

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra genetiky a šlechtění



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

**Metabolismus sacharidů v různých částech rostliny rajčete
(*Solanum lycopersicum* L.)**

Bakalářská práce

**Anna Černá
Výživa a potraviny**

Ing. Vladimíra Sedláková, Ph.D.

© 2022 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Metabolismus sacharidů v různých částech rostliny rajčete (*Solanum lycopersicum* L.)" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 22.4.2022

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala paní doktorce Vladimíře Sedlákové za cenné rady a doporučení, které mi při psaní bakalářské práce pomohly.

Metabolismus sacharidů v různých částech rostliny rajčete (*Solanum lycopersicum* L.)

Souhrn

Tato literární rešerše se týká metabolismu sacharidů v různých částech rostliny rajčete (*Solanum lycopersicum* L.). Nejprve je v práci věnována pozornost rajčatům jako takovým, jejich obecné charakteristice a také jsou zmíněny další druhy rajčat. Uveden je i obsah látek v plodech rajčat a jejich vliv na lidské zdraví. Rajče obsahuje sacharózu, glukózu, fruktózu, ale i škrob. V metabolismu sacharidů působí mnoho enzymů. Z těch, které působí v syntéze sacharidů, jsou zmíněny například sacharóza-fosfát syntáza (SPS) či sacharóza-fosfát fosfatáza (SPP). Enzymy působící v degradaci sacharidů jsou například sacharóza-syntáza (SUS) či invertázy (INV), které se rozdělují na kyselé a alkalické/neutrální (A/N) invertázy. U vybraných enzymů působících v metabolismu sacharidů v rostlině rajčete (*Solanum lycopersicum* L.) se tato literární rešerše také zabývá geny pro tyto enzymy.

Dále se část práce věnuje i geneticky upraveným plodinám. Zmíněny jsou příklady rostlin, které byly geneticky upravovány. Z geneticky upravených rajčat jsou uvedeny například geneticky modifikovaná rajčata FLAVR SAVR či geneticky editovaná rajčata Sicilian Rouge. Rajčata Sicilian Rouge, která mají vyšší obsah kyseliny gama-aminomáselné, byla na japonský trh uvedena teprve nedávno.

Klíčová slova: *Solanum lycopersicum* L.; metabolismus; sacharidy; DNA; RNA

Carbohydrate metabolism in different parts of the tomato plant (*Solanum lycopersicum* L.)

Summary

This literature review relates to the saccharides metabolism in the different parts of the tomato plant (*Solanum lycopersicum* L.). Firstly, the work pays attention to tomatoes itself, to their general characteristics and there are mentioned other types of tomato. There is also introduced content of substances present in the tomato fruit and their impact on human health. Tomato contains sucrose, glucose, fructose and also starch. There are many enzymes involved in the saccharides metabolism. From these, which are involved in the synthesis of saccharides, are mentioned for example Sucrose Phosphate Synthase (SPS) or Sucrose Phosphatase (SPP). Enzymes, which are involved in saccharides degradation, are for example Sucrose Synthase (SUS) or Invertases (INV). Invertases are divided into acid invertases and alkaline/neutral (A/N) invertases. This literature review also relates to genes for chosen enzymes involved in saccharides metabolism in the tomato plant (*Solanum lycopersicum* L.).

The next part of this work relates to the genetically engineered plants. There are mentioned examples of plants, which were genetically engineered. From genetically engineered tomatoes there are mentioned for example genetically modified tomatoes FLAVR SAVR or genetically edited tomatoes Sicilian Rouge. The tomatoes Sicilian Rouge, which have higher content of γ -Aminobutyric acid, have been introduced to Japanese market recently.

Keywords: *Solanum lycopersicum* L.; metabolism; saccharides; DNA; RNA

Obsah

1 Úvod.....	7
2 Cíl práce.....	8
3 Literární rešerše.....	9
3.1 Klasifikace a taxonomie	9
3.1.1 Divoké druhy rajčat.....	9
3.2 Cytogenetické informace o rajčeti	11
3.3 Obecné informace o rajčeti, pěstování, sklizeň, produkce	12
3.4 Jaké látky rajče jedlé obsahuje?	13
3.4.1 Sacharidy.....	14
3.4.2 Minerální látky	15
3.4.3 Vitamíny.....	16
3.4.4 Mastné kyseliny	16
3.4.5 Aminokyseliny.....	17
3.4.6 Karotenoidy	17
3.4.7 Steroly.....	18
3.4.8 Antioxidanty a bioaktivní látky	18
3.5 Metabolismus cukrů v rostlinách.....	20
3.6 Enzymy v metabolismu cukrů v rostlinách	22
3.6.1 Štěpení sacharózy	22
3.6.1.1 Enzym sacharóza-syntáza	23
3.6.1.2 Invertázy	24
3.6.1.3 Fruktokináza (EC 2.7.1.4.)	29
3.6.2 Syntéza sacharózy.....	30
3.6.2.1 Sacharóza-fosfát syntáza	30
3.6.2.2 Sacharóza-fosfát fosfatáza.....	31
3.6.2.3 UDP-glukóza pyrofosforyláza (UDPGP, UGPase)	31
3.7 Geneticky modifikovaná rajčata	32
4 Závěr	36
5 Literatura.....	37
6 Seznam použitých zkratk a symbolů.....	44

1 Úvod

V první části práce jsou rajčata popsána z hlediska taxonomie, klasifikace a produkce. Dále jsou sledovány cytogenetické informace, obsah látek v plodech a vliv na zdraví člověka. Hlavní část práce se soustředí na metabolismus sacharidů v různých částech rostliny rajčete *Solanum lycopersicum* L., zejména pak na enzymy, které v metabolismu sacharidů v rostlině působí a geny pro tyto enzymy. Zmiňuje se také o geneticky upravených rostlinách, převážně pak o modifikovaném rajčeti FLAVR SAVR či editovaném rajčeti Sicilian Rouge, které bylo uvedeno na japonský trh teprve nedávno.

Rajčatové plody, které obsahují látky jako vitamíny, makro- i mikronutrienty či karotenoidy, jsou z důvodu obsahu těchto zdravích prospěšných látek vhodnou součástí stravy člověka.

Cukry v plodech zajišťují sladkost, která je nejdůležitějším faktorem určujícím kvalitu plodu (Kanayama 2017). Plody rajčete obsahují hlavně tři cukry – sacharózu, glukózu a fruktózu (Kanayama 1998).

Sacharóza, kterou produkuje rajče jako primární fotosyntát (Kanayama 2017), je u většiny druhů rostlin hlavní formou sacharidů translokovaných skrz rostlinu floémem (Taiz & Zeiger 2002). Přemísťována je ze zdrojových listů do pletiv sinku, kde je štěpena (Goren et al. 2017).

Sacharóza-fosfát je produkován ze substrátů fruktóza-6-fosfátu a UDP-glukózy za pomoci enzymu sacharóza-fosfát syntázy. Na sacharózu se sacharóza-fosfát přeměňuje pomocí enzymu sacharóza-fosfát fosfatázy (Ruan 2014).

Sacharóza transportovaná floémem do pletiv sinku musí být štěpena, než může vstoupit do metabolických reakcí (Goren et al. 2017). V rostlinách je štěpení sacharózy na hexózy prováděno pomocí dvou enzymů, sacharóza-syntázy a invertázy. Pomocí sacharóza-syntázy je molekula sacharózy reverzibilně štěpena na UDP-glukózu a fruktózu. Invertáza se podílí na nevratné hydrolyze sacharózy na fruktózu a glukózu (Stein & Granot 2019; Pan et al. 2019).

Spousta plodů akumuluje přibližně stejné hladiny hexózových izomerů, tedy glukózy a fruktózy. Protože je fruktóza sladší než glukóza, zvýšený podíl fruktózy v plodech rajčat ovlivňuje sladkost těchto plodů. Úprava složení cukrů tak napomáhá zlepšení kvality plodů rajčat.

2 Cíl práce

Cílem mojí práce bylo shromáždit, prostudovat a posoudit současné literárně prezentované poznatky o metabolismu sacharidů v rostlinách rajčat (*Solanum lycopersicum* L.). Na základě poznatků získaných z odborné literatury byla sestavena tato literární rešerše. Významná část práce se věnuje metabolismu sacharidů v rostlině rajčete a enzymům, které se na metabolismu sacharidů podílejí. Práce se též věnuje charakteristice rostliny rajčete, obsahu látek v plodu a geneticky upraveným rajčatům.

3 Literární rešerše

3.1 Klasifikace a taxonomie

Rajče jedlé je řazeno do čeledi *Solanaceae* (Lilkovité), rodu *Solanum* (Costa & Heuvelink 2018). Rod *Solanum* je jedním z největších rodů krytosemenných rostlin (*Angiospermae*), který zahrnuje jednoleté i víceleté rostliny (The Tomato Genome Consortium 2012). Do čeledi *Solanaceae* dále řadíme lilek brambor (*Solanum tuberosum* L.), papriku roční (*Capsicum annuum* L.), lilek vejcoplodý (*Solanum melongena* L.), tabák viržinský (*Nicotiana tabacum* L.) či rulík zlomocný (*Atropa bella-dona* L.) (Kubát 2003).

V roce 1753 Linné pojmenoval rajče *Solanum lycopersicum*. O patnáct let později Phillip Miller (Mill.) přesunul rajče do vlastního rodu a pojmenoval rajče *Lycopersicon esculentum*. Genetická evidence nyní ukazuje, že Linné (L.) správně zařadil rajče do rodu *Solanum* a pojmenoval rajče *Solanum lycopersicum* L. Obě jména, *Solanum lycopersicum* L. a *Lycopersicon esculentum* Mill., můžeme v literatuře najít (Costa & Heuvelink 2018).

3.1.1 Divoké druhy rajčat

Rod *Solanum* Sect. *Lycopersicon* je relativně malý rod v rámci velké čeledi *Solanaceae* (Moyle 2008). V současnosti je známo 13 druhů a poddruhů, které rod *Solanum* (*Solanum* sect. *Lycopersicon*) čeledi Lilkovité (*Solanaceae*) zahrnuje (Peralta et al. 2005; Anderson et al. 2010). K těmto 13 druhům rajčat patří *Solanum arcanum*, *Solanum cheesmaniae*, *Solanum chilense*, *Solanum chmielewskii*, *Solanum corneliomuelleri*, *Solanum galapagense*, *Solanum habrochaites*, *Solanum huaylasense*, *Solanum lycopersicum*, *Solanum neorickii*, *Solanum pennellii*, *Solanum peruvianum* a *Solanum pimpinellifolium* (Peralta et al. 2005) (Tabulka 1).

Členové rodu *Solanum* jsou blízce příbuzní diploidi ($2n = 24$), kteří sdílejí vysoký stupeň syntenie. Do určité míry jsou vzájemně křížitelné (Moyle 2008). Také sdílejí stejný počet akrocentrických až metacentrických chromozomů s velkými bloky pericentrického heterochromatinu a raménka distálního euchromatinu. Výjimkou jsou dvě přírodní populace *Solanum chilense*, které jsou tetraploidní ($2n = 48$) (Anderson et al. 2010).

Těchto 13 druhů rajčat (Tabulka 1) se liší ve způsobu opylení od alogamních (cizosprašných) a autoinkompatibilních přes fakultativně alogamní a autokompatibilní až po autogamní (samosprašné) a autokompatibilní (Spooner et al. 2005).

Tabulka 1. Druhy rajčat (Moyle 2008; Peralta & Spooner 2006; Spooner et al. 2005)

Druh	Barva plodu	Opylení
<i>Solanum cheesmaniae</i>	Žlutá, žlutozelená, oranžová, fialová	Autokompatibilní, výhradně samosprašné
<i>Solanum chilense</i>	Zelená, fialové pruhy, malé plody	Autoinkompatibilní, cizosprašné
<i>Solanum chmielewskii</i>	Zelená	Autokompatibilní, fakultativně cizosprašné
<i>Solanum galapagense</i>	Žlutá, světlá až sytá oranžová	Autokompatibilní, výhradně samosprašné
<i>Solanum habrochaites</i>	Zelená	Typicky autoinkompatibilní, 1-2 kolekce autokompatibilní, ale s pozdější inbreední depresí
<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Červená	Autokompatibilní, fakultativně cizosprašné
<i>Solanum neorickii</i>	Bledá zelená	Autokompatibilní, vysoce samosprašné
<i>Solanum pennellii</i>	Zelená	Obvykle autoinkompatibilní, některé autokompatibilní
<i>Solanum peruvianum</i>	Zelená	Typicky autoinkompatibilní, alogamní, vzácně populace autokompatibilní, samosprašné
<i>Solanum pimpinellifolium</i>	Červená	Autokompatibilní, autogamní, fakultativně cizosprašné
<i>Solanum corneliomuelleri</i>	Zelená	Autoinkompatibilní
<i>Solanum huaylasense</i>	Zelená	Autoinkompatibilní
<i>Solanum arcanum</i>	Zelená	Autoinkompatibilní

Divoká rajčata (*Solanum* section *Lycopersicon*) pocházejí ze západu Jižní Ameriky (Spooner et al. 2005) a jsou rozšířena od středního Ekvádoru, přes Peru, až po severní Chile a na Galapážské souostroví, kde rostou dva endemické druhy – *Solanum cheesmaniae* a *Solanum galapagense*. Domnělý divoký předek pěstovaných rajčat, *Solanum lycopersicum*, je rozšířenější a pravděpodobně distribuovaný do Mexika, Kolumbie, Bolívie a dalších jihoamerických zemí a odtud do celého světa. *Solanum peruvianum*, v širším slova smyslu je nejrozšířenějším a polymorfním druhem ve skupině. Roste od severního Peru po severní Chile. Rozmanitost jeho stanovišť je široká, vyskytuje se poblíž mořské hladiny podél vyprahlého tichomořského pobřeží až po střední pahorkatiny dosahující výšky 3000 metrů v údolí na západní straně And (Peralta et al. 2005).

Všechna divoká rajčata je možné zkřížit s rajčaty kultivovanými, pěstovanými. Ačkoliv tato křížení jsou někdy s obtížemi. Divoká rajčata mají prvořadý význam ve šlechtitelských programech jako zdroje agronomických vlastností a zdroje odolnosti vůči chorobám (Spooner et al. 2005). Křížení mezi pěstovaným rajčetem a jeho divokými příbuznými jsou proveditelná, ačkoli náročnost hybridizací se velmi liší. V porovnání s kultigenem, jehož raná historie domestikace a šlechtění vedla k vyčerpání jeho genetické variace, jsou divoké druhy mnohem rozmanitější (Chetelat & Ji 2006). Nedostatek genetické diverzity u kultivovaných rajčat však díky množství variací, které je k dispozici u příbuzných divokých rajčat, není překážkou pro

dosažení pokroku ve šlechtění rajčat (Heusden & Lindhout 2018). Pohlavní křížení mezi pěstovaným, kultivovaným rajčetem a kterýmkoli z divokých druhů je možné, ačkoli náročnost hybridizace a plodnost výsledné F₁ generace se velmi liší. Druhy s červenými nebo oranžovými plody – *Solanum lycopersicum*, *Solanum pimpinellifolium* a *S. cheesmanii* (= *S. cheesmaniae* nebo *S. galapagense*), lze volně křížit a tvoří velmi plodné hybridy. Křížení druhů rajčat s červenými či oranžovými plody se zelenoplodými druhy jsou úspěšná pouze tehdy, když druhy s červenými/oranžovými plody jsou použity jako samičí rostlina. Vznikající kříženci jsou méně plodní. Získat hybridy se *Solanum peruvianum* nebo *Solanum chilense* může být více problematické. Obvykle je vyžadována technika embryo/ovule rescue či další a hybridy F₁ mezi skupinami jsou méně plodní (Chetelat & Ji 2006). Křížené nesamosprašné druhy však vykazují vyšší úroveň genetických variací než převážně samosprašné druhy (Heusden & Lindhout 2018). Téměř všechny druhy ale přispěly cennými rysy pro zlepšení plodiny, od blízce příbuzných druhů rajčat *Solanum pimpinellifolium*, *Solanum cheesmaniae* a *Solanum galapagense* po vzdáleně příbuzné zelenoplodé druhy *Solanum pennellii* a *Solanum arcanum* (Heusden & Lindhout 2018).

Vytváření plodných hybridů s divokými druhy je důležité pro šlechtění rajčat, protože pěstované kultivované rajče je samosprašné (autogamní) a má malou genetickou variabilitu ve srovnání s jeho divokými příbuznými. Chromozomální stabilita druhů rodu *Solanum* je jedním důvodem, proč jsou používány jako modelový systém pro zkoumání molekulárního a genetického základu v ekologickém a evolučním kontextu. Evoluční vztahy mezi divokými příbuznými rajčat jsou však stále považované za provizorní. Chromozomální přeuspořádání by ale mohlo pomoci tyto vztahy objasnit (Anderson et al. 2010).

3.2 Cytogenetické informace o rajčeti

Rajče jedlé (*Solanum lycopersicum* L.) má diploidní genom, kde počet chromozómů $n = 12$. Ve stadiu pachytene, tedy ve třetí fázi profáze prvního meiotického dělení, jsou chromozómy rajčete velmi výrazné a lze je rozlišit podle délky a pruhování. Celková délka chromozómů v metafázi je okolo 50 μm (Heusden & Lindhout 2018).

Křížením diploida s genotypem indukovaného tetraploida mohou být produkováni triploidi. Triploidi, tetraploidi i aneuploidi jsou produkováni z potomků triploidů. Tetraploidi se vyznačují tmavšími a silnějšími listy, nižší délkou internodií, větší tloušťkou stonku, sníženou fertilitou a kvalitou. Tetraploidi, stejně jako ostatní nediploidní rajčata, však nejsou využívány komerčně (Heusden & Lindhout 2018).

Lokalizaci jedinečných sekvencí DNA lze vizualizovat pomocí fluorescenční in situ hybridizace (FISH), která může pomoci při řešení problémů při získávání sekvencí ve správném pořadí a chromozomální přesmyky lze vizualizovat mezi různými druhy rodu *Solanum*. Fluorescenční in situ hybridizace (FISH) se často používá k přiřazení větších úseků DNA ke konkrétním chromozómům rajčete. To bylo nápomocné při sestavování kompletní sekvence genomu rajčete (Heusden & Lindhout 2018).

Genom je kompletní sada genetických instrukcí v buňce, která poskytuje veškeré informace, které organismus potřebuje k fungování. Je uložen v chromozomech (Collins 2022; Scitable by Nature Education 2014). Chromozomy jsou umístěny v jádře v každé buňce (Yourgenome 2017). Každý chromozom se skládá z DNA, která je mnohokrát stočená kolem proteinů zvaných histony, které podporují jeho strukturu. Pokud se buňka nedělí, nejsou chromosomy v jádře buňky viditelné ani pod mikroskopem. Při buněčném dělení se však DNA

tvořící chromozomy pevněji sbalí a je pak viditelná pod mikroskopem. Každý chromozom má bod, který se nazývá centromera a rozděluje chromozom na dvě části, na dvě raménka. Delší raménko se označuje jako raménko *q*, kratší jako raménko *p* (National Library of Medicine: MedlinePlus Trusted Health Information for You 2021). Instrukce v genomu jsou tedy tvořeny DNA, ve které je jedinečný chemický kód, který je určen pořadím čtyř nukleotidových bazí – adeninu (A), cytosinu (C), thyminu (T) a guaninu (G). Tyto 4 nukleotidové báze tvoří DNA. V chromozomech jsou části DNA čteny společně a tvoří geny, které řídí různé vlastnosti (Yourgenome 2017).

Solanum je jedním z největších rodů krytosemenných rostlin (*Angiospermae*), které zahrnuje jednoleté a víceleté rostliny. Rajče (*Solanum lycopersicum*) je hlavní plodinou a modelovým systémem pro vývoj plodu (The Tomato Genome Consortium 2012). The Tomato Genome Consortium (2012) zahrnuje vysoce kvalitní genomovou sekvenci domestikovaného rajčete, návrh sekvence jeho divokého příbuzného *Solanum pimpinellifolium* a tyto sekvence porovnává s genomem bramboru (*Solanum tuberosum*). Dva rajčatové genomy mezi sebou vykazovaly pouze 0,6% nukleotidovou divergenci a známky nedávné příměsi, ale vykazovaly více než 8% odchylku od genomu bramboru s devíti velkými a několika menšími inverzemi. Linie *Solanum* zažila dvě po sobě jdoucí triplikace genomu. Genom inbredního kultivaru rajčat *Heinz 1706* byl sekvenován. Předpokládaná velikost genomu byla přibližně 900 megabází (Mb). Genom rajčete *Solanum pimpinellifolium* LA1589 byl rovněž sekvenován. Odhadovaná divergence mezi divokým a domestikovaným genomem je 0,6 % (5,4 milionu SNP single nukleotidových polymorfismů) distribuovaných podél chromosomů (The Tomato Genome Consortium 2012).

3.3 Obecné informace o rajčeti, pěstování, sklizeň, produkce

Rajče jedlé je jednoletá rostlina, která se stala modelovým druhem pro studování biochemie, genetiky a fyziologie rostlin a plodů. Rostlina rajčete jedlého má několik vlastností, jako masitý plod či sympodiální výhonek, které u dalších modelových organismů nenajdeme (Costa & Heuvelink 2018).

Rajčata se pěstují převážně v mírném klimatu s dlouhým letním obdobím a zimními srážkami. Při teplotách pod 12 °C může ale rostlina trpět fyziologickým poraněním. Rajčata jsou pěstována i v subtropických oblastech. Pěstují se na otevřeném poli nebo pod ochranou skleníků. Sklízí se manuálně nebo mechanicky. Ruční sklizeň je častější pro rajčata určená k přímé konzumaci, mechanicky se sklízí převážně rajčata určená k dalšímu zpracování. Rajčata se zpracovávají do různých omáček, protlaků, kečupů, polévek či sušených rajčatových prášků (Costa & Heuvelink 2018).

Rajčata jsou celosvětově nejvíce pěstovaným druhem zeleniny (Buchtová 2020). V posledních padesáti letech celková produkce rajčat ve světě strmě roste (Costa & Heuvelink 2018). Největším světovým producentem rajčat je Kalifornie, která se na světové produkci podílí téměř z 28 %. Dalším světovým producentem je Čína (Buchtová 2020). V rámci Evropské unie je největším producentem rajčat Itálie, která má na světové produkci rajčat 14% podíl. Následuje jí Španělsko a Portugalsko (Němcová & Buchtová 2021). Světová produkce rajčat určených ke zpracování se v roce 2021 odhaduje v objemu 39,4 milionů tun, což je v meziročním porovnání nárůst o 5,4 % (Buchtová 2020). Tabulka 2 uvádí světovou produkci rajčat.

Celková sklizeň zeleniny v České republice za rok 2020 byla 310 673 tun, z toho rajčata zaujímala 21 235 tun (Němcová & Buchtová 2021). V tabulce 3 uvádím celkovou sklizeň zeleniny a rajčat v České republice.

Tabulka 2: Světová produkce rajčat (tis. t) (Buchtová 2020)

Rok	2015	2016	2017	2018	2019	2020*
Celkem	41 384	38 072	37 769	34 803	37 383	39 406

*odhad

Tabulka 3: Celková sklizeň zeleniny v ČR (t) (Buchtová 2020; Němcová & Buchtová 2021)

Rok	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
Rajčata	24 003	19 583	31 108	19 663	23 918	24 696	21 235
Zelenina celkem	294 240	247 155	298 624	311 280	254 549	283 541	310 673

3.4 Jaké látky rajče jedlé obsahuje?

Rajčata obsahují mnoho zdraví prospěšných látek a lze je snadno zahrnout jako výživnou součást vyvážené stravy (Quinet et al. 2019). Rajče obsahuje vodu, lipidy, proteiny, sacharidy, vlákninu, minerální látky, vitamíny, karotenoidy a fytoosteroly. Obsah popelovin je důležitým ukazatelem v analýze látek, protože odkazuje na anorganická rezidua – obsah minerálních látek (Ali et al. 2020). V tabulce 4 uvádím nutrienty rajčete odrůdy Roma.

Konzumace vlákniny přináší řadu zdravotních benefitů, jako je například prevence proti srdečním onemocněním, diabetu a rakovině tlustého střeva. pH rajčete je přibližně 3,83 (Ali et al. 2020).

Tabulka 4: Nutrienty rajčete odrůdy Roma na 100 g čerstvé hmoty (USDA 2021)

Voda	94,7 g
Energie	19 – 22 kcal
Dusík	0,11 g
Protein	0,7 g
Tuky celkem	0,42 g
Popeloviny	0,31 g
Sacharidy	
Cukry	3,84 g
Vláknina	1 g
Minerály	
Vápník Ca	10 mg
Železo Fe	0,1 mg
Hořčík Mg	8,1 mg
Fosfor P	19 mg
Draslík K	193 mg
Sodík Na	< 2,5 mg
Zinek Zn	0,08 mg
Měď Cu	0,032 mg
Mangan Mn	0,087 mg
Selen Se	<2,5 µg
Vitamíny	
Vitamín C, celková askorbová kyselina	17,8 mg
Thiamin B1	0,056 mg
Riboflavin B2	<0,1 mg
Niacin B3	0,533 mg
Vitamín B6	0,079 mg
Folát (kyselina listová)	10 µg
Vitamín A	24 µg

3.4.1 Sacharidy

Rajče obsahuje glukosu, fruktosu, sacharózu, hemicelulózu a celulózu (Bertin 2018). Glukosa a fruktosa jsou zástupci šestiuhlíkatých monosacharidů – hexos, které se vyskytují ve spoustě rostlin (Aurand et al. 1987).

D-Glukóza (též dextrosa, D-glukosa) je aldohexosa, která se ve volné formě vyskytuje ve zralých plodech, listech, kořenech, květech a míze rostlin. Také se jedná o hlavní cukr v krvi (Aurand et al. 1987). Ve vázané formě se vyskytuje v řadě disacharidů, oligosacharidů a polysacharidů (Ahnen et al. 2020), například v laktóze, sacharóze, maltóze, škrobu či glykogenu, také se vyskytuje jako součást glykosidů. Běžně se D-glukóza připravuje hydrolýzou škrobu (Aurand et al. 1987).

D-Fruktóza (též levulosa, D-fruktosa) je ketohexosa (Aurand et al. 1987), která se běžně vyskytuje v ovoci, zelenině, medu (Ahnen et al. 2020), melase a sirupech. V malém množství se vyskytuje i v krvi. Je to jediný ketosový cukr, který je důležitý v potravinách. Získává se hydrolýzou polysacharidu inulinu. Fruktóza se vyskytuje ve dvou strukturních formách, v pyranosové či furanosové formě. Záleží, zda je ve volném stavu nebo vázaná. Ve

volné formě se vyskytuje v pyranosové formě, vázaná ve formě furanosové (Aurand et al. 1987).

Sacharóza (řepný či třtinový cukr, sacharosa) je nejrozšířenějším disacharidem. Skládá se z glukózy a fruktózy. Patří k nejvíce běžně používaným sladidlům (Ahnen et al. 2020). Zdrojem sacharózy jsou například zralé plody, které jsou na sacharózu bohaté. Komerčně se získává z cukrové řepy a cukrové třtiny (Aurand et al. 1987). Sacharóza díky své jedinečné struktuře nemůže působit jako redukující cukry, což jsou cukry, které mají volnou aldehydovou nebo ketonovou skupinu. Přítomnost této volné skupiny umožňuje cukrům působit jako redukční činidlo (Ahnen et al. 2020).

Celulóza (celulosa) je homopolysacharid řetězové struktury, skládající se z glukózových jednotek spojených β -(1 \rightarrow 4) glykosidickými vazbami. Celulóza je hlavní složkou strukturních pletiv rostlin, je přítomna v pletivech buněčných stěn spolu s xylany a ligniny. Vynikajícím zdrojem celulózy je vlákno dřeva, bavlna a len. Celulóza je nerozpustná ve vodě a je poměrně odolná vůči působení většiny enzymů a zředěných kyselin a zásad. Většinou živočichů chybí v trávicích enzimech celulózy, proto je pro ně nestravitelná. Nestravitelné sacharidy v potravě jsou označovány jako hrubá vláknina (Aurand et al. 1987).

Hemicelulózy (hemicelulosa) jsou heteropolysacharidy. Jedná se o polyuronidy (kyselina D-glukuronová) v kombinaci s xylózou, manózou, arabinózou, galaktózou a glukózou (Aurand et al. 1987).

Škroby představují nejběžnější formu stravitelných polysacharidů v rostlinách (Ahnen et al. 2020). Škrob se vyskytuje jako hlavní rezervní sacharid ve většině rostlin (Aurand et al. 1987), ale především v obilovinách, luštěninách a kořenové zelenině (Ahnen et al. 2020). Vyskytuje se v kořenech, semenech, hlízách, stoncích a v mnoha plodech. Jedná se o polymery glukózy (Aurand et al. 1987). Škrob je přítomen ve dvou formách (amylóza a amylopektin), které jsou určeny polohou vazeb nacházejících se ve sloučenině. Amylóza, která obsahuje pouze α -(1,4)-glykosidické vazby, tvoří lineární, nerozvětvené řetězce. Oproti ní amylopektin, který obsahuje α -(1,4) i α -(1,6)-glykosidické vazby, tvoří rozvětvený řetězec polymeru (Ahnen et al. 2020). Běžné škroby (bramborový, pšeničný, kukuřičný) obsahují 10-30 % amylózy. Škroby z rýže, čiroku a některých odrůd kukuřice neobsahují žádnou amylózu a jsou označovány jako voskové škroby. Amylopektin tvoří 70-100 % různých škrobů (Aurand et al. 1987).

Škrob se nachází ve vrstvách uvnitř granul, které jsou obklopeny tenkou proteinovou vrstvou. Škrobová granula různých druhů rostlin se liší tvarem, velikostí a dalšími fyzikálními vlastnostmi. Částečná kyselá hydrolýza škrobu poskytuje komplexní směs dextrinů, maltózu a glukózu. Úplnou kyselou hydrolýzou se získá D-glukóza. Koloidní disperze škrobu jsou hydrolyzovány amylázami na maltózu a glukózové jednotky (Aurand et al. 1987).

3.4.2 Minerální látky

Minerály jsou esenciální pro zdraví lidského těla. V tabulce 4 uvádím minerální látky obsažené v rajčeti. Podle potřeby těla se minerální látky dělí do 3 skupin: a) makroprvky, b) mikroprvky a c) stopové prvky (Ionete et al. 2016).

Makroprvky by měly být přijímány v množství přibližně > 50 mg za den. K makroprvkům je řazen sodík, hořčík, vápník, fosfor, draslík, síra a chlor (Ionete et al. 2016).

Mikroprvky, ke kterým je řazen jod, železo, zinek, fluor, selen, mangan, molybden, měď a kobalt, jsou doporučované v množství < 50 mg za den. Ke stopovým prvkům jsou řazeny prvky jako hliník, bor, křemík, brom a další (Ionete et al. 2016).

Minerální látky jsou důležité pro různé tělesné funkce (Ali et al. 2020), pro řadu biochemických a fyziologických procesů a funkcí lidského těla, pro činnost svalů a nervů (Ionete et al. 2016), nervový přenos (Ali et al. 2020), pro udržování rovnováhy vody v těle, regulaci pH celulární a extracelulární tekutiny, také jsou nezbytné pro metabolismus tuků, sacharidů a syntézu proteinů, hormonální aktivitu a aktivitu enzymů (Ionete et al. 2016).

3.4.3 Vitamíny

Rajčata jsou bohatým zdrojem vitamínů. Hlavní vitamíny, obsažené v rajčeti, jsou vitamín C, A, E a folát (Beecher 1998). Vitamín C a E vykazují antioxidační aktivitu (Sies et al. 1992). Vitamíny plní v organismu různé funkce, například udržují nervový systém, enzymatické funkce či se podílí na tvorbě červených krvinek (Ali et al. 2020). Tabulka 4 uvádí vitamíny obsažené v rajčeti.

3.4.4 Mastné kyseliny

Ve 100 g syrového zralého rajčete byly dle USDA (2019) obsaženy tyto látky (Tabulka 5).

Tabulka 5: Nutrienty 100 g čerstvé hmoty zralého rajčete (USDA 2019)

Rajče – celková hmotnost	100 g
Voda	94,5 g
Energie	18 kcal; 74 kJ
Protein	0,88 g
Tuky	0,2 g
Popel	0,5 g
Sacharidy	3,89 g

Rajčata obsahují také mastné kyseliny – nasycené, mononenasycené i polynenasycené. Polynenasycených kyselin, ke kterým se řadí i kyselina linolová, obsahují rajčata z mastných kyselin nejvíce (USDA 2019). V tabulce 6 uvádím přehled mastných kyselin vyskytujících se v rajčeti. Uvedené hodnoty mastných kyselin byly stanoveny ve 100 g čerstvé hmoty syrového rajčete (Tabulka 5) (USDA 2019).

Kyselina linolová a linolenová jsou esenciální mastné kyseliny, tedy takové, které si organismus nemůže syntetizovat sám a musí být přijímány potravou. Polynenasycené mastné kyseliny jsou také esenciální pro udržování integrity plazmatické membrány, buněčného růstu a prevenci onemocnění (Ali et al. 2020).

Tabulka 6: Přehled mastných kyselin obsažených v rajčeti na 100 g čerstvé hmoty (USDA 2019)

Mastné kyseliny	
Nasycené mastné kyseliny (celkem)	0,028 g
SFA 16:0 (palmitová)	0,02 g
SFA 18:0 (stearová)	0,008 g
Mononenasycené mastné kyseliny (celkem)	0,031 g
MUFA 16:1 (palmitoolejová)	0,001 g
MUFA 18:1 (olejová)	0,03g
Polynenasycené mastné kyseliny (celkem)	0,083 g
PUFA 18:2 (linolová)	0,08 g
PUFA 18:3 (linolenová)	0,003 g

3.4.5 Aminokyseliny

Aminokyseliny (Tabulka 7) jsou základními stavebními prvky bílkovin, které řídí důležité tělesné funkce, včetně udržování buněčné struktury, transportu a ukládání živin, oprav poškozených tkání a hojení ran. Esenciálními aminokyselinami jsou valin, izoleucin, leucin, threonin, lysin, methionin, fenylalanin a tryptofan. Arginin a histidin jsou aminokyseliny poloesenciální. Ostatní aminokyseliny jsou neesenciální (Ali et al. 2020).

Tabulka 7: Přehled aminokyselin obsažených v rajčeti na 100 g čerstvé hmoty (USDA 2019)

Aminokyseliny	
Tryptofan	0,006 g
Threonin	0,027 g
Isoleucin	0,018 g
Leucin	0,025 g
Lysin	0,027 g
Methionin	0,006 g
Cystein	0,009 g
Fenylalanin	0,027 g
Tyrosin	0,014 g
Valin	0,018 g
Arginin	0,021 g
Histidin	0,014 g
Alanin	0,027 g
Kyselina asparagová	0,135 g
Kyselina glutamová	0,431 g
Glycin	0,019 g
Prolin	0,015 g
Serin	0,026 g

3.4.6 Karotenoidy

Rajče obsahuje karotenoidy – je bohaté na lykopen a β -karotenoidy (Navarro-González et al. 2011). Karotenoidy jsou rostlinné pigmenty, které hrají klíčovou roli v ochraně rostlin před fotooxidačními procesy. Lutein a zeaxantin zlepšují zdraví pokožky. Lykopen je barvivo, které je odpovědné za červenou barvu rajčete (Ali et al. 2020). Lykopen je hlavní dietní

karotenoid, který chrání buňky před oxidativním poškozením tuků, proteinů a DNA. Vyskytuje se v rajčatech a rajčatových produktech. Více než 80 % dietního lykopenu pochází ze zpracovaných rajčatových produktů – kečupů, omáček a rajčatové šťávy. Další dietní zdroje lykopenu zahrnují vodní meloun, hrozny, banán a papáju (Górecka et al. 2020).

Konzumace rajčatových produktů s lykopem snížila riziko kardiovaskulárních onemocnění u mužů i žen, snížila riziko rakoviny prsu u žen po menopauze a rakoviny vaječníků u žen před menopauzou. Zvýšená konzumace rajčatových produktů s lykopem by také mohla být spojována se sníženým rizikem rakoviny prostaty. Technologické zpracování rajčat (vaření, pečení) ve větší míře neovlivňuje obsah lykopenu ve výrobcích a ztráty lykopenu jsou obvykle bezvýznamné. Lykopen se v přirozeném stavu vyskytuje ve formě trans a v lidském těle se špatně vstřebává. Při tepelném zpracování rajčat a rajčatových produktů a za přítomnosti tuku, je lykopen uvolněn z pletiv, což způsobí izomeraci lykopenu z all-trans na cis konfiguraci, čímž se zvyšuje jeho biologická dostupnost (Górecka et al. 2020).

3.4.7 Steroly

Rostlinné steroly – fytosteroly. Nejběžnějšími fytosteroly v lidské stravě jsou β -sitosterol, kampesterol a stigmasterol (Bradford & Awad 2007). Hrají důležitou roli v lidském zdraví. Fytosteroly snižují absorpci cholesterolu ve střevě a snižují tak hladiny LDL-cholesterolu v krvi, čímž se snižuje riziko kardiovaskulárních onemocnění. Jejich konzumace je tedy dobrá v prevenci těchto onemocnění. Konzumace fytosterolů může také zvýšit aktivitu oxidačních enzymů a tím snížit oxidační stres (Woyengo et al. 2009). Epidemiologická data naznačují, že fytosteroly ve stravě jsou spojeny se snížením rakoviny prsu, tlustého střeva a prostaty (Bradford & Awad 2007). Fytosteroly také působí jako antioxidanty a brání oxidačnímu stresu. Také stimulují imunitní systém a vykazují protizánětlivou aktivitu. Rajče je výborným zdrojem fytosterolů (Ali et al. 2020).

3.4.8 Antioxidanty a bioaktivní látky

Rajčata jsou součástí každodenní stravy v mnoha zemích. Rajčata a rajčatové produkty představují pro svou vysokou spotřebu významný zdroj antioxidantů v lidské stravě. Jsou důležitým dietním zdrojem karotenoidů, zejména lykopenu a betakarotenu (Kotíková et al. 2011), kyseliny askorbové a fenolových sloučenin (Borguini & Torres 2009). V tabulce 8 uvádím přehled antioxidantů a bioaktivních látek obsažených v rajčeti. Tyto karotenoidy (lykopen a betakaroten) jsou zodpovědné především za charakteristickou barvu zralých plodů. Karotenoidy mají velmi zvláštní a pozoruhodné vlastnosti a jsou účinné na všechny druhy živých organismů. K nejdůležitějším funkcím patří jejich antioxidační a provitamínové aktivity. V posledních letech se soustředil velký zájem na vitamíny s antioxidační aktivitou – vitamíny C a E, fenoly a karotenoidy kvůli jejich schopnosti vylučovat aktivní formy kyslíku a volné radikály. Velké množství epidemiologických a klinických studií prokázalo, že vysoký příjem antioxidantů ve stravě je spojen s nižším výskytem kardiovaskulárních onemocnění a některých typů rakoviny (Kotíková et al. 2011).

Kyslík je nezbytnou součástí živých organismů. Tvorba reaktivních forem kyslíku (ROS) je nevyhnutelná pro aerobní metabolismus těla. V buňkách reaktivní formy kyslíku způsobují oxidaci lipidů a proteinů a přerušují řetězec DNA. Reaktivní formy kyslíku mají roli v některých nemocích (aterioskleróza, kardiovaskulární onemocnění, rakovina, artritida).

Reaktivními formami kyslíku jsou například volné radikály jako hydroxylový radikál (OH[•]), superoxidový radikál (O₂[•]), peroxylové radikály (ROO[•]) a neradikálové formy jako peroxid vodíku (H₂O₂), singletový kyslík (¹O₂) a ozon (O₃). Exogenními zdroji generujícími volné radikály jsou například tabákový kouř, záření, pesticidy, organická rozpouštědla a anestetika. Aerobní organismy si ale vyvinuly řadu mechanismů pro neutralizaci reaktivních forem kyslíku (ROS) pomocí enzymatických (glutathionperoxidasa, superoxid dismutasa, kataláza) i neenzymatických mechanismů. Antioxidanty jako α-tokoferol (vitamin E), karotenoidy, kyselina askorbová a fenolové sloučeniny jsou schopny neenzymaticky interagovat s reaktivními formami kyslíku (Borguini & Torres 2009).

Tabulka 8: Antioxidanty a bioaktivní látky obsažené v rajčeti (Ali et al. 2020):

Antioxidanty obsažené v rajčeti	Bioaktivní látky obsažené v rajčeti
α-tokoferol	Quercetin
β-tokoferol	Kaempferol
γ-tokoferol	Naringenin
δ-tokoferol	Kyselina kávová
Vitamin C	Rutin
β-karoten	Kyselina chlorogenová
Lykopen	Kyselina ferulová
Fenolové kyseliny	Kyselina p-kumarová
Flavonoidy	Lykopen
Antokyany	Resveratrol
	Chrysin
	Epikatechin
	Katechin
	Luteolin
	Kyselina skořicová
	Kyselina sinapová
	Kyselina vanilová

3.5 Metabolismus cukrů v rostlinách

Cukry v plodech zajišťují sladkost, která je nejdůležitějším faktorem určujícím kvalitu plodu. Cukry také úzce souvisejí s výnosem a hrají rozhodující roli při nasazování, růstu, dozrávání i ve složení plodů. Dále jsou důležité při vytváření turgorového tlaku a jako signální molekuly pro řízení vývoje a metabolismu plodů (Kanayama 2017). Rostliny jsou autotrofní organismy (Taiz & Zeiger 2002). Vyšší rostliny se vyznačují schopností využívat sluneční energii k přeměně oxidu uhličitého (CO₂) na organický uhlík ve fotosyntetických listech (Ruan 2014). Mohou tedy vázat oxid uhličitý a produkovat sacharidy prostřednictvím fotosyntézy (Duan et al. 2021).

V rostlinách fungují sacharidy nejen jako metabolické zdroje a strukturální složky, ale také jako regulátory různých procesů souvisejících s růstem a vývojem ve všech fázích života, od klíčení po stárnutí rostliny. Ve spoustě rostlin, tedy i v rostlině rajčete (*Solanum lycopersicum*), je uhlík fixovaný ve zdrojových pletivech buď skladován jako škrob v chloroplastech nebo je transportován do pletiv sinku, primárně ve formě neredukujícího disacharidu sacharózy (β -D-fruktofuranosyl- α -D-glukopyranosid). Sacharóza je u většiny druhů rostlin hlavní formou sacharidů translokovaných skrz rostlinu floémem (Taiz & Zeiger 2002) ze zdrojových listů do pletiv sinku, kde musí být štěpena, než může vstoupit do metabolických reakcí (Goren et al. 2017).

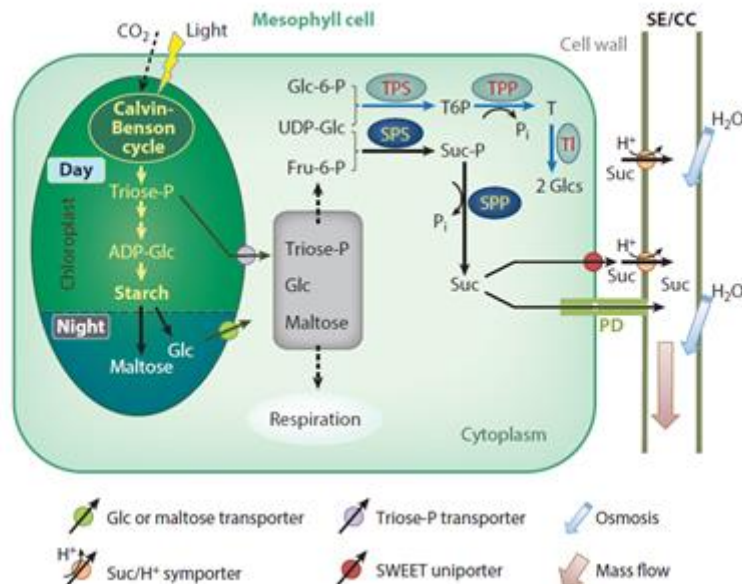
Jako zdroj (source) jsou označovány zelené části rostliny schopné fotosyntézy (tedy například listy), místa spotřeby jsou označována jako sink (například kořeny). Sacharóza a její metabolismus má významnou roli ve vývoji rostliny, protože sacharóza a produkty její hydrolýzy mohou fungovat jako signální molekuly, které regulují expresi genů zapojených do důležitých fyziologických procesů. Sacharóza také působí při osmotické regulaci a hraje tak důležitou roli při adaptaci na stres (Duan et al. 2021; Pan et al. 2019), při tvorbě výnosu zejména generováním cukrů jako metabolitů potřebných pro růst a syntézu základních sloučenin, například škrobu, bílkovin a celulózy (Ruan 2014).

Škrob je nerozpustná sacharidová rezerva, která je přítomna téměř ve všech rostlinách. Škrob i sacharóza jsou syntetizovány z triosafosfátu, který je generován Calvinovým cyklem. Místem syntézy škrobu je chloroplast, sacharóza je syntetizována v cytosolu. Syntéza sacharózy a škrobu jsou soutěžící reakce. Relativní koncentrace ortofosfátu (Pi) a triosafosfátu jsou hlavní faktory, které řídí, zda fotosynteticky fixovaný uhlík je rozdělen jako škrob v chloroplastu nebo jako sacharóza v cytosolu. Tyto dva kompartmenty spolu komunikují pomocí fosfátového translokátoru (translokátor fosfát/triosafosfát). Fosfátový translokátor katalyzuje pohyb ortofosfátu a triosafosfátu v opačných směrech mezi chloroplasty a cytosolem. Nízká koncentrace ortofosfátu (Pi) v cytosolu limituje export triosafosfátu z chloroplastu přes translokátor, čímž podporuje syntézu škrobu. Naopak vysoká koncentrace ortofosfátu v cytosolu inhibuje syntézu škrobu v chloroplastech a podporuje export triosafosfátu do cytosolu, kde se převádí na sacharózu (Taiz & Zeiger 2002).

Fotosyntetické listy využívají energii slunečního záření k fixaci CO₂ a k produkci triosafosfátů v chloroplastu. Triosafosfáty jsou buď transportovány do cytoplazmy pro další metabolismus, nebo mohou být převedeny na ADP-glukózu pro syntézu škrobu v chloroplastu. Škrob je v noci degradován na glukózu nebo maltózu pro export do cytoplazmy (Ruan 2014).

V cytosolu dvě molekuly triosafosfátu produkují jednu molekulu fruktóza-1,6-bisfosfátu v reakci katalyzované aldolasou. Fruktóza-1,6-bisfosfát je dále metabolizován za

vzniku hexózových fosfátů – fruktóza-6-fosfátu a glukóza-6-fosfátu. Glukóza-6-fosfát lze použít k vytvoření nukleotidových cukrů, jako je uridindifosfoglukóza (UDP-glukóza) (Stein & Granot 2019). Glukóza může být fosforylována hexokinázou za vzniku glukóza-6-fosfátu, který může být převeden na fruktóza-6-fosfát pomocí glukóza-6-fosfát izomerázy. Sacharóza-fosfát syntáza (SPS) používá fruktóza-6-fosfát a UDP-glukózu jako substráty k produkci sacharóza-fosfátu, který se pak přeměňuje na sacharózu sacharóza-fosfát fosfatázou (SPP). Sacharóza je naložena do floému buď apoplasticky nebo symplasticky prostřednictvím plazmodesmat. Hromadění sacharózy přitahuje vodu osmoticky a vytváří vysoký turgorový tlak, který pohání hmotnostní tok asimilátů směrem k sinkům. Paralelně se syntézou sacharózy může být také syntetizováno malé množství trehalózy (T). Za použití UDP-glukózy a glukóza-6-fosfátu jako substrátů se syntetizuje pomocí trehalóza-6-fosfát syntázy (TPS) trehalóza-6-fosfát (T6P), což je signální metabolit. Trehalóza-6-fosfát je dále přeměněn na trehalózu pomocí trehalóza-6-fosfát fosfatázy (TPP). Trehalóza může být hydrolyzována trehalázou (TI) za vzniku 2 molekul glukózy (Ruan 2014). Obrázek 1 znázorňuje syntézu sacharózy. V metabolismu sacharózy také působí UDP-glukóza pyrofosforyláza (UDPGP), která je používána ke katalýze glukóza-1-fosfátu na UDP-glukózy (Jiang et al. 2015).



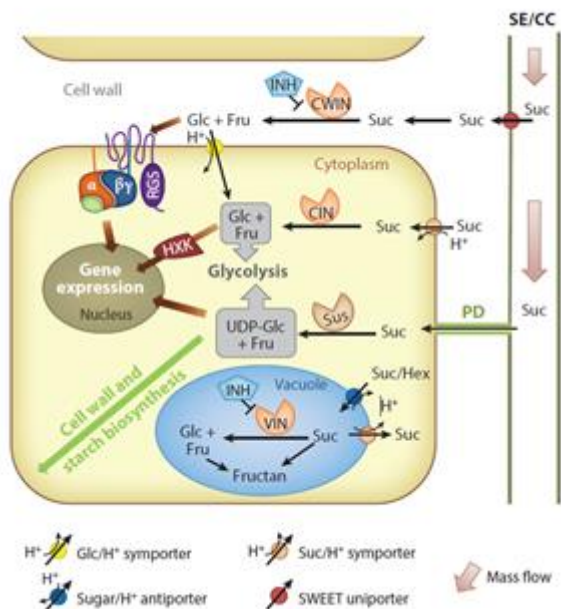
Obrázek 1. Syntéza sacharózy v listech (ve zdroji) (Ruan 2014)

Glc-6-P = glukóza-6-fosfát; UDP-Glc = UDP-glukóza; Fru-6-P = fruktóza-6-fosfát; Triose-P = triosafosfát; Glc = glukóza; ADP-glc = ADP-glukóza; Starch = škrob; SPS = sacharóza-fosfát syntáza; SPP = sacharóza-fosfát fosfatáza; Suc-P = sacharóza-fosfát; Suc = sacharóza; PD = plazmodesmata

Sacharóza je z floému vyložena do buněk sinku buď apoplasticky nebo symplasticky (Ruan 2014). Sacharóza přesunutá z listů do pletiv sinku je metabolizována sacharóza-syntázou a invertázou za vzniku hexózy a UDP-glukózy (Kanayama 1998). Invertázou (INV) je sacharóza hydrolyzována za vzniku glukózy a fruktózy, sacharóza-syntázou (SUS) je štěpena za vzniku fruktózy a UDP-glukózy (Stein & Granot 2019).

Tyto produkty jsou použity pro energetický a syntetický metabolismus v sinku jako jsou respirace a syntéza škrobu. V metabolických drahách sacharózy zprostředkovaných sacharóza-syntázou a invertázou, vzniká jako metabolický produkt fruktóza, která musí být pro další

metabolismus fosforylována. Dva enzymy, hexokináza (EC2.7.1.1) a fruktokináza (EC2.7.1.4), jsou schopné fosforylovat fruktózu v rostlinách. Hexokináza může účinně využívat několik hexóz včetně fruktózy a glukózy, zatímco fruktokináza specificky metabolizuje fruktózu. Fruktokináza bude mít pravděpodobně primární význam při fosforylaci fruktózy v rostlinách, protože afinita fruktokinázy k fruktóze je mnohem vyšší než afinita k hexokináze (Kanayama 1998). Rozklad sacharózy je znázorněn na obrázku 2.



Obrázek 2. Rozklad sacharózy (Ruan 2014)

HXK = hexokináza; Glc = glukóza; Fru = fruktóza; UDP-Glc = UDP-glukóza; Suc = sacharóza; CIN = cytoplazmatická invertáza; VIN = vakuolární invertáza; CWIN = invertáza buněčné stěny; Sus = sacharóza syntáza

3.6 Enzymy v metabolismu cukrů v rostlinách

V metabolismu cukrů v rostlinách tedy působí spousta enzymů. Patří mezi ně hexokináza (HXK), glukosa-6-fosfát izomeráza, sacharóza-fosfát syntáza (SPS), sacharóza-fosfát fosfatáza (SPP), trehalóza-6-fosfát syntáza (TPS), trehalóza-6-fosfát fosfatáza (TPP), trehaláza (Tl), invertázy (INV; invertáza buněčné stěny (CWIN); cytoplazmatická invertáza (CIN); vakuolární invertáza (VIN)), sacharóza-syntáza (Sus, SUS) (Ruan 2014), fruktokináza (Frk) (Kanayama 1998) a UDP-glukosa pyrofosforyláza (UDPGP) (Jiang et al. 2015).

3.6.1 Štěpení sacharózy

Sacharóza, která je transportována floémem do pletiv sinku, musí být štěpena, než může vstoupit do metabolických reakcí (Goren et al. 2017). V rostlinách je štěpení sacharózy na hexózy prováděno dvěma primárními enzymy – sacharóza-syntázou (SUS) a invertázou (INV). Molekula sacharózy je pomocí sacharóza-syntázy (SUS) reverzibilně štěpena na uridindifosfát-glukózu (UDP-glukózu) a fruktózu, zatímco invertázou (INV) je nevratně hydrolyzována na fruktózu a glukózu (Hummel et al. 2009; Pan et al. 2019; Koch 2004). Invertáza (INV) se široce podílí na regulaci růstu a vývoje rostlin a kontroly reprodukčního vývoje a toleranci stresu (Smeeckens 2000; Barratt et al. 2009; Pan et al. 2019; Koch 2004). Oba tyto enzymy jsou tedy

hlavní enzymy zapojené do katabolismu sacharózy (Ruan 2014; Duan et al. 2021) a obě tyto skupiny enzymů se skládají z více izozymů (Goren et al. 2017).

3.6.1.1 Enzym sacharóza-syntáza

Sacharóza-syntáza (SUS) je glykosyltransferázový enzym, který hraje klíčovou roli v metabolismu cukrů, především v pletivech sinku (Stein & Granot 2019). Sacharóza-syntáza (EC 2.4.1.13) štěpí sacharózu v přítomnosti UDP na fruktózu a UDP-glukózu (Goren et al. 2017; Ruan 2014). Produkty štěpení sacharózy sacharóza-syntázou jsou k dispozici pro mnoho metabolických cest, jako je syntéza sacharidů, produkce primárních metabolitů nebo produkce energie (Stein & Granot 2019).

Rostlinné isoenzymy sacharóza-syntázy se nacházejí převážně v cytosolu nebo v blízkosti plazmatické membrány, ale některé proteiny sacharóza-syntázy se nacházejí v mitochondriích, buněčné stěně a vakuolách (Stein & Granot 2019).

Počet členů genové rodiny *SUS* se mezi rostlinnými druhy liší (Duan et al. 2021). Duan et al. (2021) analyzovali strukturní charakteristiky 3 rodin genů – sacharóza-syntáz (*SUS*), invertáz (*INV*) a sacharóza-fosfát syntáz (*SPS*) v rajčeti (*Solanum lycopersicum* L.) a identifikovali 6 *SUS* genů. Například u *Arabidopsis* bylo také identifikováno 6 genů *SUS*, u tabáku *Nicotiana tabacum* 14 genů *SUS* (Wang et al. 2015), u mrkve *Daucus carota* 8 genů, u sóji *Glycine max* 12 genů a u *Amborella trichopoda* pouze 2 geny *SUS* (Xu et al. 2019; Duan et al. 2021).

V genomu rajčete tedy bylo identifikováno 6 sacharóza-syntázových genů – *SISUS1*, *SISUS3*, *SISUS4*, *SISUS5*, *SISUS6* a *SISUS7* (*Sl* = *Solanum lycopersicum* L.) (Goren et al. 2017, Duan et al. 2021), které lze rozdělit do 3 skupin – SUS I, SUS II a SUS III. Do skupiny SUS I lze zařadit geny *SISUS1*, *SISUS3* a *SISUS5*, do skupiny SUS II gen *SISUS4* a ke skupině SUS III geny *SISUS6* a *SISUS7*. V tabulce 9 je uvedena lokalizace sacharóza-syntázových genů rajčete na konkrétním chromozomu a další informace o funkční struktuře těchto genů. Geny *SUS* vykazují podobné charakteristiky, pokud jde o délku genomu a cDNA, stejně jako podobné charakteristiky proteinů. Šest genů *SUS* rajčat (*SISUS*, *Sl* = *Solanum lycopersicum* L.) sdílí podobnou strukturu s téměř identickými délkami. Zatímco translace genů *SISUS1*, *SISUS3* a *SISUS4* začíná na druhém exonu a poskytuje velké 5'UTR introny, což jsou nepřekládané oblasti, o kterých se předpokládá, že se podílejí na genové regulaci, geny *SISUS5*, *SISUS6* a *SISUS7* žádné takové introny neobsahují. Geny *SISUS6* a *SISUS7* jsou o něco delší než ostatní a mají více exonů na svých koncích (Goren et al. 2017). Geny *SISUS3* a *SISUS5* byly identifikovány jako tandemové duplikační geny. Geny *SISUS1* a *SISUS5* byly identifikovány jako segmentální duplikační genové páry (Duan et al. 2021).

Tabulka 9: Sacharóza-syntázové geny v rajčeti (Duan et al. 2021; Goren et al. 2011; Qin et al. 2016)

Název genu	Lokus	Chromozom	Počet exonů	Počet intronů
<i>SISUS1</i>	<i>Solyc12g009300</i>	12	13	12
<i>SISUS3</i>	<i>Solyc07g042550</i>	7	13	12
<i>SISUS4</i>	<i>Solyc09g098590</i>	9	15	14
<i>SISUS5</i>	<i>Solyc07g042520</i>	7	11	10
<i>SISUS6</i>	<i>Solyc03g098290</i>	3	15	14
<i>SISUS7</i>	<i>Solyc02g081300</i>	2	14	13

Pokud jde o expresi genu *SISUS*, podívali se Goren et al. (2017) na data RNA seq získaná ve studiích porovnávajících genovou expresi v kultivovaných rajčatech s expresí v divokých druhů. Expres skupiny genů *SUS* v kultivovaném rajčeti, v kultivaru M82, ukazuje, že *SUS1* je nejhojnější *SUS* exprimovaný v plodu, *SUS3* je nejhojnější *SUS* v kořenech a *SUS5* je nejhojnější *SUS* ve stoncích. Kromě toho je ve stoncích určitá exprese *SUS1* a *SUS3*, v kořenech *SUS1* a *SUS5* a v plodech *SUS3*. V listech a květech je exprese genů ze skupiny *SUS* relativně nízká (Goren et al. 2017).

3.6.1.2 Invertázy

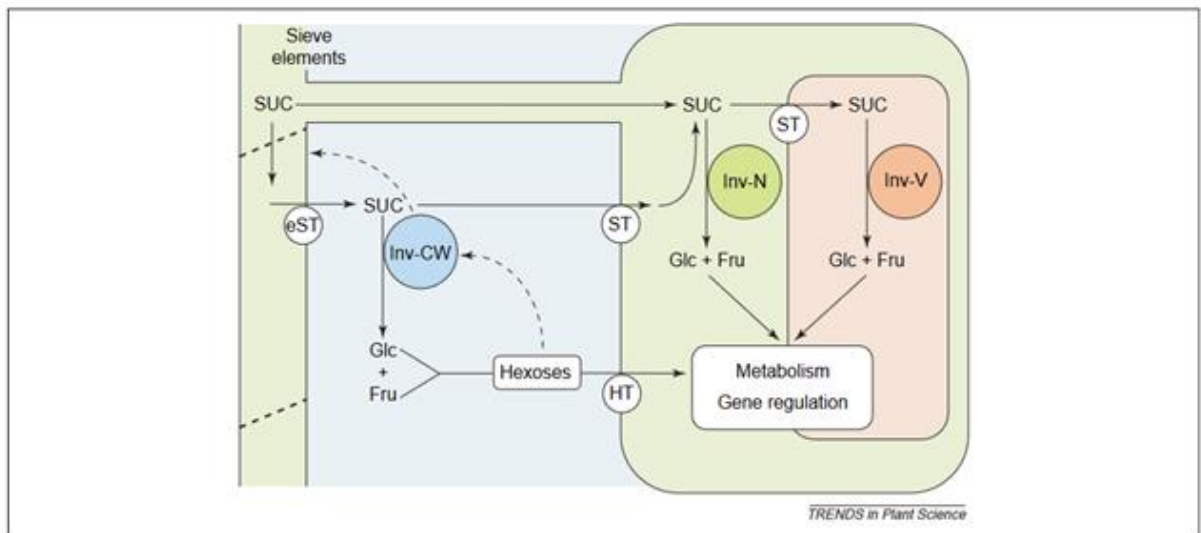
Invertáza je zásadní pro regulaci vyprazdňování floému a ustavení síly sinku. Invertáza hraje roli v degradaci sacharózy (Zhang et al. 2018). Invertázy, které mají enzymový kód EC 3.2.1.26, se dělí do dvou enzymových podrodin. Podle jejich optimálního pH se dělí na kyselé a na alkalické/neutrální invertázy (A/N). Kyselé invertázy mají optimální pH mezi 4,5 a 5,0, zatímco alkalické/neutrální (A/N) invertázy mají optimální pH v rozmezí 6,5 až 8,0. Obě tyto enzymové podrodiny mohou irreverzibilně štěpit sacharózu na glukózu a fruktózu, proto se předpokládá, že hrají klíčovou roli v metabolismu uhlíku a růstu rostlin (Pan et al. 2019).

Geny kódující invertázu byly identifikovány u některých druhů rostlin. Například u rodu *Arabidopsis* bylo identifikováno 8 genů kyselé invertázy a 9 genů A/N invertázy, u sóji *Glycine max* 19 genů kyselé invertázy a 13 genů A/N invertázy (Ji et al. 2005; Su et al. 2018; Duan et al. 2021). V genomu rajčete *Solanum lycopersicum* L. bylo identifikováno celkem 19 genů invertázy (INV) – 8 genů kódujících A/N invertázu a 11 genů kyselé invertázy (Duan et al. 2021).

Alkalické/neutrální invertázy jsou obvykle cílené do cytoplazmy a dalších organel včetně mitochondrií a plastidů, patří do rodiny glykosid hydroláz 100 (GH100), zatímco kyselé invertázy přísluší do glykosid hydroláz 32 (GH32) a jsou lokalizované buď v matrix buněčné stěny nebo ve vakuolách. Kyselé invertázy také mohou hydrolyzovat sacharózu a další oligosacharidy obsahující β -fruktózu, jako je stachyóza či rafinóza. Proto se také kyselé invertázy někdy nazývají jako β -fruktofuranosidázy (Pan et al. 2019).

Kyselé invertázy jsou tvořeny invertázami buněčné stěny (CWIN) a vakuolárními invertázami (VIN), zatímco alkalické/neutrální (A/N) invertázy jsou tvořeny cytosolickými invertázami (CIN) (Pan et al. 2019).

V symplasticky izolovaných pletivech se sacharóza uvolňuje ze sítkovic floému do apoplastu předpokládaným efluxním sacharózovým transportérem, tam může být disacharid štěpen extracelulární invertázou navázanou na buněčnou stěnu a výsledné hexózy jsou transportovány do buněk sinku transportérem hexózy. Sacharóza může být alternativně přímo transportována do buněk sinku transportérem sacharózy. Sacharóza uvolněná v buňkách sinku, buď přes apoplasmu nebo přes plasmodesmata, může být štěpena v cytosolu neutrální invertázou nebo sacharóza-syntázou nebo ve vakuole vakuolární invertázou (Inv-V). Hydrolýzu sacharózy různými izoenzymy invertázy znázorňuje obrázek 3 (Roitsch & González 2004).



Obrázek 3: Hydrolýza sacharózy různými izoenzymy invertázy (Roitsch & González 2004). eST = efluxní sacharózový transportér; ST = transportér sacharózy; HT = transportér hexózy; Inv-CW = extracelulární invertáza navázaná na buněčnou stěnu, invertáza buněčné stěny; Inv-N = neutrální invertáza; Inv-V = vakuolární invertáza

3.6.1.2.1 Cytosolické invertázy

Cytosolické či též cytoplazmatické invertázy z enzymové podrodiny alkalických/neutrálních (A/N) invertáz, se dále dělí na skupinu α a β . Skupina α je dále rozdělena do podskupiny α_1 a α_2 (Pan et al. 2019).

Cytosolické invertázy jsou lokalizované v cytosolu a dalších organelách včetně mitochondrií a plastidů (Pan et al. 2019) a mají optimální pH v rozmezí 6,8 až 8,0. Na rozdíl od kyselých invertáz nejsou glykosylovány a přednostně či výhradně hydrolyzují sacharózu a nejsou tedy fruktofuranosidasami (Roitsch & González 2004).

Pan et al. (2019) analyzovali genové rodiny cytosolických invertáz v 5 druzích rostlin rodu *Solanum* – ve třech druzích rajčat *Solanum lycopersicum*, *Solanum pennellii*, *Solanum pimpinellifolium*, v bramboru *Solanum tuberosum* a lilku *Solanum melongena*. Každý druh obsahoval 8 genů pro cytosolické invertázy. Každý druh má průměrně 4 geny *CIN* ve skupině α a 4 geny *CIN* ve skupině β . Cytosolické invertázy u rodu *Solanum* byly tedy kódovány malou a vysoce konzervovanou genovou rodinou, což pravděpodobně odráží jejich strukturální a funkční konzervovanost v rámci tohoto rodu (Pan et al. 2019).

Pan et al. (2019) zařadili u rajčete *Solanum lycopersicum* do skupiny α 4 *CIN* geny – *SICIN08*, *SICIN02*, *SICIN07* a *SICIN03* a tuto skupinu dále rozdělili na podskupinu α_1 , kam zařadili geny *SICIN07* a *SICIN03*, a podskupinu α_2 , do které začlenili geny *SICIN08* a *SICIN02*. Do skupiny β zařadili také 4 *CIN* geny rajčete *Solanum lycopersicum* – *SICIN06*, *SICIN01*, *SICIN04* a *SICIN05*. Geny podskupiny α_1 byly lokalizovány v chloroplastu (Pan et al. 2019; Duan et al. 2021), geny podskupiny α_2 v mitochondriích a geny skupiny β v cytosolu (Pan et al. 2019).

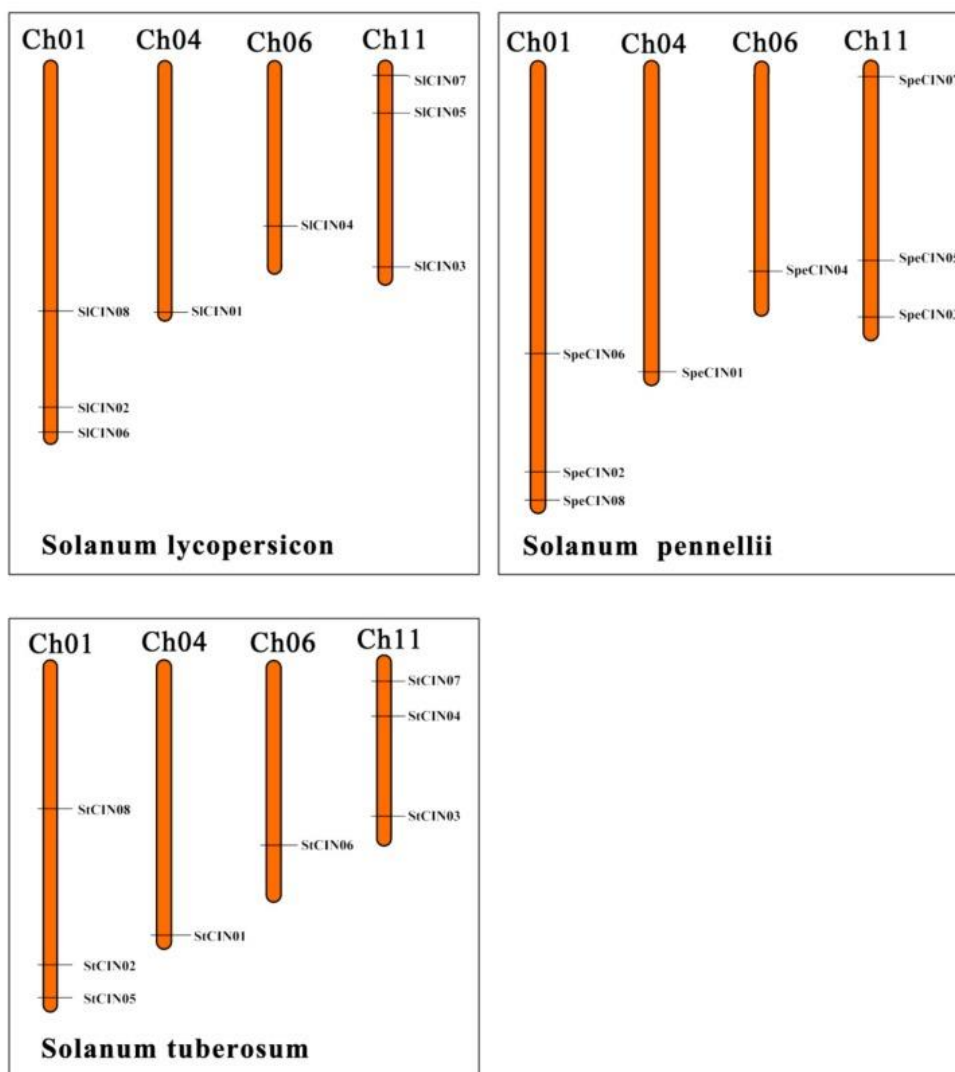
Rozdělení a predikce lokalizace genů cytosolických (*CIN*) invertáz podle Pan et al. (2019) bylo v souladu s rozdělením a predikcí těchto genů dle Duan et al. (2021), kteří také zkoumali geny těchto invertáz. Tabulka 10 uvádí názvy těchto genů dle Pan et al. (2019) a Duan et al. (2021), jelikož každý pojmenoval geny jiným názvem.

Počty exonů u genů cytosolických invertáz rajčete *Solanum lycopersicum* (*SICIN*) se lišily (Tabulka 10). Všechny 4 geny ze skupiny β měly 4 exony a 3 introny, zatímco počet intronů se ve skupině α a jejích podskupinách α_1 a α_2 lišil. (Pan et al. 2019). Výsledky Duan et al. (2021) byly obecně v souladu s předchozími zjištěními (Shen et al. 2018; Yao et al. 2009), že geny skupiny α mají typicky 6 exonů a geny skupiny β mají 4 exony. Výsledky Duan et al. (2021) však naznačily výjimku u genu *SIINVAN1*, který obsahoval 7 exonů. Počet exonů a intronů dle Duan et al. (2021) se lišil s počtem dle Pan et al. (2019) u dvou genů – u genu *SICIN08* (*INVAN1*) a *SICIN07* (*INVAN6*). Duan et al. (2021) předpokládají, že tyto rozdíly mohou souviset s rozdíly v genomických anotacích, které je třeba dále prozkoumat. V tabulce 10 jsou uvedeny počty intronů i exonů jednotlivých genů dle obou autorů, dle Pan et al. (2019) a dle Duan et al. (2021).

Tabulka 10: Alkalické/neutrální (A/N) invertázy (Duan et al. 2021; Pan et al. 2019)

Název genu dle Duan et al. (2021)	Lokus	Chromozom	Počet exonů dle Duan et al. (2021)	Počet intronů dle Duan et al. (2021)	Název genu dle Pan et al. (2019)	Počet exonů dle Pan et al. (2019)	Počet intronů dle Pan et al. (2019)
<i>INVAN1</i>	<i>Solyc01g058010</i>	1	7	6	<i>SICIN08</i>	4	3
<i>INVAN2</i>	<i>Solyc01g100810</i>	1	6	5	<i>SICIN02</i>	6	5
<i>INVAN3</i>	<i>Solyc01g111100</i>	1	4	3	<i>SICIN06</i>	4	3
<i>INVAN4</i>	<i>Solyc04g081440</i>	4	4	3	<i>SICIN01</i>	4	3
<i>INVAN5</i>	<i>Solyc06g065210</i>	6	4	3	<i>SICIN04</i>	4	3
<i>INVAN6</i>	<i>Solyc11g007270</i>	11	6	5	<i>SICIN07</i>	7	6
<i>INVAN7</i>	<i>Solyc11g020610</i>	11	4	3	<i>SICIN05</i>	4	3
<i>INVAN8</i>	<i>Solyc11g067050</i>	11	6	5	<i>SICIN03</i>	6	5

Z hlediska chromozomální distribuce *CIN* u tří druhů *Solanum* – u rajčat *Solanum lycopersicum* a *Solanum penelii* a u bramboru *Solanum tuberosum*, měl každý tento druh osm genů *CIN*, které byly náhodně distribuovány na chromozomech 1, 4, 6 a 11. Chromozomy 1 a 11 obsahovaly každý 3 *CIN* geny u všech třech druhů, zatímco na chromozomech 4 a 6 byl na každém 1 gen *CIN* (Pan et al. 2019). Distribuci jednotlivých genů na těchto 4 chromozomech znázorňuje obrázek 4.



Obrázek 4: Lokalizace genů cytosolické invertázy (CIN) na chromozomech v *Solanum lycopersicum*, *Solanum penellii* a *Solanum tuberosum* (Pan et al. 2019).

3.6.1.2.2 Kyselé invertázy

Geny kyselé invertázy lze podle predikované subcelulární lokalizace odpovídajících proteinů dále rozdělit na geny vakuolární invertázy (INVVR; VIN) a geny invertázy buněčné stěny (INVCW; CWIN) (Duan et al. 2021). Invertázy buněčné stěny a vakuolární invertázy jsou glykoproteiny, které mají podobné enzymatické a biochemické vlastnosti a sdílejí vysoký stupeň celkové sekvenční homologie a dva konzervované aminokyselinové motivy. Oba tyto typy invertáz jsou β -fruktofuranosidasy, které mají optimální pH kyselé a jsou také schopné štěpit další fruktofuranosidy, jako je stachyóza a rafinóza, jako substrát, ale s výrazně sníženou účinností štěpení (Roitsch & González 2004).

Izoenzymy invertázy jsou kódovány malými genovými rodinami (Roitsch & González 2004). Duan et al. (2021) tedy analyzovali strukturní charakteristiky 3 rodin genů – sacharosa-syntáz (*SUS*), invertáz (*INV*) a sacharosa-fosfát syntáz (*SPS*) v rajčeti (*Solanum lycopersicum* L.). Genová rodina vakuolární invertázy (*INVVR*) má u rajčete 2 členy, zatímco členů genové rodiny invertázy buněčné stěny (*INVCW*) má rajče devět (Duan et al. 2021).

Geny invertázy buněčné stěny rajčete *Solanum lycopersicum* *SIINVCW* byly lokalizovány na chromozomu 3, 6, 9 a 10 a většina těchto genů měla 6 exonů, až na *SIINVCW2*, který měl exonů 8. Intronů měla většina genů invertázy buněčné stěny rajčete 5, výjimka byla opět u *SIINVCW2*, který měl intronů 7 (Duan et al. 2021). Tabulka 11 uvádí přehled a lokalizaci těchto genů.

Geny vakuolární invertázy u rajčete *Solanum lycopersicum* (*SIINVVR*) byly dva, obsahovaly oba 7 exonů a 6 intronů a byly lokalizovány na chromozomu 3 a 8 (Duan et al. 2021). Tabulka 12 uvádí lokalizaci a další informace o těchto genech.

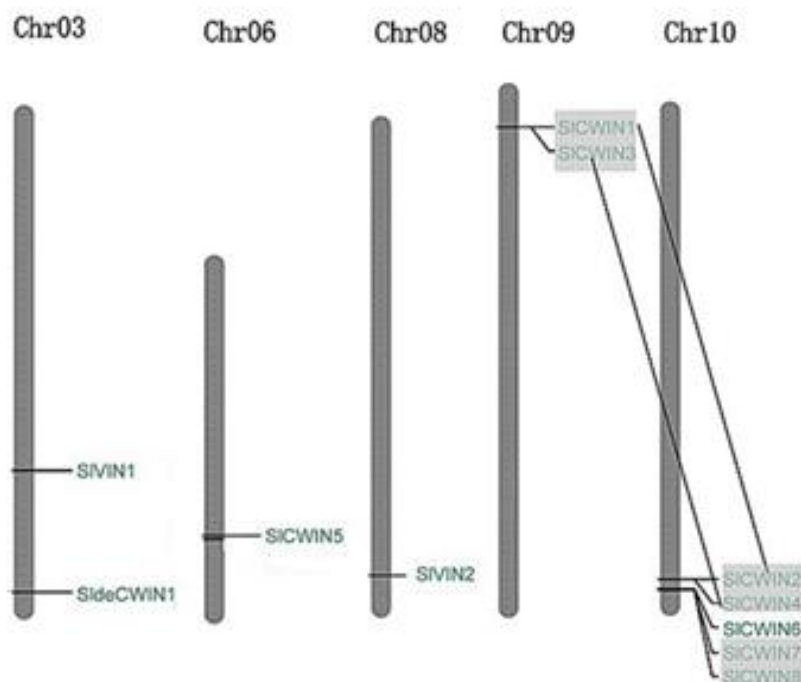
Tabulka 11: Geny invertázy buněčné stěny (Duan et al. 2021; Wei et al. 2020)

Název genu dle Duan et al. (2021)	Název genu dle Wei et al. (2020)	Lokus	Chromozom	Počet exonů	Počet intronů
<i>INVCW1</i>	<i>SldeCWIN1</i>	<i>Solyc03g121680</i>	3	6	5
<i>INVCW2</i>	<i>SICWIN5</i>	<i>Solyc06g064620</i>	6	8	7
<i>INVCW3</i>	<i>SICWIN1</i>	<i>Solyc09g010080</i>	9	6	5
<i>INVCW4</i>	<i>SICWIN3</i>	<i>Solyc09g010090</i>	9	6	5
<i>INVCW5</i>	<i>SICWIN2</i>	<i>Solyc10g083290</i>	10	6	5
<i>INVCW6</i>	<i>SICWIN4</i>	<i>Solyc10g083300</i>	10	6	5
<i>INVCW7</i>	<i>SICWIN6</i>	<i>Solyc10g085360</i>	10	6	5
<i>INVCW8</i>	<i>SICWIN7</i>	<i>Solyc10g085640</i>	10	6	5
<i>INVCW9</i>	<i>SICWIN8</i>	<i>Solyc10g085650</i>	10	6	5

Tabulka 12: Geny vakuolární invertázy (Duan et al. 2021; Wei et al. 2020)

Název genu dle Duan et al. (2021)	Název genu dle Wei et al. (2020)	Lokus	Chromozom	Počet exonů	Počet intronů
<i>INVVR1</i>	<i>SIVIN1</i>	<i>Solyc03g083910</i>	3	7	6
<i>INVVR2</i>	<i>SIVIN2</i>	<i>Solyc08g079080</i>	8	7	6

Chromozomální mapování odhalilo, že geny kyselých invertáz rajčete jsou lokalizovány na 5 chromozomech z 12, tedy na chromozomu 3, 6, 8, 9 a 10, a vykazují vysokou variabilitu jejich distribuce. Na chromozomu 10 bylo lokalizováno 5 genů kyselých invertáz, na chromozomech 3 a 9 na každém po dvou genech a chromozom 6 a 8 měl každý po jednom genu (Wei et al. 2020). Obrázek 5 znázorňuje jejich lokalizaci.



Obrázek 5: Lokalizace genů kyselých invertáz na chromozomech rajčete *Solanum lycopersicum* (Wei et al. 2020). Geny v šedých rámečcích představují tandemově duplikované genové shluky, černé čáry spojující geny kyselých invertáz představují segmentově duplikované geny (Wei et al. 2020).

Segmentální a tandemová duplikace hrály důležitou roli v expanzi genové rodiny během evoluce (Cannon et al. 2004; Wei et al. 2020). Geny tandemově duplikované jsou duplikované geny či segmenty řazené za sebou na stejném chromozomu, tedy geny *SICWIN1* a *SICWIN3*, *SICWIN2* a *SICWIN4*, a *SICWIN7* a *SICWIN8*. Segmentální duplikace je duplikace chromozomových segmentů. Geny segmentově duplikované jsou *SICWIN1* a *SICWIN2*, *SICWIN3* a *SICWIN4*. Tandemové a segmentální duplikační události byly pozorovány u invertáz buněčné stěny (Wei et al. 2020).

Zralé plody odrůd rajčat primárně akumulují glukózu a fruktózu v ekvimolárních hladinách. Sacharóza je akumulována v malém nebo v žádném množství. Akumulace rozpustného cukru odráží kombinovanou aktivitu kyselých invertáz. Invertázy buněčné stěny a vakuolární invertázy jsou důležitými regulátory růstu a vývoje rostlin a také hrají důležitou roli v reakcích rostlin na biotické a abiotické stresy a jsou nezbytné pro metabolismus uhlíku a vývoj v ovoci (Zhang et al. 2018).

Činnost invertázy buněčné stěny (CWIN) a vakuolární invertázy (VIN) je omezena jejich příslušnými inhibitory (INH) (Ruan 2014).

3.6.1.3 Fruktokináza (EC 2.7.1.4.)

Nejdůležitější charakteristikou kvality plodů je chuť. Plody rajčete obsahují hlavně tři cukry – sacharózu, glukózu a fruktózu (Kanayama 1998). Rajče produkuje sacharózu jako primární fotosyntát (Kanayama 2017). Manipulace se složením cukrů by mohla být nápomocná při zlepšení kvality plodů. Spousta plodů akumuluje přibližně stejné hladiny hexózových

izomerů – glukózy a fruktózy. Protože je fruktóza přibližně dvakrát tak sladká jako glukóza, zvýšením podílu fruktózy by se mohla zvýšit sladkost plodů (Kanayama 1998).

Sacharóza translokovaná ze zdroje, z listů, je prvně metabolizována sacharóza-syntázou (SUS; SS) nebo invertázou (INV) k vytvoření rezervy hexózy (fruktóza, glukóza) a UDP-glukózy. Fruktóza je fruktokinázou, která má enzymový kód EC 2.7.1.4, fosforylována na fruktóza-6-fosfát. Tyto produkty jsou použity jako substrát pro respiraci a biosyntézu škrobu a dalších komplexních sacharidů (Kanayama 1998).

Fruktokináza byla charakterizována u plodu rajčete *Solanum lycopersicum*. Kromě rajčete však byla charakterizována i u jiných rostlin, například u plodu avokáda *Persea americana*, semen hrachu *Pisum sativum* či hlíz brambor *Solanum tuberosum*. Purifikované fruktokinázy byly charakteristické celkem vysokou afinitou k fruktóze a adenosintrifosfátu (ATP). V některých případech byly identifikovány 2 nebo 3 fruktokinázové isoformy. V rajčeti *Solanum lycopersicon* L. byly identifikovány 2 odlišné fruktokinázové isoenzymy, *Frk1* a *Frk2* (Odanaka et al. 2002).

K prozkoumání fyziologických funkcí každého fruktokinázového isoenzymu, tedy isoenzymu *Frk1* a *Frk2*, Odanaka et al. (2002) nezávisle potlačili expresi fruktokinázové mRNA v transgenních rostlinách rajčete a vyhodnotili příslušné fenotypy. Suprese exprese *Frk1* vedla k opožděnému kvetení, zatímco potlačení exprese *Frk2* neovlivnilo dobu kvetení, ale vedlo k růstové inhibici stonků a kořenů, redukcii počtu květů a plodů a k redukcii počtu semen na plod. Lokalizace akumulace *Frk1* a *Frk2* mRNA v pletivech plodů divokých typů rajčat byla podrobena metodě in situ hybridizace a zjistilo se, že *Frk2* je exprimována specificky během brzkého vývoje semen rajčete. Obsah hexóz a škrobu nebyl ovlivněn supresí ani jednoho fruktokinázového genu samostatně (Odanaka et al. 2002). Dle výsledků Odanaky et al. (2002) je tedy doba kvetení specificky ovlivněna *Frk1* a *Frk2* hraje specifické role v růstu stonku a kořene a ve vývoji semen.

Škrob se v plodech rajčat (*Solanum lycopersicum* L.) hromadí přechodně (Luengwilai & Beckles 2009). Je akumulován v mladých plodech a postupně je během dozrávání degradován (Odanaka et al. 2002). V době zralosti dochází k jeho téměř úplnému rozkladu (Luengwilai & Beckles 2009). Ve zralých plodech rajčete je tedy škrob v zanedbatelných hladinách, zatímco bramborové hlízy (*Solanum tuberosum*) akumulují škrob po celou dobu vývoje (Odanaka et al. 2002). Aktivity fruktokinázy a sacharóza-syntázy jsou souběžné s obsahem škrobu (Odanaka et al. 2002).

3.6.2 Syntéza sacharózy

Na syntéze sacharózy, která je syntetizovaná v cytosolu, se podílí dva enzymy, sacharóza-fosfát syntáza (SPS, EC 2.4.1.14) a sacharóza-fosfát fosfatáza (SPP, EC 3.1.3.24) (Ruan 2014).

3.6.2.1 Sacharóza-fosfát syntáza

Sacharóza-fosfát syntáza je klíčový enzym zodpovědný za syntézu sacharózy, který katalyzuje tvorbu sacharóza-6-fosfátu z UDP-glukózy a fruktóza-6-fosfátu (Stein & Granot 2019; Duan et al. 2021). Sacharóza-fosfát syntáza je stejně jako invertáza a sacharóza-syntáza kódována multigenovými rodinami. Duan et al. (2021) identifikovali 4 *SPS* geny v rajčeti a analyzovali základní charakteristiky těchto genů a odpovídajících proteinů. Tyto *SPS* geny rajčete byly lokalizovány na chromozomu 7, 8, 9 a 10. Exonů měly 12 až 14 a počet intronů se

pohyboval mezi 11 až 13 (Duan et al. 2021). Duan et al. (2021) také predikovali, že všechny *SPS* proteiny jsou lokalizovány na plazmatické membráně. V tabulce 13 jsou uvedené další informace o genech *SPS* rajčete.

Tabulka 13: Geny sacharóza-fosfát syntázy (Qin et al. 2016; Duan et al. 2021)

Název genu	Lokus	Chromozom	Počet exonů	Počet intronů
<i>SPS1</i>	<i>Solyc07g007790</i>	7	13	12
<i>SPS2</i>	<i>Solyc08g042000</i>	8	13	12
<i>SPS3</i>	<i>Solyc09g092130</i>	9	12	11
<i>SPS4</i>	<i>Solyc11g045110</i>	11	14	13

Pro analýzu fylogenetického vztahu *SPS*, *SUS* a *INV* zkonstruovali Duan et al. (2021) fylogenetický strom. Porovnali *SPS*, *SUS* a *INV* z rostliny rajčete a dvou modelových rostlin – z rýže (*Oryza sativa*), která je jednoděložná rostlina a z huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*), což je dvouděložná rostlina. Geny *SPS* z rajčete (*SlSPS*) měly užší vztah s geny *SPS* z *Arabidopsis* (*AtSPS*) než s těmi z rýže (*OsSPS*). Geny *SPS* lze rozdělit do 4 skupin – A, B, C a D. Geny rajčete *SlSPS1* a *SlSPS2* byly zařazeny do skupiny A, gen *SlSPS3* do skupiny B a gen *SlSPS4* do skupiny C. Žádný gen *SPS* z rajčete nebo huseníčku nebyl zařazen do skupiny D. Zařazení genu *SPS* z rýže do skupiny D a nepřítomnost skupiny D u rajčete a huseníčku (Duan et al. 2021) bylo v souladu s návrhem Castleden et al. (2004), že do skupin A, B a C jsou řazeny geny *SPS* jednoděložných i dvouděložných rostlin, zatímco skupina D se vyskytuje pouze u jednoděložných rostlin.

3.6.2.2 Sacharóza-fosfát fosfatáza

Sacharóza-fosfát fosfatáza s enzymovým kódem EC 3.1.3.24, je enzym, který se společně s enzymem sacharóza-fosfát syntázou podílí na syntéze sacharózy v cytosolu. Sacharóza-fosfát fosfatáza tedy uvolňuje orthofosfát (Pi) ze sacharóza-6-fosfátu, který byl syntetizován sacharóza-fosfát syntázou, a vzniká tak sacharóza (Ruan 2014).

Sacharóza-fosfát fosfatáza (SPP) tedy katalyzuje poslední krok syntézy sacharózy ve vyšších rostlinách. Vyšší rostliny obsahují mnohočetné izoformy enzymu, které jsou kódovány různými geny. Genom dvouděložné modelové rostliny huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*) obsahuje 4 *SPP-like* geny, které jsou lokalizovány na chromozomech 1 (*AtSPP1*), 2 (*AtSPP2*) a 3 (*AtSPP3a* a *AtSPP3b*), z nichž všechny byly exprimovány. Genom jednoděložné rostliny rýže seté (*Oryza sativa*) také obsahuje 4 *SPP-like* geny, které mají velmi podobné struktury exon-intron k těm z huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*). Dva klony cDNA, které kódují katalyticky aktivní enzymy sacharóza-fosfát fosfatázy (SPP), byly izolovány z kukuřice seté (*Zea mays*), což ukazuje, že obsahuje alespoň 2 funkční geny *SPP*. Mnohočetné *SPP-like* cDNA klony byly identifikovány také z rajčete (*Solanum lycopersicum*), ječmene (*Hordeum vulgare*) či pšenice (*Triticum aestivum*) (Lunn 2003).

3.6.2.3 UDP-glukóza pyrofosforyláza (UDPGP, UGPase)

Aktivita UDP-glukóza pyrofosforylázy je důležitá v metabolismu sacharidů, protože katalyzuje reverzibilní produkci UDP-glukózy a pyrofosfátu (PPi) z glukóza-1-fosfátu a uridintrifosfátu (UTP) (Jiang et al. 2015). V mladých a zralých listech je UDP-glukóza

pyrofosforyláza primárně zapojena do dráhy biosyntézy sacharózy a poskytuje UDP-glukózu pro sacharóza-fosfát syntázu (SPS) zatímco v jiných pletivech, včetně nezralých apikálních listů, které jsou do určité míry závislé na importovaném uhlíku, se může UDP-glukóza pyrofosforyláza účastnit rozkladu sacharózy s využitím UDP-glukózy produkované sacharóza syntázou (SuSy; SUS) (Kleczkowski et al. 2004).

V pletivech sinku, například v endospermu obilných semen, je zpětná reakce (použití UDP-glukózy) spojena s aktivitou cytosolové ADP-glukóza pyrofosforylázy, což vede k ekvimolární produkci ADP-glukózy z UDP-glukózy, která je bezprostředním prekurzorem škrobu ve všech rostlinách. To zajišťuje úzkou interakci reakcí metabolismu sacharózy a syntézy škrobu v těchto pletivech. Navzdory poloze UDP-glukóza pyrofosforylázy mezi syntézou a rozkladem sacharózy, bylo UDP-glukóza pyrofosforyláze ve výzkumech věnováno méně pozornosti než jiným enzymům metabolismu sacharóz, a tak byla prozkoumána mnohem méně než ostatní enzymy metabolismu (Kleczkowski et al. 2004).

Z genomické databáze rodu *Arabidopsis* je zřejmé, že u tohoto druhu existují dva vysoce homologní UDP-glukóza pyrofosforylázy geny *At3g03250* a *At5g17310*, které jsou lokalizovány na chromozomu 3 a 5. Dva homologní UDP-glukóza pyrofosforylázy cDNA byly také nalezeny v topolu (*Populus spp.*) a u rýže (*Oryza sativa*) (Bishop et al. 2002).

Rostlinné genomy kódují různé veliké rodiny genů. Jiang et al. (2015) identifikovali a charakterizovali 4 rodiny genů pro sacharóza syntázu (SuSy, SUS), sacharóza-fosfát syntázu (SPS), sacharóza-fosfát fosfatázu (SPP) a UDP-glukóza pyrofosforylázu (UDPGP) na úrovni genomu u 15 druhů z jednoděložných a dvouděložných rostlin, řas a dalších druhů. Všechny 15 vybraných druhů rostlin obsahovalo genovou rodinu UDP-glukóza pyrofosforylázy, identifikovali celkem 110 členů této genové rodiny. U rajčete *Solanum lycopersicum* identifikovali 6 genů UDP-glukóza pyrofosforylázy. Zatím ale nebyly popsány žádné celogenomové identifikace (Jiang et al. 2015).

3.7 Geneticky modifikovaná rajčata

Genetická modifikace je speciální genová technologie, která mění genetický aparát živých organismů – živočichů, rostlin a mikroorganismů. Kombinování genů z různých organismů je známé jako technologie rekombinantní DNA a výsledné organismy jsou označovány jako geneticky modifikované (GM), geneticky upravené či transgenní (Bawa & Anilakumar 2012).

Vědci v roce 1946 objevili, že DNA může být přenášena mezi organismy. Nyní je známo, že existuje několik mechanismů pro přenos DNA, a že se v přírodě vyskytují ve velkém měřítku, například je to hlavní mechanismus pro rezistenci na antibiotika u patogenních bakterií (Bawa & Anilakumar 2012). Genetické inženýrství lze použít ke zkoumání funkce genů a využívat tyto funkce pro zlepšení vlastností jako je tolerance biotického a abiotického stresu, doba květu, zrání, chuť plodů a obsah živin (Lobato-Gómez et al. 2021).

První geneticky upravená plodová rostlina, rajče FLAVR SAVR, byla deregulována v roce 1992 a na trh zavedena v roce 1994. Několik dalších plodových rostlin s vlastnostmi vylepšenými genetickým inženýrstvím bylo komerčně využito v různých částech světa a je pěstováno jako potrava pro výživu člověka nebo jako krmivo pro zvířata. Jde o rajčata (*Solanum lycopersicum*) (Lobato-Gómez et al. 2021), papáju (*Carica papaya* L.) (Fitch et al.

1992), papriku roční (*Capsicum annuum* L.) (Chen et al. 2003), švestku domácí (*Prunus domestica*) (Scorza et al. 1994), lilek vejcoplodý (*Solanum melongena* L.) (Shelton et al. 2018), jablň domácí (*Malus domestica* Borkh.), meloun cukrový (*Cucumis melo* L.) a ananas chocholatý (*Ananas comosus* L. Merr.) (Lobato-Gómez et al. 2021). Hlavními transgenními plodinami pěstovanými komerčně na polích jsou sója, která je odolná vůči herbicidům a insekticidům, kukuřice, bavlna či řepka. Další rostliny pěstované komerčně a/nebo testované na poli jsou sladké brambory odolné vůči viru, který by mohl zničit většinu africké sklizně, či rýže se zvýšeným obsahem železa a vitaminů, které mohou zmírnit chronickou podvýživu v asijských zemích a různé další rostliny, které jsou schopny přežít extrémní počasí (Bawa & Anilakumar 2012).

Enzym polygalakturonáza (polyglykanhydroláza, PG) plodů rajčat s enzymovým kódem EC 3.2.1.15 (Sheehy et al. 1987) se normálně ve zralých rajčatech hromadí ve vysokých hladinách. Polygalakturonáza je hlavní enzym podílející se na metabolismu pektinu během zrání plodů, který je spojován s rozpadem buněčné stěny, měknutím plodů a ztrátou integrity tkáně během zrání. Velké množství aktivity enzymu PG se hromadí specificky během dozrávání plodu, které je výsledkem de novo syntézy PG mediátorové RNA (mRNA) a proteinu (Kramer et al. 1992). Dozrávání plodů rajčat je charakterizováno řadou koordinovaných biochemických změn, jejichž výsledkem je barva, chuť a textura zralých plodů rajčat. Mezi nimi je solubilizace pektinové frakce buněčných stěn plodů. Pektin je hlavní složkou střední lamely (middle lamela), která slouží jako rozhraní mezi sousedními buňkami (Kramer et al. 1992).

Rostliny rajčat byly transformovány tak, aby produkovaly antisense RNA z genového konstruktů obsahujícího promotor 35S viru květákové mozaiky a kompletní PG cDNA v obrácené orientaci (antisense orientaci). Konstrukt byl integrován do genomu rajčete transformací zprostředkovanou pomocí bakterie *Agrobacterium tumefaciens*. Syntéza PG antisense RNA v transgenních rostlinách vedla k podstatnému snížení hladin PG mRNA a enzymatické aktivity ve zrajících plodech (Sheehy et al. 1988). Zavedením kopie genu s obrácenou orientací (antisense kopie) tedy došlo ke snížení tvorby polygalakturonázy (PG) a potlačení její akumulace v dozrávajících plodech rajčat. Během dozrávání plodů rajčat se totiž mRNA pro enzym polygalakturonázu (PG) vyskytuje ve vysokých hladinách. Očekávalo se, že zralé plody zůstanou déle pevné a možná dokonce bude možná přeprava těchto plodů na trh po dozrání na rostlině rajčete. Možnost přepravy rajčat vyzrálých na rostlinách by mohla zabránit sbírání zelených plodů a jejich umělému dozrávání úpravou ethylenem, která sice dodává plodům barvu zralých rajčat, ale už ne chuť vyzrálých rajčat (Bruening & Lyons 2000).

Výzkumníci z Calgene (později Monsanto) identifikovali a klonovali gen polygalakturonázy (PG) z plodů rajčat a vyvinuli metody pro transformaci a regeneraci rajčat s vloženými konstrukcemi PG antisense DNA. Některé z výsledných linií rajčat vytvářely pouze 1 % množství polygalakturonázy (PG) vyskytující se v konvenčních rajčatech (Bruening & Lyons 2000).

Rajče FLAVR SAVR bylo prvním geneticky upraveným rostlinným produktem, který byl komercializován. Rajče FLAVR SAVR mělo jak vědecký, tak i prodejní úspěch. Prodejní úspěch byl ale dočasný a následoval komerční zánik (Bruening & Lyons 2000). 21. května 1994 se rajče FLAVR SAVR začalo prodávat v obchodech. Na začátku se prodávalo pouze ve dvou obchodech – v Chicagu a v Kalifornii (Kramer & Redenbaugh 1994). Poptávka po tomto rajčeti byla vysoká, i přesto ale produkt nebyl nikdy ziskový kvůli vysokým výrobním a distribučním nákladům (Bruening & Lyons 2000).

K prokázání kvalitativní a nutriční ekvivalence rajčat FLAVR SAVR s rajčaty tradičními, která nebyla geneticky upravena, byly měřeny nutriční složky rajčat FLAVR SAVR. Mezi ně patřily bílkoviny, vitaminy A, B1, B2, B6 a C, niacin, vápník, hořčík, fosfor, sodík a železo. Ve všech případech, rozsah variací těchto živin ve FLAVR SAVR rajčatech byl stejný jako u kontrolních plodů. Byl také měřen rozsah hladin tomatinu, glykoalkaloidu příbuzného solaninu. Tato měření prokázala, že neexistují žádné změny ve složení a obsahu živin nebo potenciálních toxinů v důsledku procesu výroby těchto nových kultivarů (Kramer & Redenbaugh 1994).

Ve Spojném království Velké Británie a Severního Irska byl vyroben rajčatový protlak z geneticky modifikovaných (GM) rajčat, upravených stejně jako rajčata FLAVR SAVR, pěstované v Kalifornii pod licencí agrochemické společnosti Zeneca. Protlak z geneticky modifikovaných rajčat byl levnější oproti komerčním protlakům, které nebyly vyrobeny z geneticky upravených rajčat. Tento protlak byl prodáván ve spolupráci s britskými řetězci Sainsbury's a Safeway. Od roku 1996 do začátku roku 1999 bylo prodáno více než 1,8 milionu plechovek pyré, které byly jasně označeny jako pocházející z geneticky upravených rajčat. Prodej protlaku z geneticky upravených rajčat zpočátku na mnoha místech převyšoval prodej konvenčního rajčatového produktu. Na podzim roku 1998 ale prodej protlaku z geneticky modifikovaných rajčat dramaticky poklesl (Bruening & Lyons 2000). Pokles prodeje tohoto protlaku by mohl mít souvislost s britským vysíláním ze srpna roku 1998 s Dr. Arpadem Pusztaiem, který prohlásil, že krmení krys geneticky modifikovanými bramborami vedlo k biologickým účinkům, které mohou být připsány procesu genetického inženýrství spíše než produktu zavedeného genu. Následná analýza dat naznačuje, že jeho prohlášení je nesprávné. Řetězce Sainsbury's a Safeway ale prohlásily, že jejich značky nebudou mít geneticky upravené přísady, aby uspokojily obavy některých svých zákazníků než z jakéhokoliv důvodu bezpečnosti potravin. Výrobek Zeneca se tak do regálů obchodů už nevrátil (Bruening & Lyons 2000).

Rajčata PG-antisense jsou ve všech směrech téměř nerozeznatelná od tradičních rajčat. Výjimkou bylo, že pektin buněčné stěny plodu degradoval pomaleji a rajčatový protlak měl vyšší viskozitu (Bruening & Lyons 2000). Tyto kultivary rajčat byly vyvinuty pro zlepšení aroma a chuti čerstvých rajčat (Kramer & Redenbaugh 1994).

Vývoj nových geneticky modifikovaných plodin je z velké části ovlivněn regulačními schvalovacími procesy, jelikož účelem schvalovacího systému je zabránit poškození zdraví lidí a životního prostředí, stejně jako zamezení ekonomickým ztrátám. Tyto regulační požadavky také pomáhají zajistit důvěru spotřebitelů v bezpečnost GM plodin. Výsledkem je, že náklady na získání povolení pro nové GM plodiny mohou být velmi vysoké a regulační požadavky také mohou zpozdit marketing produktu. Tyto schvalovací procesy tedy mohou být zároveň překážkou pro zavádění nových GM plodin (Kramer & Redenbaugh 1994).

Technologie CRISPR (Clustered regularly interspaced short palindromic repeat) by však mohla být lepší volbou. Jedná se o technologii, která patří mezi nové techniky šlechtění, jejichž cílem je získat nové a vylepšené odrůdy rostlin. Tato technologie je nástrojem genového inženýrství. CRISPR je specifický soubor enzymů a Cas9 enzymu, který je specializovaný pro stříhání DNA. Cas jsou geny spojené s CRISPR (Cas = CRISPR-associated genes). Pomocí metody CRISPR/Cas9 lze nahradit kompletní gen či chybný úsek genomu za funkční. Tato metoda se liší od transgenozy, klasického nástroje genového inženýrství tím, že umožňuje vylepšit organismus bez přenosu a vložení transgenu neboli cizího genu (Biotrin 2020).

V roce 2016 houba upravená pomocí CRISPR unikla americkým předpisům, když obešla legislativu o GM organismech s tím, že neobsahuje cizí DNA. V roce 2017 schválil americký Úřad pro kontrolu potravin a léčiv – FDA (Food and Drug Administration) marketing nepravého lnu se zvýšeným obsahem oleje a sójových bobů, které jsou k suchu tolerantní. Toto naznačuje, že plodiny upravené pomocí metody CRISPR nepodléhaly stejně přísným předpisům jako tradiční GM plodiny, a že technologie CRISPR by mohla urychlit tempo šlechtění plodin (Wang et al. 2019).

Rajčata Sicilian Rouge byla geneticky editována, aby měla vysoký obsah kyseliny gama-aminomáselné (GABA) (Waltz 2022). Tato rajčata obsahují čtyřikrát až pětkrát více kyseliny gama-aminomáselné oproti běžným rajčatům (Biotrin 2022) a byla geneticky editována pomocí technologie CRISPR-Cas9 japonskou společností Sanatech Seed (Waltz 2022). Kyselina gama-aminomáselná (GABA) je neproteinogenní aminokyselina, která snižuje krevní tlak. Rajče (*Solanum lycopersicum* L.), které patří mezi nejvíce konzumovanou a zároveň pěstovanou zeleninu na světě, obsahuje vyšší množství této kyseliny než jiné hlavní plodiny. Zvýšení hladin GABA v plodech rajčete by mohlo dále posílit funkci rajčat snižovat krevní tlak (Nonaka et al. 2017).

Geneticky editovaná rajčata Sicilian Rouge byla v září 2021 uvedena na japonský trh pro spotřebitele (Biotrin 2022). Ačkoliv již byla tato technologie genetické editace využita, například pomocí této metody byly vyvinuty nehnědnoucí houby nebo sója, které byly schváleny americkými regulačními orgány, není známo, že by byly některé z nich komercializovány. Zdá se tedy, že rajčata Sicilian Rouge od japonské společnosti Sanatech Seed jsou první geneticky editovanou plodinou pomocí technologie CRISPR-Cas9, která vstoupila na trh (Waltz 2022).

4 Závěr

Shromážděním odborných a plnohodnotných článků, publikací a dalších zdrojů byla sestavena literární rešerše, která se týká metabolismu sacharidů v různých částech rostliny rajčete (*Solanum lycopersicum* L.). Popisuje klasifikaci a taxonomii rostliny rajčete, uvádí cytogenetické informace rostliny, zmiňuje obsah jednotlivých látek v plodech. Kromě cukrů obsažených v plodech rajčete je zmíněn i obsah dalších látek včetně jejich vlivu na lidské zdraví. V práci jsou uvedeny též enzymy účastníci se metabolismu cukrů. Popsány jsou enzymy účastníci se syntézy sacharózy i enzymy působící při jejím rozkladu, včetně genů pro tyto enzymy. I přesto, že je již nyní známa spousta informací o metabolismu sacharidů v různých částech rostliny rajčete, přibudou s vývojem vědy k tomuto tématu pravděpodobně nové poznatky a podrobnosti.

5 Literatura

- Ahnen RT, Mottet R, Omolo M, Slavin J. 2020. Carbohydrates. Pages 37-50 in Marriott BP, Birt DF, Stalling VA, Yates AA, editors. Present Knowledge in Nutrition: Basic Nutrition and Metabolism. Elsevier Science & Technology. ISBN 9780128198421.
- Ali MY, Sina AAI, Khandker SS, Neesa L, Tanvir EM, Kabir A, Khalil MI, Gan SH. 2020. Nutritional Composition and Bioactive Compounds in Tomatoes and Their Impact on Human Health and Disease: A Review. *Foods* **10**: DOI: 10.3390/foods10010045
- Anderson LK, Covey PA, Larsen LR, Bedinger P, Stack SM. 2010. Structural Differences in Chromosomes Distinguish Species in the Tomato Clade. *Cytogenetic and Genome Research* **129**: 24-34. DOI:10.1159/000313850
- Aurand LW, Woods EA, Wells MR. 1987. Food Composition and Analysis. Springer Science+Business Media, New York. ISBN 978-94-015-7400-6.
- Barratt DHP, Derbyshire P, Findlay K, Pike M, Wellner N, Lunn J, Feil R, Simpson C, Maule AJ, Smith AM. 2009. Normal growth of Arabidopsis requires cytosolic invertase but not sucrose synthase. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**:13124-13129. DOI:10.1073/pnas.0900689106.
- Bawa AS, Anilakumar KR. 2012. Genetically modified foods: safety, risks and public concerns—a review. *Journal of Food Science and Technology* **50**:1035–1046. DOI:10.1007/s13197-012-0899-1
- Beecher GR. 1998. Nutrient Content of Tomatoes and Tomato Products. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine* **218**: 98-100. DOI: <https://doi.org/10.3181/00379727-218-44282a>.
- Bertin N. 2018. Fruit Quality. Pages 137-179 in Heuvelink E., editor. Tomatoes. CABI, Boston. ISBN 9781780641935.
- Biotrin. 2022. Nová položka v databázi NBT plodin – Rajče s vysokým obsahem GABA. BIOTRIN. Available from: <https://www.biotrin.cz/nova-polozka-v-databazi-nbt-plodin-rajce-s-vysokym-obsahem-gaba/> (accessed April 2022).
- Biotrin. 2020. Příklady rostlin vyšlechtěných s pomocí nových technik šlechtění - CRISPR, TALEN. Available from: <https://www.biotrin.cz/store/biotrin-crispr-brozura-2020-aktualizace-leden-2021.pdf> (accessed April 2022).
- Bishop JD, Moon JDB, Harrow F, Ratner D, Gomer RH, Dottin RP, Brazill DT. 2002. A second UDP-glucose pyrophosphorylase is required for differentiation and development in *Dictyostelium discoideum*. *The Journal of biological chemistry* **277**:32430-32437. DOI:10.1074/jbc.M204245200.
- Borguini RG, Torres EAFDS. 2009. Tomatoes and Tomato Products as Dietary Sources of Antioxidants. *Food Reviews International* **25**: 313-325. DOI: 10.1080/87559120903155859
- Bradford PG, Awad AB. 2007. Phytosterols as anticancer compounds. *Molecular nutrition and food research* **51**:161 – 170. DOI:10.1002/mnfr.20060016

Bruening G, Lyons JM. 2000. The case of the FLAVR SAVR tomato. *California Agriculture* **54**(4), 6-7. Dostupné z: <https://calag.ucanr.edu/Archive/?article=ca.v054n04p6>. [cit. 2022-03-09].

Buchtová I. 2020. Situační a výhledová zpráva zelenina. Ministerstvo zemědělství, Praha. ISBN 978-80-7434-577-7. ISSN 1211-7692.

Cannon SB, Mitra A, Baumgarten A, Young ND, May G. 2004. The roles of segmental and tandem gene duplication in the evolution of large gene families in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology* **4** DOI:10.1186/1471-2229-4-10.

Castleden CK, Aoki N, Gillespie VJ, MacRae EA, Quick WP, Buchner P, Foyer CH, Furbank RT, Lunn JE. 2004. Evolution and Function of the Sucrose-Phosphate Synthase Gene Families in Wheat and Other Grasses. *Plant Physiology* **135**:1753–1764. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.104.042457>

Chen ZL, Gu H, Li Y, Su Y, Wu P, Jiang Z, Ming X, Tian J, Pan N, Qu LJ. 2003. Safety assessment for genetically modified sweet pepper and tomato. *Toxicology* **188**:297-307. DOI:10.1016/s0300-483x(03)00111-2

Chetelat RT, Ji Y. 2006. Cytogenetics and evolution. Pages 77-112 in Razdan MK, Mattoo AK, editors. *Genetic Improvement of Solanaceous Crops*. Taylor & Francis Group, USA. ISBN 9781578085507.

Collins FS. *National Human Genome Research Institute*. Genome. Available from <https://www.genome.gov/genetics-glossary/Genome> (accessed February 2022).

Costa JM, Heuvelink E. 2018. The Global Tomato Industry. Pages 1-26 in Heuvelink E., editor. *Tomatoes*. CABI, Boston. ISBN 9781780641935.

Duan Y, Yang L, Zhu H, Zhou J, Sun H, Gong H. 2021. Structure and Expression Analysis of Sucrose Phosphate Synthase, Sucrose Synthase and Invertase Gene Families in *Solanum lycopersicum*. *International Journal of Molecular Sciences* **22** DOI: 10.3390/ijms22094698.

Fitch MMM, Manshardt RM, Gonsalves D, Slightom JL, Sanford JC. 1992. Virus Resistant Papaya Plants Derived from Tissues Bombarded with the Coat Protein Gene of Papaya Ringspot Virus. *Nature Biotechnology* **10**:1466–1472. DOI: <https://doi.org/10.1038/nbt1192-1466>.

Górecka D, Wawrzyniak A, Jędrusek-Golińska A, Dziedzic K, Hamułka J, Kowalczewski PL, Walkowiak J. 2020. Lycopene in tomatoes and tomato products. *Open Chemistry* **18**:752-756. DOI:<https://doi.org/10.1515/chem-2020-0050>.

Goren S, Lugassi N, Stein O, Yeseison Y, Schaffer AA, David-Schwartz R, Granot D. 2017. Suppression of sucrose synthase affects auxin signaling and leaf morphology in tomato. *PLOS ONE* **12** DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182334>.

- Goren S, Huber SC, Granot D. 2011. Comparison of a novel tomato sucrose synthase, SISUS4, with previously described SISUS isoforms reveals distinct sequence features and differential expression patterns in association with stem maturation. *Planta* **233**: 1011-1023. DOI: 10.1007/s00425-011-1356-5.
- Heusden S, Lindhout P. 2018. Genetics and Breeding. Pages 27-58 in Heuvelink E., editor. *Tomatoes*. CABI, Boston. ISBN 9781780641935.
- Hummel M, Rahmani F, Smeekens S, Hanson J. 2009. Sucrose-mediated translational control. *Annals of botany* **104** DOI:10.1093/aob/mcp086.
- Ionete RE, Dinca OR, Geana EI, Costinel D. 2016. Macro- and Microelements as Possible Markers of Quality and Authenticity for Fruits and Derived Products. *Progress of Cryogenics and Isotopes Separation* **19**:55-74.
- Jiang SY, Chi YH, Wang JZ, Zhou JX, Cheng YS, Zhang BL, Ma A, Vanitha J, Ramachandran S. 2015. Sucrose metabolism gene families and their biological functions. *Scientific Reports* **5** DOI: <https://doi.org/10.1038/srep17583>.
- Ji X, Van den Ende W, Laere AV, Cheng S, Bennett J. 2005. Structure, evolution, and expression of the two invertase gene families of rice. *Journal of molecular evolution* **60**:615-634. DOI: 10.1007/s00239-004-0242-1.
- Kanayama Y. 1998. Molecular Biology of Sugar Metabolism and Its Regulation in Fruit (Present and Future Outcome of Molecular Biology in Horticulture, For Further Development of Horticulture in East Asia). *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* **67**:1203-1208. DOI: <https://doi.org/10.2503/jjshs.67.1203>.
- Kanayama Y. 2017. Sugar Metabolism and Fruit Development in the Tomato. *The Horticulture Journal* **86**:417-425. DOI: <https://doi.org/10.2503/hortj.OKD-IR01>.
- Kleczkowski LA, Geisler M, Ciereszko I, Johansson H. 2004. UDP-Glucose Pyrophosphorylase. An Old Protein with New Tricks. *Plant Physiology* **134**:912-918. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.103.036053>.
- Koch K. 2004. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Current Opinion in Plant Biology* **7**:235-246. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.03.014>.
- Kotíková Z, Lachman J, Hejtmánková A, Hejtmánková K. 2011. Determination of antioxidant activity and antioxidant content in tomato varieties and evaluation of mutual interactions between antioxidants. *LWT - Food Science and Technology* **44**:1703-1710. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2011.03.015>.
- Kramer MG, Redenbaugh K. 1994. Commercialization of a tomato with an antisense polygalacturonase gene: The FLAVR SAVR™ tomato story. *Euphytica: International Journal of Plant Breeding* **79**:293–297. DOI: 10.1007/BF00022530.
- Kramer M, Sanders R, Bolkan H, Waters C, Sheeny RE, Hiatt WR. 1992. Postharvest evaluation of transgenic tomatoes with reduced levels of polygalacturonase: processing,

firmness and disease resistance. *Postharvest Biology and Technology* **1**:241-255. DOI: 10.1016/0925-5214(92)90007-C

Kubát K. 2003. *Botanika*. Scientia, Praha. ISBN 8071832669.

Lobato-Gómez M, Hewitt S, Capell T, Christou P, Dhingra A, Girón-Calva PS. 2021. Transgenic and genome-edited fruits: background, constraints, benefits, and commercial opportunities. *Horticulture Research* **8** DOI: <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00601-3>

Luengwilai K, Beckles DM. 2009. Starch Granules in Tomato Fruit Show a Complex Pattern of Degradation. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **57**:8480–8487. DOI: <https://doi.org/10.1021/jf901593m>.

Lunn JE. 2003. Sucrose-phosphatase gene families in plants. *Gene* **303**:187-196. DOI: 10.1016/s0378-1119(02)01177-0.

Moyle LC. 2008. Ecological and evolutionary genomics in the wild tomatoes (*Solanum* sect. *Lycopersicon*). *Evolution: international journal of organic evolution* **62**:2995-3013. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2008.00487.x.

National Library of Medicine: MedlinePlus Trusted Health Information for You. 2021. What is a chromosome?. Available from <https://medlineplus.gov/genetics/understanding/basics/chromosome/> (accessed February 2022)

Navarro-González I, García-Valverde V, García-Alonso J, Periago JM. 2011. Chemical profile, functional and antioxidant properties of tomato peel fiber. *Food Research International* **44**:1528-1535. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2011.04.005>

Němcová V, Buchtová I. 2021. *Situační a výhledová zpráva zelenina*. Ministerstvo zemědělství, Praha. ISBN 978-80-7434-630-9. ISSN 1211-7692.

Nonaka S, Arai C, Takayama M, Matsukura C, Ezura H. 2017. Efficient increase of γ -aminobutyric acid (GABA) content in tomato fruits by targeted mutagenesis. *Scientific Reports* **7** DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-06400-y>

Odanaka S, Bennett AB, Kanayama Y. 2002. Distinct Physiological Roles of Fructokinase Isozymes Revealed by Gene-Specific Suppression of Frk1 and Frk2 Expression in Tomato. *Plant Physiology* **129**:1119-1126. DOI: 10.1104/pp.000703

Pan L, Guo Q, Chai S, Cheng Y, Ruan M, Ye Q, Wang R, Yao Z, Zhou G, Li Z, Deng M, Jin F, Liu L, Wan H. 2019. Evolutionary Conservation and Expression Patterns of Neutral/Alkaline Invertases in *Solanum*. *Biomolecules* **9** DOI:10.3390/biom9120763

Peralta IE, Knapp S, Spooner DM. 2005. New Species of Wild Tomatoes (*Solanum* Section *Lycopersicon*: Solanaceae) from Northern Peru. *Systematic Botany* **30**:424-434. DOI:10.1600/0363644054223657.

Peralta IE, Spooner DM. 2006. History, Origin and Early Cultivation of Tomato (*Solanaceae*). Pages 1-24 in Razdan MK, Mattoo A, editors. *Genetic Improvement of Solanaceous Crops*. Taylor & Francis Group, USA.

- Qin G, Zhu Z, Wang W, Cai J, Chen Y, Li L, Tian S. 2016. A Tomato Vacuolar Invertase Inhibitor Mediates Sucrose Metabolism and Influences Fruit Ripening. *Plant Physiology* **172**:1596-1611. DOI: 10.1104/pp.16.01269.
- Quinet M, Angosto T, Yuste-Lisbona FJ, Blanchard-Gros R, Bigot S, Martinez JP, Lutts S. 2019. Tomato Fruit Development and Metabolism. *Frontiers in Plant Science* **10** DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01554>.
- Roitsch T, González MC. 2004. Function and regulation of plant invertases: sweet sensations. *Trends in plant science* **9**:606-613. DOI: 10.1016/j.tplants.2004.10.009
- Ruan YL. 2014. Sucrose Metabolism: Gateway to Diverse Carbon Use and Sugar Signaling. *The Annual Review of Plant Biology* **65**:35-67. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050213-040251
- Scitable by Nature Education. 2014. Genome. Available from <https://www.nature.com/scitable/definition/genome-43/> (accessed February 2022).
- Scorza R, Ravelonandro M, Callahan AM, Cordts JM, Fuchs M, Dunez J, Gonsalves D. 1994. Transgenic plums (*Prunus domestica* L.) express the plum pox virus coat protein gene. *Plant cell reports* **14**:18-22. DOI: 10.1007/BF00233291.
- Sheehy RE, Kramer M, Hiatt WR. 1988. Reduction of polygalacturonase activity in tomato fruit by antisense RNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **85**:8805-8809. DOI: 10.1073/pnas.85.23.8805.
- Sheehy RE, Pearson J, Brady CJ, Hiatt WR. 1987. Molecular characterization of tomato fruit polygalacturonase. *Molecular Genetics and Genomics* **208**:30–36. DOI: 10.1007/BF00330418.
- Shelton AM, Hossain MJ, Paranjape V, Azad AK, Rahman ML, Khan ASMMR, Prodhan MZH, Rashid MA, Majumder R, Hossain MA, Hussain SS, Huesing JE, McCandless L. 2018. Bt Eggplant Project in Bangladesh: History, Present Status, and Future Direction. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology* **6** DOI: 10.3389/fbioe.2018.00106.
- Shen LB, Yao Y, He H, Qin YL, Liu ZJ, Liu WX, Qi ZQ, Yang LJ, Cao ZM, Yang Y. 2018. Genome-Wide Identification, Expression, and Functional Analysis of the Alkaline/Neutral Invertase Gene Family in Pepper. *International journal of molecular sciences* **19** DOI: 10.3390/ijms19010224
- Sies H, Stahl W, Sundquist AR. 1992. Antioxidant functions of vitamins. Vitamins E and C, beta-carotene, and other carotenoids. *Annals of the New York Academy of Sciences* **669**:7-20. DOI: 10.1111/j.1749-6632.1992.tb17085.x.
- Spooner DM, Peralta IE, Knapp S. 2005. Comparison of AFLPs with other markers for phylogenetic inference in wild tomatoes [*Solanum* L. section *Lycopersicon* (Mill.) Wettst.]. *Taxon* **54**:43-61.
- Stein O, Granot D. 2019. An Overview of Sucrose Synthases in Plants: *Frontiers in Plant Science* **10** DOI:10.3389/fpls.2019.00095.

Smeekens S. 2000. Sugar-induced Signal Transduction in Plants. Annual review of plant physiology and plant molecular biology **51**:49-81. DOI: 10.1146/annurev.arplant.51.1.49

Su T, Han M, Min J, Chen P, Mao Y, Huang Q, Tong Q, Liu Q, Fang Y. 2018. Genome-Wide Survey of Invertase Encoding Genes and Functional Characterization of an Extracellular Fungal Pathogen-Responsive Invertase in Glycine max. International journal of molecular sciences **19** DOI: 10.3390/ijms19082395

Taiz L, Zeiger E. 2002. Plant physiology. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. ISBN 0878938230

The Tomato Genome Consortium. 2012. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. Nature **485**:635-641 DOI: <https://doi.org/10.1038/nature11119>

USDA. 2019. *U.S. Department of Agriculture: Agricultural Research Service* USA. Available from <https://fdc.nal.usda.gov/fdc-app.html#/food-details/170457/nutrients> (accessed January 2022)

USDA. 2021. *U.S. Department of Agriculture: Agricultural Research Service* USA. Available from <https://fdc.nal.usda.gov/fdc-app.html#/food-details/1999634/nutrients> (accessed January 2022)

Waltz E. 2022. GABA-enriched tomato is first CRISPR-edited food to enter market. *Nature Biotechnology* **40**:9-11. DOI: <https://doi.org/10.1038/d41587-021-00026-2>.

Wang Z, Wei P, Wu M, Xu Y, Li F, Luo Z, Zhang J, Chen A, Xie X, Cao P, Lin F, Yang J. 2015. Analysis of the sucrose synthase gene family in tobacco: structure, phylogeny, and expression patterns. *Planta* **242**:153-166. DOI: 10.1007/s00425-015-2297-1.

Wang T, Zhang H, Zhu H. 2019. CRISPR technology is revolutionizing the improvement of tomato and other fruit crops. *Horticulture Research* **6** DOI: <https://doi.org/10.1038/s41438-019-0159-x>

Wei H, Chai S, Ru L, Pan L, Cheng Y, Ruan M, Ye Q, Wang R, Yao Z, Zhou G, Chen Y, Wan H. 2020. New insights into the evolution and expression dynamics of invertase gene family in *Solanum lycopersicum*. *Plant Growth Regulation* **92**:205-217. DOI: 10.1007/s10725-020-00631-2.

Woyengo TA, Ramprasath VR, Jones PJH. 2009. . Anticancer effects of phytosterols. *European Journal of Clinical Nutrition* **63**:813-820. DOI: 10.1038/ejcn.2009.29.

Xu X, Yang Y, Liu Ch, Sun Y, Zhang T, Hou M, Huang S, Yuan H. 2019. The evolutionary history of the sucrose synthase gene family in higher plants. *BMC Plant Biology* **19** DOI: 10.1186/s12870-019-2181-4.

Yao SG, Kodama R, Wang H, Ichii M, Taketa S, Yoshida H. 2009. Analysis of the rice SHORT-ROOT5 gene revealed functional diversification of plant neutral/alkaline invertase family. *Plant Science* **176**:627-634. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2009.02.002>.

Yourgenome. 2017. What is a genome?. Available from <https://www.yourgenome.org/facts/what-is-a-genome> (accessed: February 2022)

Zhang N, Shi J, Zhao H, Jiang J. 2018. Activation of small heat shock protein (SIHSP17.7) gene by cell wall invertase inhibitor (SICIF1) gene involved in sugar metabolism in tomato. *Gene* 679:90-99. DOI: 10.1016/j.gene.2018.08.077.

6 Seznam použitých zkratek a symbolů

ADP-glc = ADP glukóza

A/N INV = alkalické/neutrální invertázy

Cas = CRISPR-associated genes

Ch; Chr = chromozom

CIN = cytoplazmatická invertáza (z anglického cytoplasmic invertase)

CRISPR = Clustered regularly interspaced short palindromic repeat

CWIN = invertáza buněčné stěny (z anglického Cell wall invertase), též INVCW

Fru = fruktóza

Fru-6-P; F6P = fruktosa-6-fosfát

Frk = fruktokináza

Glc = glukosa

Glc-6-P; G6P = glukosa-6-fosfát

GM = geneticky modifikované

HXK = hexokináza

INV = invertáza

INV-CW = invertáza buněčné stěny (z anglického Cell wall invertase), též CWIN

INV-N = neutrální invertáza

INV-V = vakuolární invertáza (z anglického Vacuolar invertase), též VIN

PD = plasmodesmata

PG = polygalakturonáza

Pi = orthofosfát

SPS = sacharóza-fosfát syntáza

SPP = sacharóza-fosfát fosfatáza

Starch = škrob

Suc = sacharóza

Suc-P = sacharóza-fosfát

SUS/SuSy/Sus = sacharóza-syntáza

Triosa-P; Triose-P = triosafosfát

UDP-glc = UDP-glukóza; uridindifosfát-glukosa

VIN = vakuolární invertáza (z anglického Vacuolar invertase), též INVVR