7662>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 03.10.2024; одобрена после рецензирования 03.11.2024; принята к публикации 26.12.2024.

The article was submitted on 03.10.2024; approved after reviewing on 03.11.2024; accepted for publication on 26.12.2024.