


DOI 10.18699/vjgb-24-81

Потенциал коллекции амаранта ВИР в свете мировых тенденций использования и селекции

Д.В. Соколова , А.Е. Соловьева , А.М. Зарецкий , Т.В. Шеленга Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия
 dianasokol@bk.ru


Аннотация. Амарант – древняя культура семейства Амарантовые (Amaranthaceae). Для России это достаточно новая сельскохозяйственная культура. В семенах и листовой биомассе содержатся высококачественный безглютеновый белок, жирные кислоты, полиненасыщенный углеводород сквален, флавоноиды, витамины и минералы. Комплексное изучение амаранта, развитие его селекции и создание новых сортов являются крайне важным направлением для решения проблемы повышения качества пищевой продукции путем использования растительного сырья, обогащенного полезными и высокопитательными компонентами. На сегодняшний день основными методами селекционной работы с амарантом остаются отбор и гибридизация. Методы мутационной селекции и полиплоидии были успешно использованы для увеличения урожайности семян и содержания белка. С помощью генов, кодирующих белки амаранта, созданы трансгенные растения картофеля, мягкой пшеницы и кукурузы. Несмотря на большой потенциал амаранта, изучению его геномики посвящено не много исследований, направленных главным образом на идентификацию видового разнообразия. В направления селекционной работы с амарантом входят такие признаки, как «крупность и неосыпаемость семян», «низкорослость», «скороспелость», «высокая урожайность», «холодостойкость», «синхронность созревания», «устойчивость к вредителям и болезням», «высокая питательная ценность»: содержание и качество белка, липидов, сквалена, биологически активных соединений. Уникальная коллекция амаранта Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) включает 570 образцов из различных стран мира. На протяжении 70 лет она пополнялась местными, селекционными сортами и дикими видами за счет экспедиций, поступлений из научно-исследовательских институтов, ботанических садов, генбанков и опытных селекционных станций всего мира. В результате многолетнего изучения были сформированы признаковые группы образцов с высокой урожайностью семян и листовой биомассы, скороспелые и холодостойкие, с повышенным содержанием белка в семенах и биомассе, низкорослые, устойчивые к осыпанию семян, овощного и декоративного направления использования. Сохраняемый в ВИР генофонд амаранта способен предоставлять неограниченные возможности для селекции и восполнять нужды населения страны, обогащая питательный рацион продуктами из этой здоровой и полезной культуры.

Ключевые слова: *Amaranthus* L.; ценные признаки; направления селекции; видовое разнообразие; коллекция амаранта ВИР.

Для цитирования: Соколова Д.В., Соловьева А.Е., Зарецкий А.М., Шеленга Т.В. Потенциал коллекции амаранта ВИР в свете мировых тенденций использования и селекции. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(7):731-743. DOI 10.18699/vjgb-24-81

Финансирование. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (соглашение № 24-26-00218 от 29.12.2023).

The potential of the amaranth collection maintained at VIR in the context of global plant breeding and utilization trends

D.V. Sokolova , А.Е. Solovieva , А.М. Zaretsky , Т.В. Shelenga Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia
 dianasokol@bk.ru

Abstract. Amaranth is an ancient crop of the family Amaranthaceae, but it is fairly new to Russia. Its seeds and leaf biomass contain a high-quality gluten-free protein, fatty acids, squalene (a polyunsaturated hydrocarbon), flavonoids, vitamins, and minerals. A comprehensive study of amaranth, enhancement of its breeding, and development of new cultivars will contribute to food quality improvement through the use of plant raw materials enriched for wholesome and highly nutritious components. At present, selection and hybridization still remain the main amaranth breeding techniques. Meanwhile, mutation breeding and polyploidy have been successfully employed to increase its seed yield and protein content. The genes encoding amaranth proteins have been used to produce transgenic plants of potato,

bread wheat, and maize. Despite the great potential of amaranth, little research has been dedicated to the study of its genomics, concentrating mainly on the identification of its species diversity. Targets of breeding practice for amaranth include such characteristics as large size and nonshattering of seeds, short stem, earliness, high yield, cold hardiness, synchronized maturation, resistance to pests and diseases, and high nutritional value, including the content and quality of protein, lipids, squalene, and bioactive compounds. A unique collection of amaranth maintained at the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR) currently incorporates 570 accessions from various countries. For 70 years it has been replenished with local varieties, commercial cultivars, and wild species supplied by collecting missions, research centers, botanical gardens, genebanks, and experimental breeding stations from all over the world. Long-standing studies have resulted in the formation of trait-specific groups of accessions, with high yields of seeds and leaf biomass, earliness, cold hardiness, high protein content in seeds and biomass, short stems, and resistance to seed shattering, earmarked for vegetable or ornamental purposes. The gene pool of amaranth preserved at VIR can provide unlimited opportunities for breeding and meet the needs of the country's population, enriching the human diet with ingredients produced from such a health-friendly and useful crop.

Key words: *Amaranthus* L.; valuable traits; breeding trends; species diversity; VIR's amaranth collection.

For citation: Sokolova D.V., Solovieva A.E., Zaretsky A.M., Shelenga T.V. The potential of the amaranth collection maintained at VIR in the context of global plant breeding and utilization trends. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(7):731-743. DOI 10.18699/vjgb-24-81

Введение

Индустриализация сельского хозяйства и консолидация единого мирового рынка обеспечили устойчивый рост поставок продовольствия во всем мире за счет повышения урожайности. В то же время комплекс инновационных процессов в сельском хозяйстве, базирующийся на селекции высокоурожайных сортов важнейших культур и развитии аграрных технологий, затронул лишь часть из них: сою, пшеницу, рис, кукурузу, подсолнечник. Это привело к сужению агробиоразнообразия и постепенному замещению маловажных культур, что создает потенциальную угрозу глобальной продовольственной безопасности (Khoury et al., 2014; Dawson et al., 2019). Хотя эти культуры содержат достаточно калорий, им не хватает незаменимых аминокислот, минералов и витаминов для полноценного сбалансированного питания человека, что приводит к «скрытому» недоеданию более двух миллиардов человек в мире, ежедневная диета которых практически полностью состоит из вышеперечисленных культур (Cheng et al., 2015).

Человечество в течение своего существования использовало около 3000 видов растений, и только около 150 из них выращивается в коммерческих посевах (Mangelsdorf, 1966). По другим данным, во всем мире съедобны около 30000 видов растений, но только 7000 из них используются в пищу (Ramdwar et al., 2017). Диверсификация источников продовольствия за счет интеграции широкого спектра «забытых» культур может улучшить качество питания населения многих стран и гарантировать их продовольственную безопасность (Mayes et al., 2011; Ebert, 2014; Joshi et al., 2018).

Амарант – одна из культур, обладающая потенциалом для того, чтобы стать альтернативной зерновой культурой на мировом уровне (Das, 2016). Цель настоящего исследования – исторический обзор селекционной работы с данной культурой и характеристика генетического разнообразия коллекций амаранта ВИР, являющейся потенциалом для отечественной селекции.

Амарант – древняя культура, принадлежащая к семейству Amaranthaceae порядка Caryophyllales и подсемейству Amaranthoideae. Род *Amaranthus* L., насчитывающий, по разным данным, от 60 до 87 видов, входит в десятку наи-

более сложных в таксономическом отношении культур. Наряду с гречихой и киноа, он является представителем немногочисленной группы «псевдозлаковых» растений (Saunders, Becker, 1984; Teutonico, Knorr, 1985).

Большинство видов амаранта – дикие и сорные. Зерновыми видами амаранта считаются *Amaranthus cruentus* и *A. hypochondriacus*, берущие свое начало из Центральной и Северной Америки, а также *A. caudatus* южноамериканского происхождения (Covas, 1993). История возделывания амаранта на этих территориях насчитывает 5000–7000 лет. По данным археологических записей о собранных на северо-западе Аргентины материалах, возраст найденных семян был датирован началом середины периода голоцена (5.5–6 тыс. лет до нашей эры). Наиболее древние находки амаранта обнаружены в пещере высокогорного участка Пеньяс-де-ла-Крус департамента Антофагаста-де-ла-Сьерра (3665 м над уровнем моря). Эти данные указывают на значительно более раннее употребление амаранта – 10000 и 7000 лет до нашей эры (Arreguez et al., 2013).

Амарант был очень важным источником питания и для населения территории Южной Америки в доиспанские времена (Chagaray, 2005). Племена ацтеков и майя использовали его с древнейших времен в качестве зерновой культуры, уступающей по своему значению лишь кукурузе и бобовым (Sauer, 1967; Smith M.E., 1996). Листья амаранта также употребляли в пищу. Были распространены смешивание цельных или молотых зерен из амаранта для приготовления хлеба, каш и лепешек, а также церемониальное использование в храмах. Ацтеки лепили из амарантового теста маленькие фигурки богов и съедали их во время ритуалов (De Montellano, 1990). Вероятнее всего, именно этот факт в начале XVI в. послужил причиной строгого запрета испанскими завоевателями употребления и выращивания амаранта, что привело к его забвению на долгие годы (Saunders, Becker, 1984).

Возрождение интереса к амаранту в конце XX в. связано с работами по изучению его уникальных биохимических характеристик, универсального применения и типичному для амаранта механизму C4-фотосинтеза (Venskutonis, Kraujalis, 2013; Магомедов, Чиркова, 2015). Для Российской Федерации – это достаточно новая сельскохозяйственная культура, обладающая огромным потенциалом

интенсивности роста, продуктивности и высоким содержанием в семенах и листовой биомассе полноценного белка (Кононков и др., 1999). Поэтому комплексное изучение амаранта, развитие его селекции и создание новых сортов – крайне важное направление для решения проблемы повышения качества пищевой продукции путем использования растительного сырья, обогащенного полезными и высокопитательными компонентами.

Классификация рода *Amaranthus* затруднена из-за отсутствия видовых и качественных определяющих признаков, широкого диапазона фенотипической изменчивости между видами, а также интрогрессии и гибридизации между сорными и культурными видами (Sauer, 1967; Naupli, Jain, 1978). Многие исследователи оценивали уровень межвидовой филогенетической взаимосвязи с использованием морфологических, биохимических, молекулярных и цитогенетических методов (Murray, 1940; Costea et al., 2001; Das, 2012; Akin-Idowu et al., 2016). Большинство ученых сходятся во мнении, что все зерновые амаранты произошли от прародителя сорняков *A. hybridus*.

Культивируемые зерновые виды близкородственны, однако *A. hypochondriacus* ($2n = 32$) и *A. caudatus* ($2n = 32$) более тесно связаны друг с другом, чем с *A. cruentus* ($2n = 34$). Особенностью *A. cruentus* является наличие одной копии хромосомы 2, приводящей к гаплоидному набору $n = 17$ (Singh et al., 2023).

Основная часть представителей рода *Amaranthus* – однолетние травянистые растения с бордовой или желто-зеленой расцветкой листьев и соцветий. Анатомо-морфологическое разнообразие амаранта связано с конкретным видом и условиями произрастания. Высота растений варьирует от 40 см до 5 м. Стебель, как правило, прямостоячий, бороздчатый, сильно облиственный. У некоторых видов встречается раскидистая полуприжатая форма. По степени ветвления растений различают слабо-, средне- и сильноветвистые. Габитус формируется из совокупности признаков положения и ветвления главного стебля и его размеров, формы соцветия. Листья без прилистников, имеют очередное или супротивное расположение, различаются по форме листа и края. Среднее число листьев на растении может достигать 250, при этом площадь листовой поверхности составляет около 7500–8000 см². Соцветие – сложная метелка разной формы, плотности и цвета. Цветки мелкие, актиноморфные, раздельнополые, реже обоеполые, собранные в пазухах листьев. Андроецей состоит из 5 тычинок, гинецей – из 3, реже 4, плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная (Das, 2016).

Амарант считается «суперпродуктом» благодаря его нутрицевтической ценности: содержанию высококачественного безглутенового белка, ненасыщенных жирных кислот, пищевых волокон, флавоноидов, витаминов (тиамин, рибофлавин, аскорбиновая кислота, никотиновая кислота) и минералов (кальций, магний и медь, а также натрий, железо, фосфор, цинк) (Кононков и др., 1999; Grobelsnik-Mlakar et al., 2009; Palombini et al., 2013; Joshi et al., 2018; Soriano Garcia et al., 2018; Sokolova et al., 2021). В семенах содержатся метионин (15.8 мг/г общего белка) и лизин (55.8 мг/г общего белка), что обеспечивает его высокую пищевую ценность по сравнению с большинством злаков (Tang, Tsao, 2017).

Количество липидов в семенах амаранта сильно варьируется в зависимости от вида и генотипа и колеблется в пределах 1.9–9.7 %. Пальмитиновая, олеиновая и линолевая, а также линоленовая жирные кислоты содержатся в больших количествах и составляют более 90 % общего количества жирных кислот. Масло семян амаранта имеет подтвержденный терапевтический эффект.

Хотя состав жирных кислот амаранта сходен с маслом злаков, он отличается тем, что содержит относительно высокие уровни полиненасыщенного углеводорода сквалена (C₃₀H₅₀) (Bressani, 1994). Сквален имеет широкое применение в медицине: в качестве адьюванта в вакцинах, иммуномодулятора и антиоксиданта – в комплексной терапии ряда заболеваний, таких как диабет и ишемическая болезнь, а также в составе косметических средств (Гонор и др., 2006; Huang et al., 2009). Существуют убедительные данные, что сквален снижает риск развития онкологических заболеваний и уровень холестерина у человека (Miettinen, Vanhanen, 1994; Rao et al., 1998; Smith T.J., 2000). Возрастающий интерес к этому веществу объясняется сочетанием в нем комплекса терапевтических эффектов: антиоксидантного, гиполипидемического, антитоксического и антидиабетического (Магомедов и др., 2017).

Использование амаранта

По способу использования культивируемые виды амаранта подразделяют на две основные группы – пищевую (овощные и зерновые) и кормовую, а также менее известные – декоративную, фармацевтическую и в производстве строительных материалов (рис. 1). Такое деление достаточно условно, так как один и тот же сорт может проявлять себя и как кормовой, и как зерновой, а в молодом возрасте листья всех видов амаранта можно употреблять свежими в виде салатов (Ruth et al., 2021; Sokolova et al., 2021).

Изначально культуру возделывали для получения используемых в пищу семян (Центральная и Южная Америка, горные районы Азии) и как зеленую овощную культуру (Африка, Южная и Юго-Восточная Азия). Употребление человеком овощных видов амаранта широко распространено в Индии и странах Азии и Юго-Восточной Азии, а также в африканских странах, но мало известно в странах Северной и Южной Америки.

Листья, побеги и сочные нежные стебли овощных амарантов употребляются в соусах, супах, овощных рагу. Молодые листья зернового амаранта также используются как листовые овощи. Бордовоокрашенные листья *A. cruentus* являются сырьем для производства чая, обогащенного амарантином. Семена амаранта используют как в целом (каши, хлопья, сладости), так и в перемолотом виде (хлеб, макароны, выпечка) (Das, 2016).

Амарантовое масло экстрагируют главным образом из семян двух видов: *A. cruentus* и *A. hypochondriacus*, содержание у которых варьирует в пределах 4.8–8.1 % (He, Corke, 2003; Gamel et al., 2007). Выход масла у амаранта превышает большинство зерновых культур, но уступает масличным (Ayoginde, 1989; Leon-Camacho et al., 2001). Н.Р. Не и Н. Corke (2003) исследовали содержание масла у 104 образцов 30 видов амаранта. Было установлено значительное варьирование этого показателя в зависимости от конкретного генотипа, места выращивания и влияния

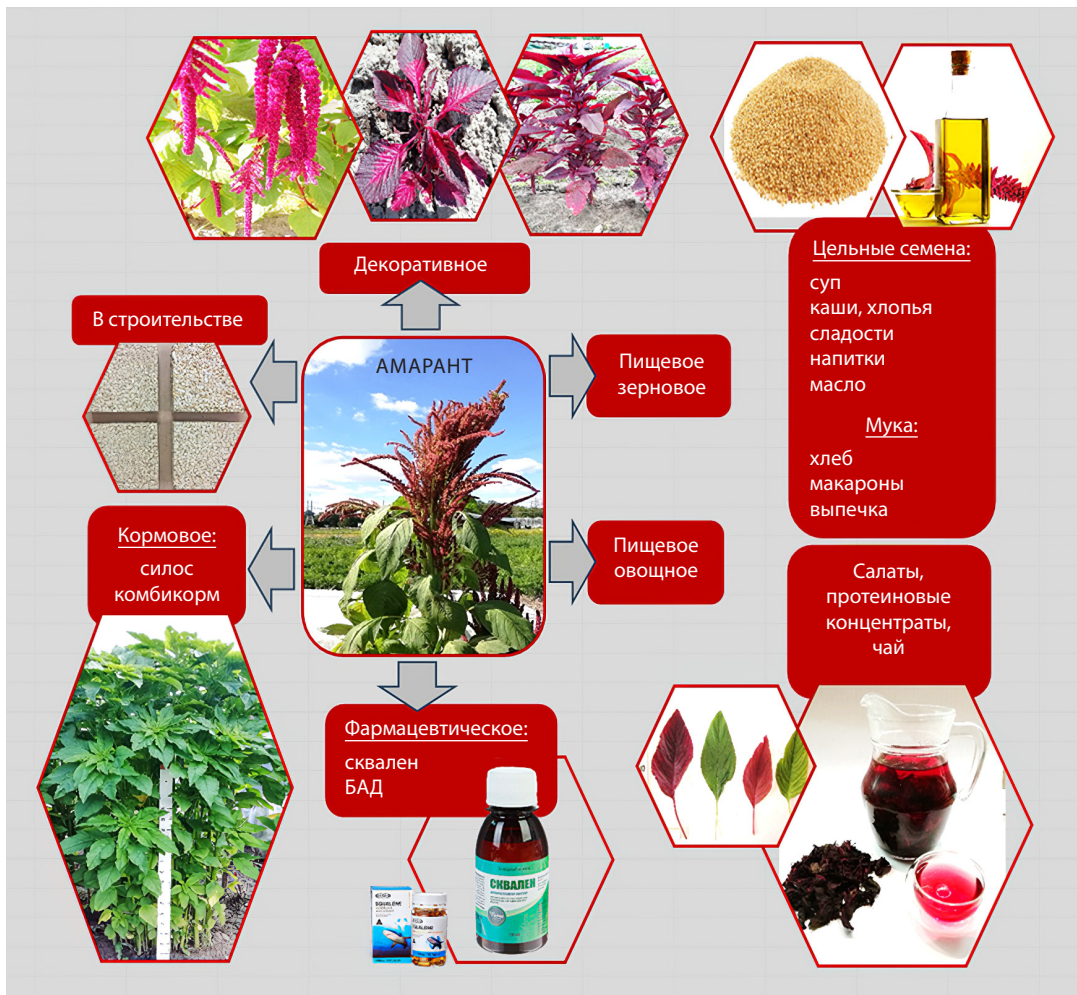


Рис. 1. Направления использования амаранта.

абиотических факторов. Причем дикие формы не уступали культурным по этому показателю, подтверждая свою ценность для селекции (табл. 1).

Кормовое направление связано с использованием надземной биомассы растений. Однако богатые белком семена амаранта также включают в кормовые смеси. Урожайность зеленой биомассы в среднем составляет 85–103 т/га, при выходе сухого вещества 15.7–16.7 т/га (Abbasi et al., 2012; Shadi et al., 2020). В северных регионах Китая урожайность сортов вида *A. hypochondriacus* может достигать 130 т/га, при выходе сухого вещества – 20 т/га (Sun G.Q. et al., 2017). Н. Shadi с коллегами (2020) сообщили, что, по сравнению с кукурузным силосом, амарантовый силос имеет больший уровень переваримого неразлагаемого белка, что делает его использование более эффективным. Высокое содержание сырого белка и низкое содержание лигнина, низкие уровни нитратов и щавелевой кислоты определяют высокий потенциал силоса из амаранта в качестве корма для жвачных животных (Sleugh et al., 2001; Rezaei et al., 2009). Но листовая биомасса амаранта включает антипитательные вещества, такие как ингибиторы трипсина, сапонины, алкалоиды и оксалаты, что снижает ее питательную ценность и требует селекционной проработки в этом направлении (Cheeke et al., 1981).

Таблица 1. Содержание масла и сквалена в семенах разных видов амаранта, по данным (He, Corke, 2003)

Вид	Масло, %	Сквален, мг/г семян
<i>A. rudis</i>	8.25	4.75
<i>A. blitum</i>	6.96	2.93
<i>A. spinosus</i>	6.45	1.89
<i>A. powelli</i>	6.15	2.66
<i>A. retroflexus</i>	5.79	2.46
<i>A. albus</i>	5.68	2.44
<i>A. dubius</i>	5.30	2.03
<i>Amaranthus sp.</i>	5.29	2.56
<i>A. viridis</i>	5.00	2.12
<i>A. hybridus</i>	4.66	2.59
<i>A. hypochondriacus</i>	4.58	2.55
<i>A. tricolor</i>	4.50	2.39
<i>A. cruentus</i>	3.21	1.31

Многие амаранты обладают ярко выраженными декоративными свойствами (Sauer, 1967). Появилось и новое направление – использование одревесневшего главного побега амаранта в строительстве для производства различных древесных плит (Evon et al., 2021).

Агротехника амаранта в наше время сильно отличается от технологий ранних цивилизаций, когда практически не использовались технические средства. Современные агрономические методы механизации позволяют добиться большей урожайности и рентабельности.

Селекция амаранта

Амарант характеризуется генетическим разнообразием и экологической пластичностью. Преимущественно амарант – автогамная культура, но при этом уровень аутбридинга составляет 5–39 %, что достаточно для обеспечения потока генов среди популяций (Hauptli, Jain, 1985). Разнообразный механизм размножения культуры возможен благодаря соотношению и распределению мужских и пестичных цветков в соцветиях. К облигатно аллогамным относятся двудомные виды *A. tuberculatus*, *A. palmeri*, *A. arenicola* и *A. rudis*.

Направления селекционной работы с амарантом зависят от способов его использования. Негативные признаки амаранта, ограничивающие его промышленное выращивание и требующие селекционного улучшения, включают: слишком мелкие семена, большую высоту растения, несинхронное созревание и осыпание семян, размер и жесткость стебля, удерживающего крупное и тяжелое соцветие, его плотную структуру (Kauffman, 1984). Большая высота зернового амаранта (1.8–2.5 м) является отрицательным признаком, затрудняющим уборку урожая. Такие формы склонны к полеганию и требуют поддержки, что приводит к увеличению затрат на выращивание. Внутрисортовая вариабельность по высоте растений позволяет вести отбор и скрещивание низкорослых форм.

Селекционная работа с зерновыми амарантами должна проводиться с упором на такие признаки, как «крупность и неосыпаемость семян», «низкорослость», «скороспелость», «высокая урожайность», «холодостойкость», «синхронность созревания», «устойчивость к вредителям и болезням», «высокая питательная ценность», включающая содержание и качество белка, липидов, биологически активных соединений. Для овощных амарантов желательна кустистость, обеспечивающая возможность многократной срезки (Sreelathakumary, Peter, 1993).

Традиционные методы селекции

Отбор

Наибольшее распространение метод получил в США и Индии, где отбор из местных популяций привел к созданию сортов амаранта, используемых по настоящее время. Линии зародышевой плазмы рабочей коллекции Исследовательского центра Родейла (Rodale Research Centre, Пенсильвания, США) являются родоначальниками большинства сортов, созданных в США и Китае (Stallknecht, Schulz-Schaefer, 1993). Первыми зарегистрированными Обществом растениеводства Америки линиями амаранта *A. cruentus* были Montana-3, обладающая белосемянно-

стью и высокой урожайностью, и Montana-5, сочетающая в себе признаки Монтана-3 и одновременность созревания (Schulz-Schaeffer et al., 1989a, b). В дальнейшем методом отбора из Montana-3 в Университете штата Монтана (Montana State University) был получен устойчивый к полеганию сорт амаранта под названием “Amont” (Schulz-Schaeffer et al., 1991). В работе C.S. Kauffman (1992) из Rodale Research Center (США) приведены результаты исследований и успешной селекции зерновых амарантов по нескольким важным признакам: «крупность семян», «синхронность созревания», «повышенное содержание белка в семенах», «устойчивость к осыпанию и вредителям». Там же путем отбора низкорослых форм была создана полукарликовая линия K-432 с высотой растений, не превышающей 92 см.

Путем скрининга местных зерновых образцов из коллекции генетических ресурсов Мексики были отобраны высокоурожайные, среднеспелые и карликовые формы амаранта, пригодные для механизированной уборки (Espitia, 1992). В Перу в университете Cuzco были созданы три известных высокоурожайных сорта *A. caudatus*, которые получили широкое распространение и выращивались в коммерческих целях на сотнях гектаров: Oscar Blanco, Noel Vietmeyer и Alan Garcia. В Кении улучшенная линия образца *A. hypochondriacus* дала свое начало местному сорту Jumla (Kauffman, Weber, 1990; Joshi, Rana, 1991).

Одним из примеров эффективного использования зародышевой плазмы в Индии является создание на региональной станции National Bureau of Plant Genetic Resources (Shimla, Индия) в 1984 г. сорта зернового направления использования Apparigna, который выведен как чистая линия *A. hypochondriacus* из материала местного происхождения (Joshi et al., 1983). Средняя урожайность семян сорта составляет 2/25 т/га, содержание белка 15 %. На этой же станции были получены устойчивый к полеганию, основным болезням и вредителям сорт Durga, скороспелые сорта Gujarat Amaranth-1, Gujarat Amaranth-2, Kapilasa и Suvarna (Raiger, Bhandari, 2012).

В опытах 1977–1988 гг. в Миннесоте (США) максимальная урожайность зерна у перспективных сортов достигала 1.72 т/га (Myers, Putnam, 1988). Современные отечественные сорта показывают урожайность на уровне 2.35 т/га (сорт Каракула), 2.09 т/га (Воронежский) (Государственный реестр..., 2023). Надо отметить, что агротехника амаранта в наше время сильно отличается от более ранних технологий, когда практически не использовались технические средства. Добиться большей урожайности и рентабельности позволяют совместные усилия селекционеров и агротехников.

Во Всероссийском институте генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР, Россия) скороспелый и холодостойкий сорт амаранта Франт (*A. cruentus*) был получен путем отбора из местной популяции индийского происхождения одностебельных краснолистных форм высотой до 1.2 м, последующего инбридинга и свободного переопыления линейного потомства (Патент, 2022).

Гибридизация

Известно, что гибридизация – наиболее широко используемый и эффективный метод селекции для создания новых комбинаций генов. Одним из первых, кто классифи-

цировал межвидовую гибридизацию внутри рода *Amaranthus*, был M.J. Murray (1940). Он структурировал виды по расположению мужских цветков на соцветиях, провел немало скрещиваний между однодомными и двудомными видами. В исследованиях T.N. Khoshoo и M. Pal (1972) были получены гибриды между *A. hypochondriacus* (в качестве опылителя) и *A. hybridus* и *A. caudatus*. У гибридов F₁ от скрещивания *A. hypochondriacus* × *A. hybridus* уровень фертильности пыльцы оказался наиболее высоким. Большой вклад для понимания доступности генофонда амаранта внесли E.J. Greizerstein и L. Poggio (1992, 1995), исследовавшие мейотическую конфигурацию 13 различных спонтанных гибридов амаранта.

В целом у видов амаранта *A. hypochondriacus* и *A. hybridus* гибридизация наиболее эффективна, так как эти виды близки в эволюционном развитии и содержат одинаковое число хромосом ($2n = 32$). К примеру, путем скрещивания *A. hypochondriacus* с пакистанским образцом *A. hybridus* на Сельскохозяйственной экспериментальной станции Небраски был получен широко распространенный в США урожайный сорт зернового амаранта Plainman (PI 358322), характеризующийся скороспелостью и высокой урожайностью при высоте растений 1.5–1.8 м (Baltensperger et al., 1992).

Посредством гибридизации были переданы полезные признаки, присущие диким видам амаранта. Так, с целью уменьшения осыпания семян селекционным линиям *A. cruentus* и *A. hypochondriacus* были переданы признаки дикого вида *A. powellii*. Гибридизация с диким двудомным видом *A. cannabinus* привела к увеличению размера семян. Устойчивость к гербицидам *A. hybridus* была перенесена в селекционные линии *A. hypochondriacus* и *A. cruentus* (Brenner et al., 2000).

Межвидовая гибридизация зерновых видов амарантов с овощными нередко приводит к гибридам с тератологическими проявлениями, высокой стерильностью пыльцы и хромосомными aberrациями, указывающими на наличие между ними значительного барьера несовместимости (Mohindeen, Igulappan, 1993). При внутривидовой гибридизации *A. hypochondriacus* гетерозисный эффект у потомства не обнаружен. Такой же результат был получен при скрещивании представителей вида *A. cruentus*. Однако при межвидовых скрещиваниях *A. cruentus* с *A. hypochondriacus* отмечался гетерозис, приводящий к достоверному увеличению листовой биомассы у потомства (Lehmann et al., 1991). M.G. Stetter с коллегами (2016) разработали эффективный метод получения внутри- и межвидовых гибридов амаранта, включающий погружение соцветий в водяную баню с температурой 45 °C в течение 10 мин для кастрации мужских цветков, а также SNP-маркеры для их идентификации.

Мужская стерильность – репродуктивная недостаточность у некоторых растений, при которой мужские органы в цветках-гермафродитах не функциональны и производят нежизнеспособные пыльцевые зерна. Ее широко используют в селекционной работе, а также для коммерческого производства гибридов. Для амарантов цитоплазматическая мужская стерильность (CMS) – редкое явление, идентифицированное только у одного вида, *A. hypochondriacus*

(Peters, Jain, 1987; Brenner, 1993). Кенийские селекционеры (Gudu, Gupta, 1988) идентифицировали в популяции сорта Jumla 20 растений с мужской стерильностью. В результате многолетних исследований D.M. Brenner из Университета штата Айова (США) была зарегистрирована первая CMS-линия амаранта DB 199313 и подобран к ней закрепитель стерильности (Brenner, 2019). Вероятно, в скором времени можно ожидать появления первого гибрида амаранта на основе CMS.

Содержание белка в семенах амаранта изучалось путем диаллельных скрещиваний шести генотипов *A. hypochondriacus* (F₁ и F₂) (Pandey, Pal, 1985). Полученные гибриды превышали среднее родительское значение по изученному показателю, а гибриды от трех из этих скрещиваний превосходили лучшего родителя. Эти результаты подтверждают положительный эффект гибридизации для селекции на значимый для амаранта показатель – содержание белка в семенах.

Мутационная селекция

Для увеличения разнообразия генетических комбинаций используют как классическую гибридизацию, так и мутагенез. Частота спонтанных мутаций довольно низка, поэтому их искусственное индуцирование физическими и химическими мутагенами – более продуктивный способ селекции. Мутационная селекция амарантов для улучшения качества и количества семян базировалась главным образом на использовании радиационного мутагенеза. Так, результатом применения радиационного метода (175 Гр) стало создание мутантных линий *A. cruentus*, которые достоверно характеризовались стабильным увеличением массы 1000 семян в поколениях M4 и M5 (Gajdošová et al., 2007). В 2009 г. сообщалось о получении мутантов из местного перуанского сорта Selection Ancash с более высокими концентрациями микроэлементов и улучшенной биодоступностью за счет снижения фитиновой кислоты (Gómez-Pando et al., 2009). В исследованиях 2022 г. были получены шесть мутантных линий амаранта с устойчивостью к засолению почв (Krochemè et al., 2022). В результате исследований коллектива российских авторов после обработки азидом натрия созданы перспективные для дальнейшей селекции мутантные солеустойчивые формы амаранта, семена которых характеризовались увеличением содержания белка на 52 % и линоленовой кислоты – на 25 % (Таипова и др., 2022).

Полиплоидия

Полиплоидия считается важным эволюционным процессом у многих видов сельскохозяйственных культур. Искусственно индуцированная полиплоидия – наиболее быстрый метод создания новых генотипов. Еще 50 лет назад ряд селекционеров разных стран начали проводить исследования по повышению продуктивности зерновых и овощных амарантов путем индукции полиплоидии колхицином (Behera et al., 1974; Madhusoodanan, Pal, 1984; Sun Y., Yue, 1993). Они описали некоторые морфологические и фенологические особенности полученных растений: укорочение и утолщение стебля, увеличение размера семян на 42–159 %, сдвиг начала цветения на одну

неделю позже. Примечательно, что у тетраплоидов *A. caudatus* отмечено увеличение содержания белка (на 60 %), аминокислот лизина и треонина. Результаты показали, что полиплоидия у амаранта приводит к увеличению размера зерна без снижения продуктивности и питательной ценности, что подтверждает ценность этого метода для селекционных программ.

Генная инженерия и молекулярно-генетические методы

Прогресс в области молекулярной биологии за последние десятилетия значительно обогатил наши знания, необходимые для управления генофондом растений, способствовал значительному развитию молекулярно-генетических методов в селекции. Маркер-ассоциированная селекция (MAS) – один из таких методов, который повышает эффективность отбора по конкретному признаку, а генная инженерия позволяет произвести перенос гена из одного растительного организма в другой.

Несмотря на большой потенциал амаранта, изучению его геномики было посвящено мало исследований, направленных главным образом на идентификацию видового разнообразия (табл. 2). В результате полногеномного поиска ассоциаций (GWAS) выявлена связь между конкретными фенотипами и геномными вариантами у 10 качественных признаков амаранта (Jamalluddin et al., 2022). Было идентифицировано 22 ассоциированных маркера на 16 хромосомах у 16 видов амаранта, связанных с пигментацией соцветия, листа, черешка и стебля. Данные маркеры SNP предоставляют ценную генетическую информацию для фенотипирования и улучшения сортов разных видов амаранта. Однако о работах, упоминающих создание маркеров для ценных биохимических показателей амаранта, пока не сообщалось.

Анализу полиморфизма гена, кодирующего фермент сквален-синтазы (SQS) у ряда зерновых и овощных амарантов, посвящена работа отечественных исследователей (Shcherban, Stasyuk, 2020). Показаны низкий уровень полиморфизма и консерватизм основных функциональных

доменов в кодирующей части гена. Полученные авторами результаты могут помочь при отборе зерновых амарантов с повышенной концентрацией сквалена в семенах.

В статье (Jofre-Garfias et al., 1997) были продемонстрированы результаты агробактериальной трансформации *A. hypochondriacus* на примере сорта Azteca. Авторы впервые создали метод регенерации и агробактериальную систему трансформации культуры, а также использовали ее для изучения экспрессии промотора гена светособирающего хлорофилла *a/b*-связывающего белка (*Lhcb*) у трансгенных растений. В совместной работе индийских ученых проводилось изучение потенциала опосредованной *Agrobacterium* генетической трансформации амаранта у вида *A. tricolor* с введением конструкций на основе Ti-плазмиды, несущей трансгены, повышающие устойчивость к биотическим стрессам, вызванным грибковыми патогенами, вирусами и вредителями (Pal et al., 2013). В результате был создан воспроизводимый протокол генетической трансформации, который можно использовать для получения устойчивых к биотическим факторам растений амаранта. В статье (Munusamy et al., 2013) впервые показана успешная агробактериальная трансформация цветков на соцветии *A. hypochondriacus*. Это расширило возможности при работе с культурой, так как не всегда удается добиться дифференцировки побегов из трансформированного каллуса гипокотилия (Murugan, Sathishkumar, 2016). У вида *A. cruentus* успешный метод агробактериальной трансформации из эпикотильных эксплантов был продемонстрирован в статье российских авторов (Таипова и др., 2020). Эффективность составила 4 %.

Инструменты редактирования генома могут быть задействованы и для повышения эффективности генов у других сельскохозяйственных культур. Так, гены, кодирующие белки амаранта, были использованы для создания трансгенных растений картофеля, мягкой пшеницы и кукурузы. A. Raina и A. Datta (1992) сообщали об успешном молекулярном клонировании гена, кодирующего белок семян амаранта со сбалансированным аминокислотным составом *AmA1*. Позже группой индийских ученых данный

Таблица 2. Использование генетических технологий в изучении амаранта

Генетический материал	Цель исследования	Метод	Литературный источник
33 образца зерновых амарантов	Идентификация видов	RAPD	Transue et al., 1994
41 образец 4 видов амаранта	Идентификация видов	SNP	Maughan et al., 2011
348 образцов 37 видов	Оценка генетического разнообразия	SSR	Suresh et al., 2014
<i>A. hypochondriacus</i>	QTL-картирование	SNP	Lightfoot et al., 2017
18 образцов зерновых форм	Идентификация видов, уточнение филогении	RAPD, ISSR	Лиманская и др., 2017
30 образцов <i>Amaranthus</i> spp.	Анализ 15 фенотипических характеристик	RAPD	Oduwaye et al., 2019
188 образцов овощных, зерновых и сорных видов	GWAS-анализ морфологических признаков	SNP	Nguyen et al., 2019
<i>A. cruentus</i> cv Arusha	Изучение роли специфических генов в синтезе фитиновой кислоты	Сборка генома на уровне хромосом	Ma et al., 2021
188 образцов 18 видов амаранта	GWAS-анализ морфологических признаков, таких как «форма», «размер и цвет листа, стебля и соцветия»	SNP	Jamalluddin et al., 2022

ген был успешно внедрен в картофель, что привело к увеличению общего содержания белка в клубнях на 60 %. (Chakraborty et al., 2000). Примечательно, что трансгенный картофель отличался повышением активности фотосинтеза и увеличением листовой биомассы, что отразилось и на общей урожайности (Chakraborty et al., 2010).

Этот же ген амаранта был применен для трансформации мягкой пшеницы, что увеличило содержание незаменимых аминокислот, поскольку в мягкой пшенице наблюдается острый дефицит лизина, треонина и тирозина (Tamás et al., 2009). Ученые из мексиканского Центра перспективных исследований (Centro de Investigacin y de Estudios Avanzados del IPN) для трансформации генотипа тропической кукурузы использовали ДНК 11S глобулина *A. hypochondriacus*. Были получены трансгенные растения кукурузы, сверхэкспрессирующие ген 11S глобулина, кодирующего один из запасных белков семян амаранта. В результате в семенах кукурузы на 32 % увеличилось содержание общего белка (Rascón-Cruz et al., 2004).

Достижения в области генетической трансформации открывают возможность улучшить различные характеристики зернового амаранта посредством редактирования генома в ближайшем будущем.

Потенциал коллекции амаранта ВИР для селекции

В Госреестре РФ на 2023 г. зарегистрировано 35 сортов амаранта (Государственный реестр..., 2023). Среди них самый «старинный» сорт Чергинский датируется 1995 г. и относится к наиболее представленному кормовому направлению использования (всего 17 сортов). Зерновое направление включает 3 сорта, цветочно-декоративное – 10, овощное использование – 5. Можно отметить, что отечественные селекционные достижения по культуре недостаточны как по количеству, так и по разнообразию использования.

Уникальная коллекция амаранта ВИР, не имеющая аналогов в мире, на сегодняшний день включает 570 образцов из различных стран мира (рис. 2).

Первый образец Sirukeerai (*Amaranthus* sp., пк-1) поступил из питомника “Bangalore Nursery and Gardens” (Индия)

в 1955 г. В дальнейшем коллекция пополнялась местными сортами и дикими видами за счет многочисленных экспедиций, поступлений из научно-исследовательских институтов, ботанических садов, генбанков и селекционных станций всего мира. Наибольшее количество образцов было получено из Мексики, США, Германии, а также из Индии (рис. 3).

Восемьдесят процентов коллекции представлено видами *A. cruentus* (106 образцов), *A. hypochondriacus* (89 образцов), *A. caudatus* (88 образцов), *Amaranthus* sp. (86 образцов), *A. hybridus* (51 образец) и *A. tricolor* (41 образец) (рис. 4). Большинство видов в коллекции являются однодомными. К двудомным относятся образцы видов *A. tuberculatus* и *A. palmeri*.

При комплексном изучении коллекционных образцов амаранта в ВИР проводится оценка хозяйственно ценных признаков, включая биохимические показатели, морфологическое описание и определение направлений использования. Выделенные ценные биотипы группируются в признаковые коллекции. В результате многолетних исследований на основе коллекции амаранта ВИР сформированы группы с высокой урожайностью семян, листовой биомассы, с повышенным содержанием белка в семенах, низкорослые, скороспелые и холодостойкие, устойчивые к осыпанию семян, овощного и декоративного направления использования.

В ВИР проводится исследование аминокислотного состава листовой биомассы амаранта овощного и зернового направлений использования, а также диких видов. Так, в результате изучения коллекционных образцов 12 различных видов в листовой биомассе нами идентифицировано 18 свободных аминокислот, из которых 8 – незаменимые (Sokolova et al., 2021). В качестве источника высококалорийного аминокислотного состава зеленой биомассы выделен ряд образцов амаранта зернового направления использования: *A. caudatus*, *A. cruentus* и *A. hypochondriacus*. В исследовании было установлено, что сорные виды амаранта имеют значительный потенциал с точки зрения лечебного влияния на организм человека благодаря высокому содержанию в листьях фенольных компонентов и лизина. Так, был отмечен образец *A. bli-*



Рис. 2. Происхождение образцов амаранта коллекции ВИР.



Sirukeerai, *Amaranthus* sp.
(пк-1, Индия)



A. caudatus L.
(пк-146, Германия)



A. cruentus L.
(пк-94, США)



A. caudatus L.
(пк-150, Греция)



A. cruentus L.
(пк-218, Мексика)



A. cruentus L. 9/5
(пк-289, Мексика)



A. tricolor L.
(пк-321, Индия)



A. blitum L.
(пк-12, Индия)



Франт, *A. cruentus* L.
(пк-318, Россия)

Рис. 3. Образцы амаранта коллекции ВИР (фото сделаны на полях Пушкинских и Павловских лабораторий ВИР, Санкт-Петербург).

tum (синоним *A. lividus*) (пк-31, Индия) – лидер по содержанию аскорбиновой кислоты (90.2 мг/100 г), сахаров, органических кислот, фенольных соединений и жирных кислот, способный накапливать до 90.53 мг/100 г лизина, значительное количество тирозина, триптофана и цистина.

Одной из проблем при выращивании амаранта на территории РФ является его теплолюбивость. Оптимальная

температура прорастания семян составляет 20–25 °С (Конюков, Сергеева, 2011). Поэтому амарант может выращиваться в нашей стране в основном в южных регионах. В связи с этим существует необходимость в создании холодостойких сортов. В течение многих лет коллекция амаранта ВИР оценивается на холодостойкость в условиях Северо-Западного региона. Отбираются генотипы, харак-

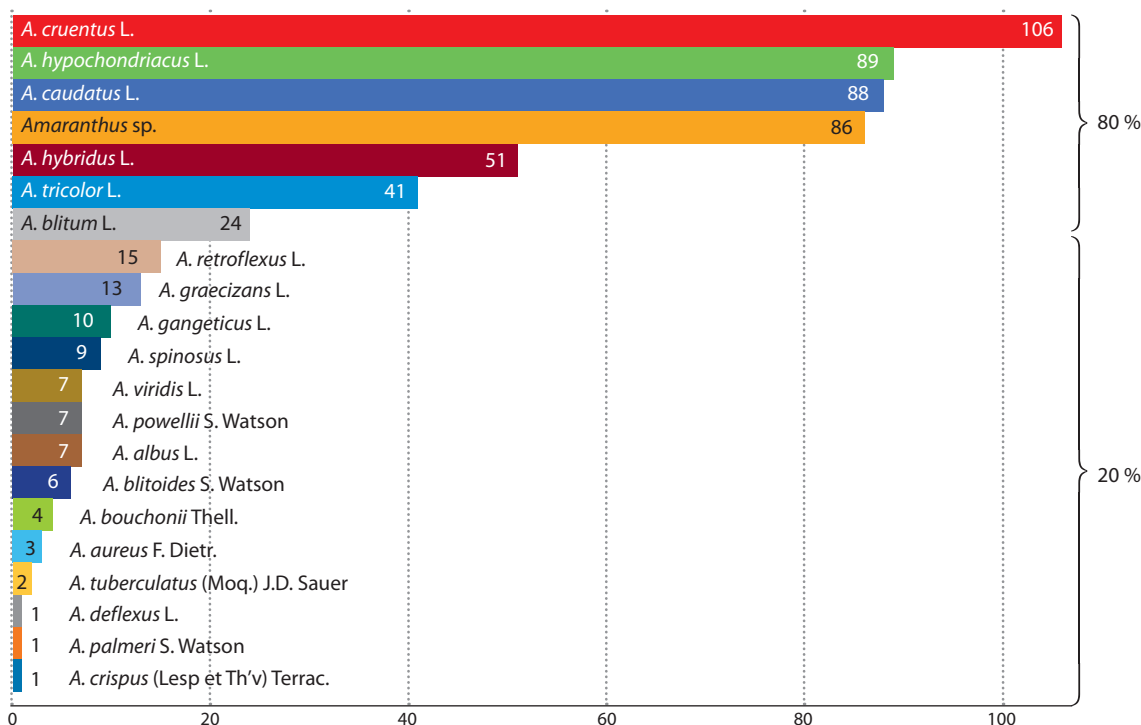


Рис. 4. Видовое разнообразие амаранта коллекции ВИР.

теризующиеся устойчивостью к пониженным температурам, способные за короткий период сформировать зрелые семена. Результатом этого направления селекционной работы служит созданный в ВИР сорт амаранта Франт, который может в условиях Ленинградской области за 90 дней формировать семена и давать три срезки зеленой массы для производства чая.

Заключение

Амарант в нашей стране стремительно набирает популярность, в последнее время ему уделяется пристальное внимание в сфере науки, медицины и производства. Это связано с разнообразным применением, уникальным биохимическим составом и терапевтическим потенциалом культуры. Широкий диапазон генетической изменчивости местных сортов некоторых видов амаранта открывает большие возможности для селекционного улучшения данной культуры как традиционными, так и современными методами.

Собранная в ВИР коллекция амаранта, имеющая почти 70-летнюю историю, уникальна по своему происхождению и разнообразию. В коллекции сформированы признаки группы по всем наиболее важным направлениям селекции. Генетическое разнообразие культуры является потенциалом для селекционного использования и активного изучения в свете современных знаний и технологий. В результате многолетнего всестороннего изучения коллекции выделены образцы, рекомендуемые для включения в селекционную работу. Следует отметить, что сохраняемый в ВИР генофонд амаранта способен предоставлять неограниченные возможности для селекции и восполнять нужды населения страны, обогащая питательный рацион продуктами из этой здоровой и полезной культуры.

Список литературы / References

- Гонор К.В., Погожева А.В., Дербенева С.А., Мальцев Г.Ю., Трушина Э.Н., Мустафина О.К. Влияние антиатерогенной диеты с применением масла амаранта на антиоксидантный и иммунный статус у больных ишемической болезнью сердца и гиперлипотеидемией. *Вопросы питания*. 2006;75(6):30-33 [Gonor K.V., Pogozheva A.V., Derbeneva S.A., Maltsev G.Yu., Trushina E.N., Mustaphina O.K. The influence of a diet with including amaranth oil antioxidant and immune status in patients with ischemic heart disease and hyperlipoproteidemia. *Voprosy Pitaniya = Problems of Nutrition*. 2006;75(6):30-33. (in Russian)]
- Государственный реестр селекционных достижений РФ, 2023. <https://gossortrf.ru/publication/reestry.php> (дата обращения: 24.04.2024)
- [State Register of Selection Achievements Admitted for Usage, 2023. <https://gossortrf.ru/publication/reestry.php> (date of access: 24.04.2024). (in Russian)]
- Кононков П.Ф., Сергеева В.А. Амарант – ценная овощная и кормовая культура многопланового использования. *Аграр. вестник Урала*. 2011;4:63-64 [Kononkov P.F., Sergeeva V.A. Amaranth – the valuable vegetable and forage crops multifaceted use. *Agrarnyy Vestnik Urala = Agrarian Bulletin of the Ural*. 2011;4:63-64 (in Russian)]
- Кононков П.Ф., Гинс В.К., Гинс М.С. Амарант – перспективная культура XXI века. М.:РУДН, 1999 [Kononkov P.F., Gins V.K., Gins M.S. Amaranth is a Promising Crop of the 21st Century. Moscow, RUDN University Publ., 1999 (in Russian)]
- Лиманская С.В., Мирошниченко Л.А., Гопций Т.И., Корнеева О.С. Полиморфизм RAPD- и ISSR-маркеров у зерновых видов амаранта. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(2): 189-197. DOI 10.18699/VJ17.236 [Lymanska S.V., Miroshnichenko L.A., Goptsiy T.I., Korneeva O.S. Polymorphism of RAPD and ISSR markers in grain amaranth species. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(2):189-197. DOI 10.18699/VJ17.236]

- Магомедов И.М., Чиркова Т.В. Амарант – прошлое, настоящее и будущее. *Усп. соврем. естествознания*. 2015;1:1108-1113 [Magomedov I.M., Chirkova T.V. Amaranth – past, present and future. *Uspekhi Sovremennogo Yestestvoznaniya = Advances in Current Natural Sciences*. 2015;1:1108-1113 (in Russian)]
- Магомедов И.М., Чиркова А.И., Чиркова Т.В. Роль биопептидов и антиоксидантов зерна амаранта для профилактики хронических заболеваний человека. *Практ. фитотерапия*. 2017;2:49-54 [Magomedov I.M., Chirkova A.I., Chirkova T.V. The role of biopeptides and antioxidants from amaranth grain in the prevention of chronic human diseases. *Prakticheskaya Fitoterapiya = Practical Phytotherapy*. 2017;2:49-54 (in Russian)]
- Патент, 2022. <https://gossortrf.ru/registry/gosudarstvennyy-reestr-selektionnykh-dostizheniy-dopushchennykh-k-ispolzovaniyutom-1-sorta-rasteni/frant-amarant-metelchaty/> (дата обращения: 11.04.2024)
- [Patent, 2022. <https://gossortrf.ru/registry/gosudarstvennyy-reestr-selektionnykh-dostizheniy-dopushchennykh-k-ispolzovaniyutom-1-sorta-rasteni/frant-amarant-metelchaty/> (date of access: 04.11.2024) (in Russian)]
- Таипова Р.М., Мусин Х.Г., Кулуев Б.Р. Агробактериальная трансформация эксплантов эпикотилей амаранта багряного *Amaranthus cruentus* L. *Журн. Сиб. федер. ун-та. Сер. Биология*. 2020; 13:179-187. DOI 10.17516/1997-1389-0292 [Taipova R.M., Musin K.G., Kuluev B.R. Agrobacterium-mediated transformation of *Amaranthus cruentus* L. epicotils. *Zhurnal Sibirskogo Federal'nogo Universiteta. Seriya: Biologiya = Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2020;13:179-187. DOI 10.17516/1997-1389-0292 (in Russian)]
- Таипова Р.М., Нестеров В.Н., Розенцвет О.А., Кулуев Б.Р. Изменения в содержании белков, липидов и состоянии антиоксидантной системы у мутантных форм амаранта *Amaranthus cruentus* L. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2022;183: 76-85. DOI 10.30901/2227-8834-2022-1-76-85 [Taipova R.M., Nesterov V.N., Rozentsvet O.A., Kuluev B.R. Changes in the content of proteins and lipids and in the state of the antioxidant system in mutant forms of *Amaranthus cruentus* L. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183:76-85. DOI 10.30901/2227-8834-2022-1-76-85 (in Russian)]
- Abbasi D., Rouzbehan Y., Rezaei J. Effect of harvest date and nitrogen fertilization rate on the nutritive value of amaranth forage (*Amaranthus hypochondriacus*). *Anim. Feed Sci. Technol. Animal*. 2012;171: 6-13. DOI 10.1016/j.anifeedsci.2011.09.014
- Akin-Idowu P., Gbadegesin M., Orkpeh U., Ibitoye D., Odunola O. Characterization of grain amaranth (*Amaranthus* spp.) germplasm in south west Nigeria using morphological, nutritional, and random amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis. *Resources*. 2016; 5(1):6. DOI 10.3390/resources5010006
- Arreguez G.A., Martínez J.G., Ponessa G. *Amaranthus hybridus* L. ssp. *hybridus* in an archaeological site from the initial mid-holocene in the southern argentinian Puna. *Quat. Int*. 2013;307:81-85. DOI 10.1016/j.quaint.2013.02.035
- Ayorinde F.O. Determination of fatty acid composition of *Amaranthus* species. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 1989;66:1812-1814
- Baltensperger D.D., Weber L.E., Nelson L.A. Registration of 'Plain-sman' grain amaranths. *Crop Sci*. 1992;32:1510-1511. DOI 10.2135/cropsci1992.0011183X003200060047x
- Behera B., Tripathy A., Patnaik S.N. Histological analysis of colchicine-induced deformities and cytochimeras in *Amaranthus caudatus* and *A. dubius*. *J. Heridity*. 1974;65:179-184
- Brenner D.M. Hybrid seeds for increased amaranth grain yield. *Legacy*. 1993;6:9-11
- Brenner D.M. Registration of DB 199313, cytoplasmic male sterile grain amaranth genetic stock. *J. Plant Regist.* 2019;13:251-253. DOI 10.3198/jpr2018.06.0042crgs
- Brenner D.M., Baltensperger D.D., Kulakow P.A., Lehmann J.W., Myers R.L., Slabbert M.M., Sleugh B.B. Genetic resources and breeding in *Amaranthus*. In: Janick J. (Ed.) *Plant Breeding Reviews*. Wiley, New York, 2000;19:227-285. DOI 10.1002/9780470650172.ch7
- Bressani R. Composition and nutritional properties of amaranth. In: Paredes-Lopez O. (Ed.). *Amaranth, Biology, Chemistry and Technology*. Chap. 10. Boca Raton: CRC Press, 1994. DOI 10.1201/9781351069601-10
- Chagaray A. Estudio de factibilidad del cultivo del amaranto. Dirección Provincial de programación del desarrollo Ministerio de producción y desarrollo Gobierno de la provincia de Catamarca. Catamarca, Argentina, 2005
- Chakraborty S., Chakraborty N., Datta A. Increased nutritive value of transgenic potato by expressing a nonallergenic seed albumin gene from *Amaranthus hypochondriacus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2000;97:3724-3729. DOI 10.1073/pnas.050012697
- Chakraborty S., Chakraborty N., Agrawal L., Ghosh S., Narula K., Shekhar S., Naikb P.S., Pandec P.C., Chakraborti S.K., Datta A. Next-generation protein-rich potato expressing the seed protein gene *AmA1* is a result of proteome rebalancing in transgenic tuber. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2010;107:17533-17538. DOI 10.1073/pnas.1006265107
- Cheeke P.R., Carlsson R., Kohler G.O. Nutritive value of leaf protein concentrates prepared from *Amaranthus* species. *Can. J. Anim. Sci.* 1981;61:199-204. DOI 10.4141/cjas81-026
- Cheng A., Mayes S., Dalle G., Demissew S., Massawe F. Diversifying crops for food and nutrition security – a case of teff. *Biol. Rev*. 2015;92:188-198. DOI 10.1111/brv.12225
- Costea M., Sanders A., Waines G. Preliminary results towards revision of the *Amaranthus* hybridus species complex (Amaranthaceae). *Sida*. 2001;19:931-974
- Covas G. Perspectivas del cultivo de los amarantos en la republica Argentina. 1993. <https://www.semanticscholar.org/paper/Perspectivas-del-cultivo-de-los-amarantos-en-la-Covas/c2d32274738dbf8eb28950d2f077f6809c3b132f>
- Das S. Taxonomical observation on the grain amaranths and new varieties of *Amaranthus cruentus* (Amaranthaceae). *Nord. J. Bot.* 2012; 30:412-420. DOI 10.1111/j.1756-1051.2011.01383.x
- Das S. *Amaranthus*: A Promising Crop of FUTURE. Springer, Singapore, 2016. DOI 10.1007/978-981-10-1469-7
- Dawson I.K., Park S.E., Attwood S.J., Jamnadass R., Powell W., Sunderland T., Carsan S. Contributions of biodiversity to the sustainable intensification of food production. *Global Food Secur.* 2019;21:23-37. DOI 10.1016/j.gfs.2019.07.002
- De Montellano B.R.O. *Aztec medicine, health, and nutrition*. Rutgers University Press, Great Britain, 1990
- Ebert A. Potential of underutilized traditional vegetables and legume crops to contribute to food and nutritional security, income and more sustainable production systems. *Sustainability*. 2014;6:319-335. DOI 10.3390/su6010319
- Espitia E. Amaranth germplasm development and agronomic studies in Mexico. *Food Rev. Int*. 1992;8:71-86. DOI 10.1080/87559129209540930
- Evon P., de Langalerie G., Labonne L., Merah O., Talou T., Ballas S., Véronèse T. Low-density insulation blocks and hardboards from amaranth (*Amaranthus cruentus*) Stems, a new perspective for building applications. *Coatings*. 2021;11:349. DOI 10.3390/coatings11030349
- Gajdošová A., Libiaková G., Fejér J. Improvement of selected *Amaranthus* cultivars by means of mutation induction and biotechnological approaches. 2007. In: Ochatt S., Mohan Jain S. (Eds.). *Breeding of Neglected and Under-utilized Crops, Spices and Herbs*. Edenbridge Ltd. USA, 2007;151-169
- Gamel T.H., Mesallam A.S., Damir A.A., Shekib L.A., Linsen J.P. Characterization of amaranth seed oils. *J. Food Lipids*. 2007;14: 323-334
- Gómez-Pando L.R., Eguiluz A., Jiménez J., Falconi J., Aguilar E., Shu Q. Barley (*Hordeum vulgare*) and kiwicha (*Amaranthus caudatus*) improvement by mutation induction in Peru. In: Shu Q.Y. (Ed.).

- Induced Plant Mutation in the Genomics Era. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 2009;330-332
- Greizerstein E.J., Poggio L. Estudios citogenetico de seis hibridos inter-especificos de *Amaranthus. Darwiniana*. 1992;31:159-165
- Greizerstein E.J., Poggio L. Meiotic studies of spontaneous hybrids of *Amaranthus*: genome analysis. *Plant Breed.* 1995;114:448-450
- Grobelnik-Mlakar S., Turinek M., Jakop M., Bavec M., Bavec F. Nutrition value and use of grain amaranth: potential future application in bread making. *Agricultura*. 2009;6:43-53
- Gudu S., Gupta V.K. Male-sterility in the grain amaranth (*Amaranthus hypochondriacus* ex-Nepal) variety Jumla. *Euphytica*. 1988;37:23-26. DOI 10.1007/BF00037218
- Hauptli H., Jain S.K. Biosystematics and agronomic potential of some weedy and cultivated amaranths. *Theor. Appl. Genet.* 1978;52:177-185. DOI 10.1007/bf00282575
- Hauptli H., Jain S. Genetic variation in outcrossing rate and correlated floral traits in a population of grain amaranth (*Amaranthus cruentus* L.). *Genetica*. 1985;66:21-27. DOI 10.1007/bf00123602
- He H.P., Corke H. Oil and squalene in *Amaranthus* grain and leaf. *J. Agric. Food Chem.* 2003;51:7913-7920. DOI 10.1021/jf030489q
- Huang Z.R., Lin Y.K., Fang J.Y. Biological and pharmacological activities of squalene and related compounds: potential uses in cosmetic dermatology. *Molecules*. 2009;14:540-554. DOI 10.3390/molecules14010540
- Jamalluddin N., Massawe F.J., Mayes S., Ho W.K., Symonds R.C. Genetic diversity analysis and marker-trait associations in *Amaranthus* species. *PLoS One*. 2022;17:0267752. DOI 10.1371/journal.pone.0267752
- Jofre-Garfias A.E., Villegas-Sepúlveda N., Cabrera-Ponce J.L., Adame-Alvarez R.M., Herrera-Estrella L., Simpson J. Agrobacterium-mediated transformation of *Amaranthus hypochondriacus*: light- and tissue-specific expression of a pea chlorophyll a/b-binding protein promoter. *Plant Cell Rep.* 1997;16:847-852. DOI 10.1007/s002990050332
- Joshi B.D., Rana R.S. Grain Amaranths: the Future Food Crops. New Delhi: National Bureau of Plant Genetic Resources, 1991
- Joshi B.D., Mehra K.L., Sharma S.D. Cultivation of grain amaranth in the north-western hills. *Indian Farming*. 1983;32:34-37
- Joshi D.C., Sood S., Hosahatti R., Kant L., Pattanayak A., Kumar A., Yadav D., Stetter M.G. From zero to hero: the past, present and future of grain amaranth breeding. *Theor. Appl. Genet.* 2018;131:1807-1823. DOI 10.1007/s00122-018-3138-y
- Kauffman C.S. Thoughts on the development of improved varieties of grain amaranth. In: Proceedings Third Amaranth Conference, Grain Amaranth: Expanding Consumption through Improved Cropping, Marketing and Crop Development. Rodale Press, USA, 1984
- Kauffman C.S. Realizing the potential of grain amaranth. *Food Rev. Int.* 1992;8:5-21. DOI 10.1080/87559129209540927
- Kauffman C.S., Weber L.E. Grain amaranth. In: Advances in New Crops. Portland: Timber Press, 1990;127-139
- Khoshoo T.N., Pal M. Cytogenetic pattern in *Amaranthus*. *Chromosomes Today*. 1972;3:259-267
- Khoury C.K., Bjorkman A.D., Dempewolf H., Ramirez-Villegas J., Guarino L., Jarvis A., Rieseberg L.H., Struiik P.C. Increasing homogeneity in global food supplies and the implications for food security. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2014;111:4001-4006. DOI 10.1073/pnas.1313490111
- Kpochemé A.O.E.K., Hotegni N.F., Missihoun A.A., Gnanvi B.N., Atou R., Wouyou A., Montcho D., Gandonou C.B., Agbangla C., Ahoton L. Morphological characterization of *Amaranthus cruentus* L. mutant lines derived from local and preferred *Amaranthus* cultivar. *Int. J. Biol. Chem. Sci.* 2022;16:1554-1569. DOI 10.4314/ijbcs.v16i4.16
- Lehmann J.W., Clark R.L., Frey K.J. Biomass heterosis and combining ability in interspecific and intraspecific matings of grain amaranths. *Crop Sci.* 1991;31:1111-1116. DOI 10.2135/cropsci1991.0011183x003100050004x
- Leon-Camacho M., Garcia-Gonzalez D.L., Aparicio R. A detailed and comprehensive study of amaranth (*Amaranthus cruentus* L.) oil fatty profile. *Eur. Food Res. Technol.* 2001;213:349-355. DOI 10.1007/s002170100340
- Lightfoot D.J., Jarvis D.E., Ramaraj T., Lee R., Jellen E.N., Maughan P.J. Single-molecule sequencing and Hi-C-based proximity-guided assembly of amaranth (*Amaranthus hypochondriacus*) chromosomes provide insights into genome evolution. *BMC Biology*. 2017;15:74. DOI 10.1186/s12915-017-0412-4
- Ma X., Vaistij F.E., Li Y., Van Rensburg W.S.J., Harvey S., Bairu M.W., Venter S.L., Mavengahama S., Ning Z., Graham I.A., Deynze A.V., Peer Y.V., Denby K.J. A chromosome-level *Amaranthus cruentus* genome assembly highlights gene family evolution and bio-synthetic gene clusters that may underpin the nutritional value of this traditional crop. *Plant J.* 2021;107:613-628. DOI 10.1111/tpj.15298
- Madhusoodanan K.J., Pal M. Autotetraploids in *Amaranthus tricolor* Linn. *Indian J. Genet.* 1984;44:181-185
- Mangelsdorf P.C. Genetic potentials for increasing yields of food crops and animals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1966;56:370-375. DOI 10.1073/pnas.56.2.370
- Maughan P., Smith S., Fairbanks D., Jellen E. Development, characterization, and linkage mapping of single nucleotide polymorphisms in the grain amaranths (*Amaranthus* sp.). *Plant Gen.* 2011;4:92. DOI 10.3835/plantgenome2010.12.0027
- Mayes S., Massawe F.J., Alderson P.G., Roberts J.A., Azam-Ali S.N., Hermann M. The potential for underutilized crops to improve security of food production. *J. Exp. Bot.* 2011;63:1075-1079. DOI 10.1093/jxb/err396
- Miettinen T.A., Vanhanen H. Serum concentration and metabolism of cholesterol during rapeseed oil and squalene feeding. *Am. J. Clin. Nutr.* 1994;59(2):356-363. DOI 10.1093/ajcn/59.2.356
- Mohindeen H.K., Irulappan I. Improvement in amaranths. In: Chadha K.L., Kalloo G. (Eds.) Advances in Horticulture: Vegetable Crops. New Delhi: Malhotra Publishing House, 1993
- Munusamy U., Abdullah S.N.A., Aziz M.A., Khazaai H. Female reproductive system of *Amaranthus* as the target for *Agrobacterium*-mediated transformation. *Adv. Biosci. Biotechnol.* 2013;4:188-192. DOI 10.4236/abb.2013.42027
- Murray M.J. The genetics of sex determination in the family Amaranthaceae. *Genetics*. 1940;25:409-431. DOI 10.1093/genetics/25.4.409
- Murugan S.B., Sathishkumar R. Establishment of high frequency callus induction and genetic transformation in neglected leafy vegetable *Amaranthus trisris*. *Austin J. Biotechnol. Bioeng.* 2016;3:1058
- Myers R.L., Putnam D.H. Growing grain amaranth as a specialty crop. Center for alternative crops and products, university of Minnesota. 1988. <https://conservancy.umn.edu/items/d6b7c0a1-6c3e-45a8-bf8d-08ab79a5cddb6> (date of access: 28.06.2024)
- Nguyen D.C., Tran D.S., Tran T.T.H., Ohsawa R., Yoshioka Y. Genetic diversity of leafy amaranth (*Amaranthus tricolor* L.) resources in Vietnam. *Breed. Sci.* 2019;69:640-650. DOI 10.1270/jsbbs.19050
- Oduwaye O.A., Ayo-Vaughan M.A., Porbeni J.B.O., Oyelakin O.O. Genetic diversity in Amaranth (*Amaranthus* spp.) based on phenotypic and RAPD markers. *Nigerian J. Biotechnol.* 2019;36:62-68. DOI 10.4314/njb.v36i1.9
- Pal A., Swain S.S., Das A.B., Mukherjee A.K., Chand P.K. Stable germ line transformation of a leafy vegetable crop amaranth (*Amaranthus tricolor* L.) mediated by *Agrobacterium tumefaciens*. *In Vitro Cell. Dev. Biol.-Plant.* 2013;49:114-128. DOI 10.1007/s11627-013-9489-9
- Palombini S.V., Claus T., Maruyama S.A., Gohara A.K., Souza A.H.P., Souza N.E., Visentainer J.V., Gomes S.T.M., Matsushita M. Evaluation of nutritional compounds in new amaranth and quinoa cultivars. *Food Sci. Technol.* 2013;33:339-344. DOI 10.1590/s0101-20612013005000051
- Pandey R.M., Pal M. Genetics of grain protein in *Amaranthus*. *Crop Improv.* 1985;12:55-58

- Peters I., Jain S. Genetics of grain amaranths. Gene-cytoplasmic male-sterility. *J. Heredity*. 1987;78:251-256. DOI 10.1093/oxfordjournals.jhered.a110377
- Raiger H.L., Bhandari D.C. Underutilized crops: varieties released in India. All India Coordinated Research Network on Underutilized Crops. New Delhi: NBPGR, 2012
- Raina A., Datta A. Molecular cloning of a gene encoding a seed-specific protein with nutritionally balanced amino acid composition from *Amaranthus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1992;89:11774-11778. DOI 10.1073/pnas.89.24.11774
- Ramdwar M.N., Chadee S.T., Stoute V.A. Estimating the potential consumption level of amaranth for food security initiatives in Trinidad, West Indies. *Cogent Food Agric*. 2017;3:1321475. DOI 10.1080/23311932.2017.1321475
- Rao C.V., Newmark H.L., Reddy B.S. Chemopreventive effect of squalene on colon cancer. *Carcinogenesis*. 1998;19:287-290. DOI 10.1093/carcin/19.2.287
- Rascón-Cruz Q., Sinagawa-García S., Osuna-Castro J.A., Bohorova N., Paredes-López O. Accumulation, assembly, and digestibility of amaranthin expressed in transgenic tropical maize. *Theor. Appl. Genet*. 2004;108:335-342. DOI 10.1007/s00122-003-1430-x
- Rezaei J., Rouzbehan Y., Fazaeli H. An assessment of digestibility and protein quality of the fresh and ensiled amaranth forage according to CNCPS. *Iranian J. Anim. Sci*. 2009;40:31-38
- Ruth O.N., Unathi K., Nomali N., Chinsamy M. Underutilization versus nutritional-nutraceutical potential of the *Amaranthus* food plant: a mini-review. *Appl. Sci*. 2021;11:6879. DOI 10.3390/app11156879
- Sauer J.D. The grain amaranths and their relatives: a revised taxonomic and geographic survey. *Ann. Mo. Bot. Gard*. 1967;54:103-137. DOI 10.2307/2394998
- Saunders R.M., Becker R. *Amaranthus*: a potential food and feed resource. In: Pomeranz Y. (Ed.) *Advances in Cereal Science and Technology*. St. Paul: American Association of Cereal Chemists, 1984; 357-396
- Schulz-Schaeffer J., Stallknecht G.F., Baldrige D.E., Larson R.A. Registration of Montana-3 grain amaranth germplasm. *Crop Sci*. 1989a;29:244-245
- Schulz-Schaeffer J., Webb D.M., Baldrige D.E., Stallknecht G.F., Larson R.A. Registration of Montana-5 grain amaranth germplasm. *Crop Sci*. 1989b;29:1581
- Schulz-Schaeffer J., Baldrige D.E., Bowman H.F., Stallknecht G.F., Larson R.A. Registration of 'Amont' grain amaranth. *Crop Sci*. 1991;31:482-483
- Shadi H., Rouzbehan Y., Rezaei J., Fazaeli H. Yield, chemical composition, fermentation characteristics, in vitro ruminal variables, and degradability of ensiled amaranth (*Amaranthus hypochondriacus*) cultivars compared with corn (*Zea mays*) silage. *Transl. Anim. Sci*. 2020;4:1-12. DOI 10.1093/tas/txaa180
- Shcherban A.B., Stasyuk A.I. Polymorphism of the squalene synthase gene (*SQS*) in different species of amaranth (*Amaranthus* L.). *Russ. J. Genet*. 2020;56:298-306. DOI 10.31857/S0016675820030145
- Singh A., Mahato A.K., Maurya A., Rajkumar S., Singh A.K., Bhardwaj R., Kaushik S.K., Kumar S., Gupta V., Singh K., Singh R. Amaranth Genomic Resource Database: an integrated database resource of Amaranth genes and genomics. *Front. Plant Sci*. 2023;14:1203855. DOI 10.3389/fpls.2023.1203855
- Sleugh B.B., Moore K.J., Brummer E.C., Knapp A.D., Russell J., Gibson L. Forage value of various amaranth species at different harvest dates. *Crop Sci*. 2021;41:466-472. DOI 10.2135/cropsci2001.412466x
- Smith M.E. The Aztecs. Blackwell, Oxford, 1996
- Smith T.J. Squalene: potential chemopreventive agent. *Expert Opin. Invest. Drugs*. 2000;9:1841-1848. DOI 10.1517/13543784.9.8.1841
- Sokolova D., Zvereva O., Shelenga T., Solovieva A. Comparative characteristics of the amino acid composition in amaranth accessions from the VIR collection. *Turk. J. Agric. For*. 2021;45:68-78. DOI 10.3906/tar-2007-7
- Soriano-Garcia M., Arias-Olguín I.I., Montes J.P.C., Ramirez D.G.R., Silvestre Mendoza Figueroa J., Flores-Valverde E., Rodriguez M.R.V. Nutritional functional value and therapeutic utilization of amaranth. *J. Analytical Pharm. Res*. 2018;7(5):596-600. DOI 10.15406/japlr.2018.07.00288
- Sreelathakumary I., Peter K.V. Amaranth-*Amaranthus* spp. In: Kallio G., Bergh B.O. (Eds.) *Genetic Improvement of Vegetable Crops*. Oxford: Pergamon Press, 1993; 315-323
- Stallknecht G.F., Schulz-Schaeffer J.R. Amaranth rediscovered. In: Janick J., Simon J.E. (Eds.) *New Crops*. New York: Wiley, 1993
- Stetter M.G., Zeitler L., Steinhaus A., Kroener K., Biljecki M., Schmid K.J. Crossing methods and cultivation conditions for rapid production of segregating populations in three grain amaranth species. *Front. Plant Sci*. 2016;7:816. DOI 10.3389/fpls.2016.00816
- Sun Y., Yue S. Research on polyploid grain amaranth – a preliminary study on selection of grain amaranth with character of bigger seed (in Chinese). In: Yue S. (Ed.) *The Research and Development of Grain Amaranth in China*. Beijing, China, 1993
- Sun G.Q., Ma J., Du W., Wang Y., Li S.L., Xiong Y., Yu X., Lei X., Yabin M.L. Effects of dietary supplementation of *Amaranthus hypochondriacus* L. on Ruminant fermentation, blood indicators and performance of dairy cows. *Chin. J. Animal Nutr*. 2017;29:1652-1660
- Suresh S., Chung J.-W., Cho G.-T., Sung J.-S., Park J.-H., Gwang J.-G., Baek H.-J. Analysis of molecular genetic diversity and population structure in *Amaranthus* germplasm using SSR markers. *Plant Biosyst. – Int. J. Dealing Aspects Plant Biosyst*. 2014;148:635-644. DOI 10.1080/11263504.2013.788095
- Tamás C., Kisgyörgy B.N., Rakszegi M., Wilkinson M.D., Yang M.-S., Láng L., Tamas L., Bedó Z. Transgenic approach to improve wheat (*Triticum aestivum* L.) nutritional quality. *Plant Cell Rep*. 2009;28:1085-1094. DOI 10.1007/s00299-009-0716-0
- Tang Y., Tsao R. Phytochemicals in quinoa and amaranth grains and their antioxidant, anti-inflammatory, and potential health beneficial effects: A review. *Mol. Nutr. Food Res*. 2017;61:1600767. DOI 10.1002/mnfr.201600767
- Teutonico R.A., Knorr D. Amaranth: composition, properties and applications of a rediscovered food crop. *Food Technol*. 1985;1:49-60
- Transue D.K., Fairbanks D.J., Robison L.R., Andersen W.R. Species identification by RAPD analysis of grain amaranth genetic resources. *Crop Sci*. 1994;34:1385. DOI 10.2135/cropsci1994.0011183x003400050044x
- Venskutonis P.R., Kraujalis P. Nutritional components of amaranth seeds and vegetables: A review on composition, properties, and uses. *Compr. Rev. Food Sci. Food Saf*. 2013;12:381-412. DOI 10.1111/1541-4337.12021

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 08.05.2024. После доработки 30.07.2024. Принята к публикации 31.07.2024.