

Физиолого-биохимические и генетические основы селекции амаранта (*Amaranthus* L.) для пищевых и кормовых целей (обзор)

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-213-221

УДК 575.2:582.542.1

Поступление/Received: 02.07.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020



Physiological, biochemical and genetic bases of amaranth (*Amaranthus* L.) breeding for food and feed purposes (a review)

А. Б. ЩЕРБАНЬ

A. B. SHCHERBAN

Федеральный исследовательский центр
Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения РАН,
630090 Россия, г. Новосибирск,
пр. Академика Лаврентьева, 10
✉ atos@bionet.nsc.ru

Institute of Cytology and Genetics,
Siberian Branch of the RAS,
10 Lavrentyeva Ave.,
Novosibirsk 630090, Russia
✉ atos@bionet.nsc.ru

В обзоре дана характеристика перспективной для всего мира сельскохозяйственной культуры – амаранта. Эта культура имеет длительную историю; у ацтеков и инков она была одной из важнейших зерновых культур, наряду с кукурузой. Однако, в отличие от последней, амарант потерял свое пищевое значение, будучи завезенным в Европу. Лишь в XX веке, во многом благодаря Н. И. Вавилову, амарантом всерьез заинтересовались как пищевой и кормовой культурой. Амарант – растение уникальное по своим питательным свойствам. Он имеет высокое содержание белка, насыщенного незаменимыми аминокислотами (лизин), а также большое количество биологически активных веществ: витамин С, амарантин, рутин, каротиноиды и др. Особую ценность представляет зерновое масло, насыщенное липидными соединениями, такими как сквален, витамин Е, фитостеролы, жирные кислоты. Эти липидные вещества имеют ряд важных с точки зрения функционального питания свойств: как природные антиоксиданты они связывают свободные радикалы, нормализуют липидный обмен, способствуют снижению уровня холестерина в крови. Основное внимание в обзоре сосредоточено на генах, определяющих содержание основных ценных биохимических компонентов: сквалена, аскорбиновой кислоты и лизина. Генетические пути, контролирующие биосинтез этих компонентов, подробно изучены на модельных растительных объектах. Наличие полной геномной последовательности амаранта *Amaranthus hypochondriacus* L. дает возможность идентифицировать в ее составе ортологи ключевых генов биосинтеза. На данный момент у амаранта идентифицирована лишь небольшая часть генов, включая ген сквален-синтазы (*SQS*), ген синтеза аскорбиновой кислоты *VTC2*, а также ключевые гены синтеза лизина – *AK* и *DHDPS*. В статье обсуждаются перспективы и направления маркер-ориентированной селекции этой культуры, а также сложности ее систематики и генотипирования, которые предстоит преодолеть для успешного решения селекционных задач.

Ключевые слова: гены биосинтеза, сквален, сквален-синтаза, белок, лизин, аскорбиновая кислота, маркер-ориентированная селекция.

The review gives an insight into amaranth, a very promising crop for the whole world. This crop has a long history dating back to the days of the Aztecs and Incas, for whom it was one of the most important crops, along with corn. However, unlike the latter, amaranth lost its nutritional value after being introduced into Europe. Only in the 20th century, largely thanks to Nikolai Vavilov, amaranth attracted great interest as a food and feed crop. Amaranth is a plant unique in its nutritional properties. It is characterized by a high content of protein saturated with essential amino acids, especially lysine, and a large number of bioactive compounds, such as vitamin C, amaranthine, rutin, carotenoids, etc. Of particular value is grain oil saturated with various lipid compounds: squalene, vitamin E, phytosterols, and fatty acids. These lipid compounds have a number of important properties from the point of view of functional nutrition: as natural antioxidants they bind free radicals, normalize lipid metabolism, and help to decrease blood cholesterol levels. The review focuses on genes that determine the content of the main, valuable biochemical components: squalene, vitamin C, and lysine. The genetic pathways that control the biosynthesis of these components have been studied in detail in various model plant objects. The presence of the complete genomic sequence of *Amaranthus hypochondriacus* L. makes it possible to identify orthologs of key biosynthetic genes. At the moment, only few genes in amaranth have been identified, including the squalene synthase (*SQS*) gene, the *VTC2* ascorbic acid synthesis gene, and the key genes for lysine synthesis – *AK* and *DHDPS*. The article discusses the prospects and trends of marker-assisted selection of this crop as well as the difficulties of its systematization and genotyping, which have to be overcome to successfully solve plant breeding problems.

Key words: biosynthesis genes, squalene, squalene synthase, protein, lysine, ascorbic acid, marker-assisted selection.

Введение

Амарант (*Amaranthus* L.) относится к классу двудольных, семейству Амарантовые (*Amaranthaceae*), к которому также принадлежат шпинат (*Spinacia oleracea* L.), и сахарная свекла (*Beta vulgaris* L. subsp. *vulgaris*). Центром происхождения рода являются Южная и Центральная Америка, но в настоящее время виды амаранта широко распространены во всех регионах мира с тропическим и умеренным климатом. В переводе с греческого амарант означает «бессмертный». Восемь тысяч лет назад эта древнейшая культура занимала одно из лидирующих мест, наряду с кукурузой и бобовыми, в рационе индейцев Южной Америки – ацтеков и инков (Kauffman, Weber, 1990). Кроме того, это растение почиталось индейцами как священное и использовалось в культовых ритуалах. По этой причине испанские колонизаторы, силой насаждая католичество, уничтожали посевы амаранта. Это объясняет почему, в отличие от других культур, амарант не получил распространения в Европе и длительное время возделывался только как декоративное растение. В России амарант был известен как сорняк под названием «щирица». Лишь в 30-х годах прошлого века академик Н. И. Вавилов заинтересовался этой культурой и привез во Всесоюзный институт растениеводства (ВИР) большую коллекцию амаранта из Южной Америки. Он и его сотрудники дали высокую оценку кормовым качествам амаранта и строили планы по его интродукции в сельское хозяйство. К сожалению, эти планы не осуществились в связи с гибелью Н. И. Вавилова. Лишь в конце XX века интерес к амаранту снова возник в разных странах мира, и даже ЮНЕСКО объявила амарант «культурой XXI века». Однако следует признать, что сложности агротехники и переработки сырья пока не позволяют амаранту занять достойное место в сельскохозяйственном производстве.

Возрождение интереса к амаранту во многом связано с работами по изучению механизма C4-фотосинтеза, который присущ амаранту как представителю «аспартатной» подгруппы C4-растений (Wang et al., 1992). Растения, относящиеся к C4-типу (кукуруза, сорго, просо, сахарный тростник), характеризуются ускоренной фиксацией диоксида углерода, быстрым ростом, повышенной продуктивностью (Wang et al., 2012). В отличие от растений C3-типа, они лучше адаптируются к неблагоприятным факторам, таким как засуха, засоленность почвы и др. (Wang, Nii, 2000; Mlakar et al., 2012; Lavini et al., 2016). Из кормовых растений соперником амаранта по урожайности является только кукуруза – важная кормовая культура, однако, наивысшая продуктивность амаранта достигается в условиях теплого климата при оптимальной температуре 25–35°C (Zheleznov et al., 2009).

Амарант – растение уникальное по своим питательным свойствам, благодаря которым он рассматривается в качестве важного элемента функционального питания человека (Venskutonis, Kraujalis, 2013; Kononkov et al., 2018). По содержанию белка он уступает только бобовым, при этом белок амаранта насыщен незаменимыми аминокислотами, в особенности лизином. По своей биологической ценности, составляющей 75% относительно идеального белка, белок амаранта превосходит многие культурные растения и близок белку коровьего молока (72%) (Kononkov et al., 2018). Наряду с высококачественным белком, амарант содержит большое количество био-

логически активных веществ (БАВ): витамины А, В, С, амарантин, рутин, каротиноиды. Особую ценность представляет зерновое масло, насыщенное различными липидными соединениями: скваленом, токоферолами (витамин Е), фитостеролами, жирными кислотами (омега-3-линоленовая кислота), фосфолипидами. Эти липидные вещества имеют ряд важных с точки зрения функционального питания свойств: как природные антиоксиданты они связывают свободные радикалы, нормализуют липидный обмен, способствуют снижению уровня холестерина в крови (Martirosyan et al., 2007).

Амарант – сложный объект для систематики

Род *Amaranthus* включает около 75 видов (вопрос дискуссионный) и является одним из наиболее сложных в таксономическом отношении в семействе *Amaranthaceae* (Zheleznov et al., 2009). Амарант имеет широкий спектр морфологического разнообразия – как межвидового, так и внутривидового. Во многом это обусловлено тем, что для него характерны перекрестное опыление и способность образовывать гибриды, включая межвидовые. Отсутствие четких морфологических критериев для идентификации отдельных видов существенно затрудняет процессы селекции и интродукции амаранта. Поэтому, перед проведением генетического анализа требуется предварительная работа по точной идентификации растительного материала. Особенно это касается коллекции ВИР (ныне Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова), большая часть которой была создана и систематизирована еще во времена Вавилова. Такая ресистематизация и генотипирование в случае амаранта должны быть осуществлены с использованием всего комплекса как фенотипических, так и современных цитологических и молекулярно-генетических подходов.

Анализ кариотипов амаранта показал, что хромосомный набор большинства культурных видов является идентичным ($2n = 32$), за исключением *A. cruentus* L. ($2n = 34$) (Pal et al., 1982; Bonasora et al., 2013). Кариотипические исследования затруднительны из-за малого размера хромосом, что усложняет описание их морфологии. Наилучшие результаты по выявлению как межвидового, так и внутривидового полиморфизма были получены с помощью флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) с зондами 5S и 35S рибосомальной ДНК (рДНК) в сочетании с DAPI-СМА3-окраской (Kolano et al., 2013). Однако данный метод не позволяет точно идентифицировать отдельные виды из-за вариабельности сайтов локализации рДНК.

В ряде работ были предприняты попытки использования для идентификации видов амаранта молекулярных маркеров, таких как простые повторяющиеся последовательности (SSR) (Suresh et al., 2014), ПЦР-РФЛП (маркеры на основе сочетания методов ПЦР и рестрикционной обработки) (Park, Nishikawa, 2012; Park et al., 2014), одноклеточные полиморфизмы (SNP) (Maughan et al., 2009; 2011), маркеры хлоропластной ДНК (Chaney et al., 2016). Предложенные на их основе схемы филогении зачастую противоречили друг другу. Тем не менее, исходя из совокупности морфологических и молекулярных данных, общепринятой на данный момент является схема, согласно которой род *Amaranthus* делится на 3 подрода: *Amaranthus*, *Albersia* и *Acnida* (Mosyakin, Robertson, 1996); при этом первые два подрода включают виды культурного амаранта зернового и овощного направлений селек-

ции соответственно (Xu, Sun, 2001). Подрод *Amaranthus* содержит три вида псевдозлаковых (незлаковые растения, семена которых используются в хлебопекарном производстве): *A. caudatus* L., *A. cruentus* L. и *A. hypochondriacus* L. Преобладающая часть видов амаранта на сегодняшний день имеет широкий ареал, охватывающий различные континенты. Это касается как возделываемых видов, так и сорных, распространяющихся естественным путем. В России наибольшее распространение получила щирица запрокинутая *A. retroflexus* L. – весьма агрессивный сорняк, устойчивый к засухе и морозам, семена которого могут сохранять всхожесть в течение десятков лет (Zheleznov et al., 2009).

Гены биосинтеза сквалена

Сквален $C_{30}H_{50}$ относится к углеводородам тритерпенового ряда природного происхождения. Он принадлежит к группе каротиноидов и играет в живом организме роль регулятора липидного обмена, являясь предшественником витамина D, стерина (стеролов), стероидных гормонов (Liao et al., 2016). Сквален всегда обнаруживается в выделениях сальных желез подкожной клетчатки человека, выполняя защитную и регенерирующую функции в поврежденных участках кожи (Huang et al., 2009). Как мощный антиоксидант, нейтрализующий активный кислород в тканях, а также иммуномодулятор он может использоваться в комплексной терапии целого ряда за-

болеваний, включая диабет, сердечно-сосудистые заболевания, рак (Miettinen, Vanhanen, 1994; Rao, Newmark, 1998; Smith, 2000).

У животных, включая человека, сквален синтезируется в печени как предшественник в процессе синтеза холестерина. В настоящее время сырьем для получения сквалена является печень акул и китов, где он содержится в очень высокой концентрации (60–90%) (Catchpole et al., 1997). Столь высокая концентрация объясняется адаптацией организма к условиям гипоксии, поскольку сквален является переносчиком кислорода. В связи с задачей сохранения численности этих морских животных возникает необходимость поиска альтернативных источников сквалена, и в качестве такого источника наиболее перспективным является масло из семян амаранта, содержащее 2,2–10,0% данного вещества (He, Corke, 2003; Zheleznov et al., 2009). Все другие растительные масла, включая коммерческие: оливковое, масло подсолнечника, хлопковое, содержат существенно меньшее количество сквалена – от 0,01 до 0,40% (Becker, 1994).

Биосинтез сквалена у растений *de novo* изучен достаточно подробно (Spanova, Daum, 2011). Он синтезируется в цитозоле из мевалоновой кислоты в результате каскада химических реакций, известного как мевалонатный путь (MVA-путь). Последняя реакция – конденсация двух молекул фарнезилпирофосфата с образованием одной молекулы сквалена – катализируется ферментом сквален-синтазой (SQS) (рисунк, А). В исследованиях на ра-

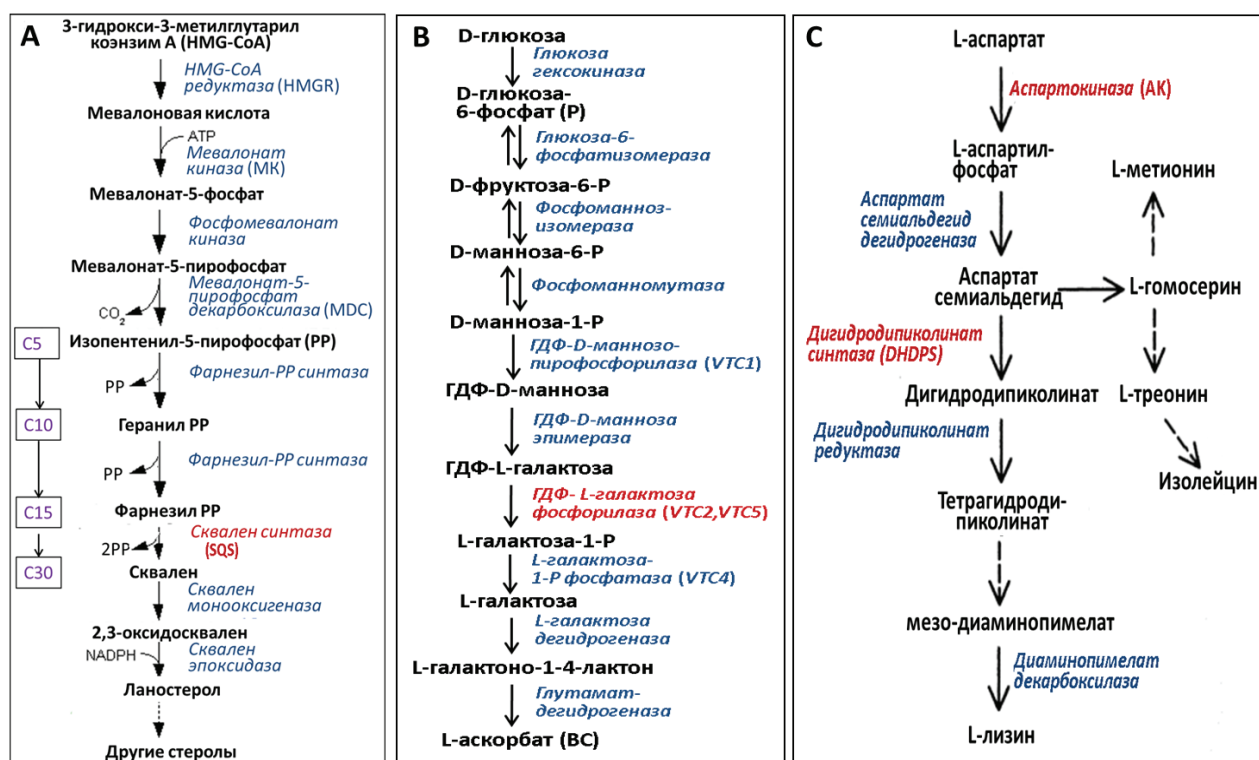


Рисунок. Пути биосинтеза наиболее ценных биохимических компонентов амаранта:

А – схема биосинтеза сквалена (обозначения C5, C10, C15, C30 – количество атомов углерода в структуре вещества); **В** – схема L-галактозного пути биосинтеза аскорбиновой кислоты; **С** – схема DAP-пути синтеза лизина. В скобках указаны соответствующие гены (там, где они известны). Красным выделены ключевые ферменты биосинтеза. Прерывистые стрелки отмечают пропущенные стадии биосинтеза

Figure. Pathways of biosynthesis for the most valuable biochemical components in amaranth:

A – scheme of squalene biosynthesis (designations C5, C10, C15 and C30 mean the number of carbon atoms in the structure of the compound); **B** – scheme of the L-galactose pathway of biosynthesis for ascorbic acid; **C** – diagram of the DAP pathway for lysine synthesis. The corresponding genes (where known) are parentized. Key biosynthetic enzymes are highlighted in red. Dashed arrows indicate missing steps in biosynthesis

де растений, включая арабидопсис *Arabidopsis thaliana* L. и табак *Nicotiana tabacum* L., было показано, что именно этот фермент является ключевым регулятором концентрации сквалена, а также его производных – стеролов – в клетке (Nakashima et al., 1995; Devarenne et al., 2002). Интересно, что регуляция действия сквален-синтазы может осуществляться на разных уровнях: пост-трансляционном, а также на уровне транскрипции гена, кодирующего *SQS*, в зависимости от типа клеток и внешних факторов. Так, первый механизм был обнаружен в клетках суспензионной культуры табака под действием грибных элиситоров, тогда как второй более характерен для развивающихся клеток *in vivo* (Devarenne et al., 2002). При этом была установлена роль регуляторных элементов промотора *SQS*-гена в модуляции уровня м-РНК и активности фермента.

На данный момент известна только одна работа, посвященная анализу *SQS*-гена у амаранта *A. cruentus* (Park et al., 2016). В этой работе на основе секвенирования кДНК была установлена нуклеотидная последовательность гена, состоящая из 13 экзонов и кодирующая белок длиной 416 аминокислот. Как и у других видов растений, этот белок содержит пять консервативных доменов, формирующих активный центр. Геном амаранта содержит одну копию *SQS*-гена. Минимальный уровень транскрипции гена наблюдался в листьях, максимальный – в стеблях и корнях. Экспрессия гена в ткани развивающихся семян линейно возрастала, достигая максимума на среднепоздней стадии.

Кроме *SQS*-гена, в регуляции содержания сквалена могут участвовать и другие структурные гены биосинтеза. Так, концентрация сквалена, а также его производных – стеролов, может зависеть от количества предшественника – мевалоната. Синтез последнего катализируется ферментом 3-гидрокси-3-метилглутарил-КоА-редуктазой (*HMGR*) (см. рисунок, А). Сверхэкспрессия *HMGR*-гена приводила к повышению содержанию стеролов у некоторых растений (Harker et al., 2003; Li et al., 2014). Более того, как и в случае сквален-синтазы, активность *HMGR* регулируется на транскрипционном и пост-трансляционном уровнях (Hemmerlin, 2013).

В сортах торреи крупной (или китайского мускатного тиса) – *Torreya grandis* Fortune ex Lindl. – с высоким содержанием сквалена сравнительный анализ транскриптомов выявил повышение уровня экспрессии, наряду с *HMGR*-геном, также двух других генов, контролирующих ранние стадии МВА-пути: *MK* и *MDC* (см. рисунок, А). В этой же работе были установлены 2 гена неканонического, метил-D-эритритол-4-фосфат-зависимого пути синтеза (МЕР-путь), изменение экспрессии которых может вносить вклад в регуляцию содержания сквалена и его производных (Suo et al., 2019).

Гены биосинтеза аскорбиновой кислоты

Л-аскорбиновая кислота или витамин С (ВС) – наиболее распространенное БАВ в клетках растений и животных, имеющее разнообразные функции в клеточном метаболизме (Smirnoff, Wheeler, 2000). Во-первых, ВС служит предшественником многих соединений и кофактором как минимум восьми ферментативных реакций, в том числе реакций синтеза коллагена, недостаток которого является одним из симптомов цинги. Во-вторых, он является мощным антиоксидантом, действующим во всех клеточных структурах, где формируются активные формы кислорода. В организме человека ВС не синтези-

руется, поэтому он вынужден получать его с пищей. У растений ВС синтезируется в листьях, откуда по флоэме транспортируется в другие органы. По содержанию ВС амарант близок к традиционным овощным культурам: луку, белокочанной капусте, картофелю (Zheleznov et al., 2009).

Растения, в отличие от животных, имеют свой специфический путь синтеза ВС, включающий 10 ферментативных реакций (Wheeler et al., 1998). Субстратом для данного пути служит D-глюкоза, промежуточными продуктами – ГДФ-D-манноза и ГДФ-L-галактоза. В настоящий момент известны все ферменты, катализирующие биохимические этапы синтеза ВС и кодирующие их гены (см. рисунок, В). Был идентифицирован ген *VTC1* (Vitamin C1), кодирующий ГДФ-D-маннозопирофосфорилазу, которая катализирует превращение D-маннозы 1-фосфата в ГДФ-D-маннозу (Conklin et al., 1999). Было показано на разных растениях, что мутации в данном гене приводят к снижению концентрации ВС, а уровень мРНК гена и соответствующего фермента коррелируют с этой концентрацией (Conklin et al., 1996; Keller et al., 1999; Badejo et al., 2008). Ген *VTC4* кодирует фермент L-галактоза-1-П-фосфатазу, катализирующий превращение L-галактоза-1-фосфата в L-галактозу (см. рисунок, В). Однако растения арабидопсиса с инактивированным геном *VTC4* имели лишь частичный дефицит ВС, что предполагает участие других генов в контроле содержания ВС (Conklin et al., 2006). Судя по всему, этапы синтеза, контролируемые генами *VTC1* и *VTC4*, не являются ключевыми, хотя и могут оказывать некоторое влияние на конечную концентрацию ВС в тканях растения.

В настоящее время установлен ключевой фермент биосинтеза ВС, катализирующий преобразование ГДФ-L-галактозы в L-галактозу-1-П (см. рисунок, В). Это фермент ГДФ-L-галактоза фосфорилаза, кодируемый двумя генами: *VTC2* и *VTC5*. Впервые генетический локус, контролирующий данную стадию биосинтеза, был картирован у арабидопсиса с использованием мутантов, имеющих дефицит витамина С (Conklin et al., 2000). На основании целого ряда генетических экспериментов было установлено, что один из генов этого локуса – *VTC2* – кодирует вышеуказанный фермент (Laing et al., 2007). Вскоре в геноме арабидопсиса был идентифицирован второй ген – *VTC5*, продукт которого по своей структуре, функциональным свойствам, специфичности экспрессии в тканях был весьма сходен с продуктом гена *VTC2* (Dowdle et al., 2007). Двойные мутанты по обоим генам прекращали рост на самых ранних стадиях развития, однако после добавления в среду L-галактозы или ВС рост восстанавливался. Установлена повышенная экспрессия генов *VTC2* и *VTC5* и увеличение активности соответствующего фермента под действием света, а также влияние циркадного ритма на уровень экспрессии этих генов (Yabuta et al., 2007; Müller-Moulé et al., 2008). Таким образом, было показано, что L-галактозный путь является основным источником ВС, а гены – паралоги *VTC2* и *VTC5* – играют существенную роль в регуляции синтеза этого важнейшего метаболита.

У амаранта было проведено выделение и анализ первичной структуры фрагмента кодирующей последовательности гена *VTC2* из 12 видов, отличающихся по содержанию ВС (Torres Miño, 2015). Это позволило выявить отдельные замещения аминокислот, которые могут служить маркерами растений амаранта с различной продукцией ВС и в случае успешной верификации использоваться для маркер-ориентированной селекции.

Гены синтеза лизина

L-Лизин (Lys или K) относится к незаменимым α-аминокислотам, которые человек получает с пищей. Он является необходимым компонентом всех белков в организме, играет важную роль в абсорбции кальция, в увеличении мышечной массы, в процессах посттравматической регенерации и восстановления, а также в синтезе ферментов, гормонов и антител (Tome, Bos, 2007). Лизин – важнейший элемент животных кормов, поскольку он является лимитирующей аминокислотой. Содержание лизина у амаранта в 2-3 раза выше, чем у пшеницы, кукурузы, риса (Zhelezov et al., 2009).

У растений лизин образуется из аспарагиновой кислоты через промежуточный продукт – диаминопимелиновую кислоту (DAP-путь) (Velasco et al., 2002) (см. рисунок, С). Первые 2 стадии: фосфорилирование L-аспарагиновой кислоты с образованием L-аспартил-4-фосфата и восстановление аспартилфосфата до аспартил-4-семиальдегида, являются общими также для биосинтеза трех других незаменимых аминокислот (треонина, изолейцина и метионина). Последующая реакция взаимодействия пирувата и аспартил-4-семиальдегида с образованием дигидродипиколината является первой реакцией, специфической для биосинтеза лизина. Ключевыми генами, определяющими концентрацию лизина у растений, являются гены: аспартат-киназы (AK) – основного фермента синтеза аминокислот «аспартатной группы» (лизина, метионина и треонина) и дигидродипиколонат синтазы (DHDPS). Реакция, катализируемая последним ферментом, представляет первичную точку регуляции во всем пути биосинтеза, так как активность DHDPS по механизму обратной связи ингибируется лизином (Galili, 1995).

У арабидопсиса были подробно исследованы паттерны экспрессии генов AK и DHDPS в различных тканях растения, а также под воздействием внешних факторов (Vauterin et al., 1999; Zhu-Shimoni et al., 1997). Оба гена активно экспрессируются в развивающихся проростках, активно делящихся тканях корней, побегов, развивающихся органах цветков и зародышей. Так же сходно реагируют эти гены увеличением уровня экспрессии на действие света. Все это указывает на скоординированный характер экспрессии генов, кодирующих данные ферменты биосинтеза лизина и других аминокислот аспартатной группы.

Генетические манипуляции, позволяющие модулировать активность вышеуказанных ключевых ферментов синтеза лизина, неоднократно использовались для улучшения качества растительной продукции. Так, в ряде работ увеличение концентрации свободного лизина в различных тканях растений достигалось через экспрессию бактериальных генов AK и DHDPS, нечувствительных к ингибированию лизином. Такие трансгенные растения были получены у табака (Kwon et al., 1995), сои *Glycine max* (L.) Merr. (Falco et al., 1995), картофеля *Solanum tuberosum* L. (Perl et al., 1992), ячменя *Hordeum vulgare* L. (Brinch-Pedersen et al., 1996), кукурузы *Zea mays* L. (Dizigan et al., 2007).

Полный анализ генома и транскриптома арабидопсиса *A. hypochondriacus* позволил идентифицировать все гены аспартатного пути биосинтеза, включая ключевые AK и DHDPS (Sunil et al., 2014). В отличие от арабидопсиса, у которого имеются три изоформы AK, у амаранта присутствует только один ген и соответствующий изофермент; при этом, так же как у арабидопсиса, имеются два гена, кодирующих DHDPS. Анализ экспрессии выявил

значительное увеличение уровня экспрессии генов *DH-DPS* в зерновой ткани, что коррелирует с высоким содержанием в этой ткани свободного лизина (Sunil et al., 2014). Что касается гена AK, то не была установлена корреляция его экспрессии с содержанием лизина. На основании этого авторы предполагают, что основным регулятором содержания лизина у зернового амаранта является ген *DHDPS*.

Другие полезные вещества амаранта

Важным компонентом амаранта является амарантин – пигмент, обуславливающий специфическую фиолетово-красную окраску растений и соцветий амаранта (Zhelezov et al., 2009). Он относится к группе беталаинов – большой группе растительных пигментов, наряду с антоцианами и каротиноидами (Stafford, 1994). Амарантин участвует в окислительно-восстановительных реакциях фотосинтеза, и его содержание изменяется в зависимости от условий выращивания и видовой принадлежности (Kononkov et al., 2018). Все беталаины проявляют сильную антиоксидантную активность (Wybraniec et al., 2011), вовлекаются в реакцию растений на стресс и внешние стимулы (Jain et al., 2015; Polturak et al., 2017), а также служат для привлечения насекомых-опылителей (Gandia-Herrero et al., 2005). Эти пигменты используются в пищевой промышленности в качестве природных красителей, нетоксичных для человека. Путь биосинтеза амарантина подробно изучен, и установлен основной ген – ген амарантин синтазы (*CqAmaSy1*), который был проанализирован у близкого амаранту вида *Chenopodium quinoa* Willd. (киноа) (Imamura et al., 2019). Были также идентифицированы пять генов биосинтеза беталаинов: *AmaTyDC* (DOPA декарбоксилаза), *AmaDODA* (4,5-DOPA экстрадиол диоксигеназа), *AmaB5-GT* (5-O-глюкозилтрансфераза), *AmaB6-GT* (6-O-глюкозилтрансфераза), и *AmaDOPA5-GT* (цикло-DOPA 5-O-глюкозилтрансфераза) и изучена их экспрессия у амаранта *A. tricolor* L. (Zheng et al., 2016).

Другая группа пигментов – флавоноиды – обуславливает широкий спектр окраски: от бледно-желтой до голубой. Много исследований посвящено значению этих соединений для функционального питания и медицины (Harborne, Williams, 2000). Одним из наиболее ценных представителей этих пигментов является рутин, источником которого в настоящее время служит гречиха посевная. По содержанию рутина амарант не уступает гречихе, однако если учесть большую продуктивность его листовой массы (~ в 2 раза), то его использование позволит значительно повысить выход рутина с единицы площади (Kononkov et al., 2018). Генетические пути регуляции флавоноидов у растений активно изучались на разных объектах, как однодольных, так и двудольных (review: Shoeva et al., 2016), однако у амаранта соответствующие гены пока не идентифицированы.

Выше обсуждались значение и регуляция синтеза сквалена – одного из липидных компонентов. Кроме сквалена, амарант содержит большое количество других ценных липидов: фосфолипиды, витамин Е (токоферолы), жирные кислоты. Содержание большинства этих соединений сильно варьирует в зависимости от вида, сорта, условий произрастания, поэтому данные различных авторов зачастую сильно отличаются (Venskutonis et al., 2013). Из всех этих соединений только токоферолы имеют в среднем более высокое содержание у амаранта по сравнению с такими культурными растениями, как пшеница, кукуруза, ячмень, гречиха и др. Токоферолы выпол-

няют множество функций в клетке, в том числе таких, как стабилизация клеточных мембран и их защита от процесса окисления, контроль синтеза нуклеиновых кислот, функция иммуномодулятора и др. (Sen et al., 2006). Недостаток витамина Е приводит к частичному гемолизу эритроцитов, угнетению роста и развития, мышечной дистрофии, бесплодию. По этой причине его поступление с продуктами питания является жизненно необходимым. К настоящему моменту на модельных растениях идентифицирован весь комплекс генов биосинтеза токоферолов, выявлены гены, контролирующие критические для регуляции этапы синтеза (DellaPenna, Pogson, 2006). У амаранта эти гены еще предстоит идентифицировать.

Заключение

На основании представленных в обзоре данных можно выделить следующие перспективные направления селекции амаранта:

- 1) по содержанию компонентов липидного спектра в зерне (сквалену, токоферолам и др.);
- 2) по содержанию витаминов в листьях, в особенности ВС;
- 3) по содержанию лизина, как свободного, так и связанного (в составе белка), в различных тканях;
- 4) по содержанию растительных пигментов, имеющих пищевое или медицинское значение (флавоноидов, бетаинов, каротиноидов).

Пути генетической регуляции биосинтеза этих компонентов были установлены на ряде модельных растений, таких как арабидопсис, табак и др. Выявлены ключевые гены для каждого пути, полиморфизм которых сопряжен со значительными изменениями концентрации указанных веществ. Наличие полной геномной последовательности амаранта *Amaranthus hypochondriacus* (Clouse et al., 2016) дает возможность идентифицировать в ее составе ортологи этих генов биосинтеза. На данный момент идентифицирована лишь небольшая часть генов, включая ген сквален-синтазы – *SQS* (Park et al., 2016), ген синтеза ВС – *VTC2* (Torres Miño, 2015), а также гены синтеза лизина – *AK* и *DHDPS* (Sunil et al., 2014), и в дальнейшем работа по идентификации новых генов синтеза полезных соединений у амаранта будет продолжена. Одновременно будет проведен анализ полиморфизма этих генов, ассоциированный с вариацией количественного содержания соответствующих БАВ у различных видов и сортов амаранта, что позволит разработать молекулярные маркеры генов биосинтеза и использовать их с целью отбора высокопродуктивных растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке бюджетного проекта (№ 0324-2019-0039-C-01).

The work was carried out with the financial support from a budgetary project (No. 0324-2019-0039-C-01).

References/Литература

Badejo A.A., Tanaka N., Esaka M. Analysis of GDP-D-mannose pyrophosphorylase gene promoter from acerola (*Malpighia glabra*) and increase in ascorbate content of transgenic tobacco expressing the acerola gene. *Plant and Cell Physiology*. 2008;49(1):126-132. DOI: 10.1093/pcp/pcm164

Becker R. Amaranth oil: composition, processing, and nutritional qualities. In: O. Paredes-Lopez (ed.). *Amaranth Biology, Chemistry, and Technology*. Boca Raton, FL: CRC Press; 1994. p.133-144.

Bonasora M.G., Poggio L., Greizerstein E.J. Cytogenetic studies in four cultivated *Amaranthus* (Amaranthaceae) species. *Comparative Cytogenetics*. 2013;7(1):53-61. DOI: 10.3897/CompCytogen.v7i1.4276

Brinch-Pedersen H., Galili G., Knudsen S., Holm P.B. Engineering of the aspartate family biosynthetic pathway in barley (*Hordeum vulgare* L.) by transformation with heterologous genes encoding feedback-insensitive aspartate kinase and dihydrodipicolinate synthase. *Plant Molecular Biology*. 1996;32(4):611-620. DOI: 10.1007/BF00020202

Catchpole O.J., von Kamp J.C., Grey J.B. Extraction of squalene from shark liver oil in a packed column using supercritical carbon dioxide. *Industrial and Engineering Chemistry Research*. 1997;36(10):4318-4324. DOI: 10.1021/ie9702237

Chaney L., Mangelson R., Ramaraj T., Jellen E.N., Maughan P.J. The complete chloroplast genome sequences for four *Amaranthus* species (Amaranthaceae). *Applications in Plant Sciences*. 2016;4(9):1600063. DOI: 10.3732/apps.1600063

Clouse J.W., Adhikary D., Page J.T., Ramaraj T., Deyholos M.K., Udall J.A. et al. The amaranth genome: Genome, transcriptome, and physical map assembly. *The Plant Genome*. 2016;9(1):1-14. DOI: 10.3835/plantgenome2015.07.0062

Conklin P.L., Gatzek S., Wheeler G.L., Dowdle J., Raymond M.J., Rolinski S. et al. *Arabidopsis thaliana* *VTC4* encodes L-galactose-1-P phosphatase, a plant ascorbic acid biosynthetic enzyme. *Journal of Biological Chemistry*. 2006;281(23):15662-15670. DOI: 10.1074/jbc.M601409200

Conklin P.L., Norris S.R., Wheeler G.L., Williams E.H., Smirnoff N., Last R.L. Genetic evidence for the role of GDP-mannose in plant ascorbic acid (vitamin C) biosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1999;96(7):4198-4203. DOI: 10.1073/pnas.96.7.4198

Conklin P.L., Saracco S.A., Norris S.R., Last R.L. Identification of ascorbic acid-deficient *Arabidopsis thaliana* mutants. *Genetics*. 2000;154(2):847-856.

Conklin P.L., Williams E.H., Last R.L. Environmental stress sensitivity of an ascorbic acid-deficient *Arabidopsis* mutant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1996;93(18):9970-9974. DOI: 10.1073/pnas.93.18.9970

DellaPenna D., Pogson B.J. Vitamin synthesis in plants: tocopherols and carotenoids. *Annual Review of Plant Biology*. 2006;57:711-738. DOI: 10.1146/annurev.arplant.56.032604.144301

Devarenne T.P., Ghosh A., Chappell J. Regulation of squalene synthase, a key enzyme of sterol biosynthesis, in tobacco. *Plant Physiology*. 2002;129(3):1095-1106. DOI: 10.1104/pp.001438

Dizigan M.A., Kelly R.A., Voyles D.A., Luethy M.H., Malvar T.M., Malloy K.P. High lysine maize compositions and event LY038 maize plants. USA; patent number: US7157281B2; 2007.

Dowdle J., Ishikawa T., Gatzek S., Rolinski S., Smirnoff N. Two genes in *Arabidopsis thaliana* encoding GDP-L-galactose phosphorylase are required for ascorbate biosynthesis and seedling viability. *Plant Journal*. 2007;52(4):673-689. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2007.03266.x

Falco S.C., Guida T., Locke M., Mauvais J., Sanders C., Ward R.T. et al. Transgenic canola and soybean seeds

- with increased lysine. *Biotechnology (NY)*. 1995;13(6):577-582. DOI: 10.1038/nbt0695-577
- Galili G. Regulation of lysine and threonine synthesis. *The Plant Cell*. 1995;7(7):899-906. DOI: 10.1105/tpc.7.7.899
- Gandia-Herrero F., Garcia-Carmona F., Escribano J. Botany: floral fluorescence effect. *Nature*. 2005;437(7057):334. DOI: 10.1038/437334a
- Harborne J.B., Williams C.A. Advances in flavonoid research since 1992. *Phytochemistry*. 2000;55(6):481-504. DOI: 10.1016/S0031-9422(00)00235-1
- Harker M., Holmberg N., Clayton J.C., Gibbard C.L., Wallace A.D., Rawlins S. et al. Enhancement of seed phytosterol levels by expression of an N-terminal truncated *Hevea brasiliensis* (rubber tree) 3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA reductase. *Plant Biotechnology Journal*. 2003;1(2):113-121. DOI: 10.1046/j.1467-7652.2003.00011.x
- He H.P., Corke H. Oil and squalene in *Amaranthus* grain and leaf. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2003;51(27):7913-7920. DOI: 10.1021/jf030489q
- Hemmerlin A. Post-translational events and modifications regulating plant enzymes involved in isoprenoid precursor biosynthesis. *Plant Science*. 2013;203-204:41-54. DOI: 10.1016/j.plantsci.2012.12.008
- 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(1):540-554. DOI: 10.3390/molecules14010540
- Imamura T., Isozumi N., Higashimura Y., Miyazato A., Mizukoshi H., Ohki S. et al. Isolation of *amaranthin synthase* from *Chenopodium quinoa* and construction of an amaranthin production system using suspension-cultured tobacco BY-2 cells. *Plant Biotechnology Journal*. 2019;17(5):969-981. DOI: 10.1111/pbi.13032
- Jain G., Schwinn K.E., Gould K.S. Betalain induction by l-DOPA application confers photoprotection to saline-exposed leaves of *Disphyma australe*. *New Phytologist*. 2015;207(4):1075-1083. DOI: 10.1111/nph.13409
- Kauffman C.S., Weber L.E. Grain amaranth. In: J. Janick, J.E. Simon (eds). *Advances in New Crops*. Portland, OR: Timber Press; 1990.
- Keller R., Springer F., Renz A., Kossmann J. Antisense inhibition of the GDP-mannose pyrophosphorylase reduces the ascorbate content in transgenic plants leading to developmental changes during senescence. *The Plant Journal*. 1999;19(2):131-141. DOI: 10.1046/j.1365-313X.1999.00507.x
- Kolano B., Saracka K., Broda-Cnota A., Maluszynska J. Localization of ribosomal DNA and CMA3/DAPI heterochromatin in cultivated and wild *Amaranthus* species. *Scientia Horticulturae*. 2013;164:249-255. DOI: 10.1016/j.scienta.2013.09.016
- Kononkov P.F., Gins M.S., Gins V.K. Amaranth. Introduction in Russia. Moscow: Luch; 2018. [in Russian] (Кононков П.Ф., Гинс М.С., Гинс В.К. Амарант. Интродукция в России. Москва: Луч; 2018).
- Kwon T., Sasahara T., Abe T. Lysine accumulation in transgenic tobacco expressing dihydroadipiculate synthase of *Escherichia coli*. *Journal of Plant Physiology*. 1995;146(5-6):615-621. DOI: 10.1016/S0176-1617(11)81923-1
- Laing W.A., Wright M.A., Cooney J., Bulleyet S.M. The missing step of the L-galactose pathway of ascorbate biosynthesis in plants, an L-galactose guanylttransferase, increases leaf ascorbate content. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(22):9534-9539. DOI: 10.1073/pnas.0701625104
- Lavini A., Pulvento C., D'Andria R., Riccardi M., Jacobsen S.E. Effects of saline irrigation on yield and qualitative characterization of seed of an amaranth accession grown under Mediterranean conditions. *The Journal of Agricultural Science*. 2016;154(5):858-869. DOI: 10.1017/S0021859615000659
- Li W., Liu W., Wei H., He Q., Chen J., Zhang B. et al. Species-specific expansion and molecular evolution of the 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase (HMGR) gene family in plants. *PLoS One*. 2014;9(4):e94172. DOI: 10.1371/journal.pone.0094172
- Liao P., Hemmerlin A., Bach T.J., Chye M.L. The potential of the mevalonate pathway for enhanced isoprenoid production. *Biotechnology Advances*. 2016;34(5):697-713. DOI: 10.1016/j.biotechadv.2016.03.005
- Martirosyan D.M., Miroshnichenko L.A., Kulakova S.N., Pogojeva A.V., Zolodov V.I. Amaranth oil application for coronary heart disease and hypertension. *Lipids in Health and Disease*. 2007;6:1. DOI: 10.1186/1476-511X-6-1
- Maughan P.J., Smith S.M., Fairbanks D.J., Jellen E.N. Development, characterization, and linkage mapping of single nucleotide polymorphisms in the grain amaranths (*Amaranthus* sp.). *The Plant Genome*. 2011;4(1):92-101. DOI: 10.3835/plantgenome2010.12.0027
- Maughan P.J., Yourstone S.M., Jellen E.N., Udall J.A. SNP discovery via genomic reduction, barcoding, and 454-Pyrosequencing in Amaranth. *Plant Genome*. 2009;2(3):260-270. DOI: 10.3835/plantgenome2009.08.0022
- Miettinen T.A., Vanhanen H. Serum concentration and metabolism of cholesterol during rapeseed oil and squalene feeding. *The American Journal of Clinical Nutrition*. 1994;59(2):356-363. DOI: 10.1093/ajcn/59.2.356
- Mlakar S.G., Bavec M., Jakop M., Bavec F. The effect of drought occurring at different growth stages on productivity of grain amaranth *Amaranthus cruentus*. G6. *Journal of Life Sciences*. 2012;6(3):283-286.
- Mosyakin S.L., Robertson K.R. New infrageneric taxa and combinations in *Amaranthus* (Amaranthaceae). *Annales Botanici Fennici*. 1996;33(4):275-281.
- Müller-Moulé P., Golan T., Niyogi K. Ascorbate-deficient mutants of *Arabidopsis* grow in high light despite chronic photooxidative stress. *Plant Physiology*. 2004;134(3):1163-1172. DOI: 10.1104/pp.103.032375
- Nakashima T., Inoue T., Oka A., Nishino T., Osumi T., Hata S. Cloning, expression, and characterization of cDNAs encoding *Arabidopsis thaliana* squalene synthase. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1995;92(6):2328-2332. DOI: 10.1073/pnas.92.6.2328
- Pal M., Pandley R.M., Khoshoo T.N. Evolution and improvements of cultivated Amaranths IX. Cytogenetic relationships between the two basic chromosome numbers. *Journal of Heredity*. 1982;73(5):353-356. DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a109668
- Park Y.J., Nemoto K., Minami M., Matsushima K., Nomura T., Kinoshita J. et al. Molecular cloning, expression and characterization of a squalene synthase gene from grain amaranth (*Amaranthus cruentus* L.). *Japan Agricultural Research Quarterly*. 2016;50(4):307-317. DOI: 10.6090/jarq.50.307
- Park Y.J., Nishikawa T. Rapid identification of *Amaranthus caudatus* and *Amaranthus hypochondriacus* by sequencing and PCR-RFLP analysis of two starch synthase genes. *Genome*. 2012;55(8):623-628. DOI: 10.1139/g2012-050
- Park Y.J., Nishikawa T., Matsushima K., Minami M., Nemoto K. A rapid and reliable PCR-restriction fragment length polymorphism (RFLP) marker for the identifica-

- tion of *Amaranthus cruentus* species. *Breeding Science*. 2014;64(4):422-426. DOI: 10.1270/jsbbs.64.422
- Perl A., Shaul O., Galili G. Regulation of lysine synthesis in transgenic potato plants expressing a bacterial dihydrodipicolinate synthase in their chloroplasts. *Plant Molecular Biology*. 1992;19(5):815-823. DOI: 10.1007/BF00027077
- Polturak G., Breitel D., Grossman N., Sarrion-Perdigones A., Weithornet E., Pliner M. et al. Elucidation of the first committed step in betalain biosynthesis enables the heterologous engineering of betalain pigments in plants. *New Phytologist*. 2016;210(1):269-283. DOI: 10.1111/nph.13796
- Rao C.V., Newmark H.L., Reddy B.S. Chemopreventive effect of squalene on colon cancer. *Carcinogenesis*. 1998;19(2):287-290. DOI: 10.1093/carcin/19.2.287
- Sen C.K., Khanna S., Roy S. Tocotrienols: Vitamin E beyond tocopherols. *Life Sciences*. 2006;78(18):2088-2098. DOI: 10.1016/j.lfs.2005.12.001
- Shoeva O.Y., Mock H.P., Kukoeva T.V., Börner A., Khlestkina E.K. Regulation of the flavonoid biosynthesis pathway genes in purple and black grains of *Hordeum vulgare*. *PLoS ONE*. 2016;11(10):e0163782. DOI: 10.1371/journal.pone.0163782
- Smirnoff N., Wheeler G.L. Ascorbic acid in plants: biosynthesis and function. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*. 2000;35(4):291-314. DOI: 10.1080/10409230008984166
- Smith T.J. Squalene: potential chemopreventive agent. *Expert Opinion on Investigational Drugs*. 2000;9(8):1841-1848. DOI: 10.1517/13543784.9.8.1841
- Spanova M., Daum G. Squalene – biochemistry, molecular biology, process biotechnology, and applications. *European Journal of Lipid Science and Technology*. 2011;113(11):1299-1320. DOI: 10.1002/ejlt.201100203
- Stafford H.A. Anthocyanins and betalains: evolution of the mutually exclusive pathways. *Plant Science*. 1994;101(2):91-98. DOI: 10.1016/0168-9452(94)90244-5
- Sunil M., Hariharan A.K., Nayak S., Gupta S., Nambisan S.R., Gupta R.P. et al. The draft genome and transcriptome of *Amaranthus hypochondriacus*: a C4 dicot producing high-lysine edible pseudo-cereal. *DNA Research*. 2014;21(6):585-602. DOI: 10.1093/dnares/dsu021
- Suo J., Tong K., Wu J., Ding M., Chen W., Yang Y. et al. Comparative transcriptome analysis reveals key genes in the regulation of squalene and β -sitosterol biosynthesis in *Torreya grandis*. *Industrial Crops and Products*. 2019;131:182-193. DOI: 10.1016/j.indcrop.2019.01.035
- Suresh S., Chung J.W., Cho G.T., Sung J.S., Park J.H., Gwag J.G. et al. Analysis of molecular genetic diversity and population structure in *Amaranthus* germplasm using SSR markers. *Plant Biosystems*. 2014;148(4):635-644. DOI: 10.1080/11263504.2013.788095
- Tome D., Bos C. Lysine requirement through the human life cycle. *The Journal of Nutrition*. 2007;137(6):1642S-1645S. DOI: 10.1093/jn/137.6.1642S
- Torres Miño C.J. Evaluation of amaranth varieties using biochemical and molecular methods to create functional products based on leaf biomass [dissertation]. Moscow; 2015. [in Russian] (Торрес Миньо К.Х. Оценка сортов амаранта с использованием биохимических и молекулярных методов для создания функциональных продуктов на основе листовой биомассы: дис. ... канд. с.-х. наук. Москва; 2015). DOI: 10.13140/RG.2.2.28484.68484
- Vauterin M., Frankard V., Jacobs M. The *Arabidopsis thaliana* *dhdps* gene encoding dihydrodipicolinate synthase, key enzyme of lysine biosynthesis, is expressed in a cell-specific manner. *Plant Molecular Biology*. 1999;39(4):695-708. DOI: 10.1023/a:1006132428623
- Velasco A.M., Leguina J.I., Lazcano A. Molecular evolution of the lysine biosynthetic pathways. *Journal of Molecular Evolution*. 2002;55:445-459. DOI: 10.1007/s00239-002-2340-2
- Venskutonis P.R., Kraujalis P. Nutritional components of amaranth seeds and vegetables: a review on composition, properties, and uses. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*. 2013;12(4):381-412. DOI: 10.1111/1541-4337.12021
- Wang C., Guo L., Li Y., Wang Z. Systematic comparison of C3 and C4 plants based on metabolic network analysis. *BMC Systems Biology*. 2012;6(Suppl 2):S9. DOI: 10.1186/1752-0509-6-S2-S9
- Wang J.L., Klessig D.F., Berry J.O. Regulation of C4 gene expression in developing amaranth leaves. *The Plant Cell*. 1992;4(2):173-184. DOI: 10.1105/tpc.4.2.173
- Wang Y., Nii N. Changes in chlorophyll, ribulose biphosphate carboxylase–oxygenase, glycine betaine content, photosynthesis and transpiration in *Amaranthus tricolor* leaves during salt stress. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 2000;75(6):623-627. DOI: 10.1080/14620316.2000.11511297
- Wheeler G., Jones M.A., Smirnoff N. The biosynthetic pathway of vitamin C in higher plants. *Nature*. 1998;393(6683):365-369. DOI: 10.1038/30728
- Wybraniec S., Stalica P., Spórna A., Nemzer B., Pietrzkowski Z., Michałowski T. Antioxidant activity of betanidin: electrochemical study in aqueous media. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2011;59(22):12163-12170. DOI: 10.1021/jf2024769
- Xu F., Sun M. Comparative analysis of phylogenetic relationships of grain amaranths and their wild relatives (*Amaranthus*; *Amaranthaceae*) using internal transcribed spacer, amplified fragment length polymorphism, and double-primer fluorescent intersimple sequence repeat markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2001;21(3):372-387. DOI: 10.1006/mpev.2001.1016
- Yabuta Y., Mieda T., Rapolu M., Nakamura A., Motoki T., Maruta T. et al. Light regulation of ascorbate biosynthesis is dependent on the photosynthetic electron transport chain but independent of sugars in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*. 2007;58(10):2661-2671. DOI: 10.1093/jxb/erm124
- Zheleznov A.V., Zheleznova N.B., Burmakina N.V., Yudina R.S. Amaranth: scientific bases of introduction (Amarant: nauchnye osnovy introduktsii). Novosibirsk: Geo; 2009. [in Russian] (Железнов А.В., Железнова Н.Б., Бурмакина Н.В., Юдина Р.С. Амарант: научные основы интродукции. Новосибирск: Гео; 2009).
- Zheng X., Liu S., Cheng C., Guo R., Chen Y., Xie L. et al. Cloning and expression analysis of betalain biosynthesis genes in *Amaranthus tricolor*. *Biotechnology Letters*. 2016;38(4):723-729. DOI: 10.1007/s10529-015-2021-z
- Zhu-Shimoni J.X., Lev-Yadun S., Matthews B., Galili G. Expression of an aspartate kinase homoserine dehydrogenase gene is subject to specific spatial and temporal regulation in vegetative tissues, flowers, and developing seeds. *Plant Physiology*. 1997;113(3):695-706. DOI: 10.1104/pp.113.3.695

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The author declares the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Щербань А.Б. Физиолого-биохимические и генетические основы селекции амаранта (*Amaranthus L.*) для пищевых и кормовых целей (обзор). Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):213-221. DOI:10.30901/2227-8834-2020-4-213-221
Shcherban A.B. Physiological, biochemical and genetic bases of amaranth (*Amaranthus L.*) breeding for food and feed purposes (a review). Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):213-221. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-213-221

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-4-213-221>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Автор одобрил рукопись / The author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Shcherban A.B. <https://orcid.org/0000-0003-1000-8228>