



БИОМИКА/BIOMICS

<http://biomics.ru>



АМАРАНТ: ОСОБЕННОСТИ КУЛЬТУРЫ, ПРИМЕНЕНИЕ, ПЕРСПЕКТИВЫ ВОЗДЕЛЫВАНИЯ В РОССИИ И СОЗДАНИЯ ТРАНСГЕННЫХ ОТЕЧЕСТВЕННЫХ СОРТОВ

Р.М. Таипова^{1,2}, Б.Р. Кулуев¹

¹Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН, Уфа, kuluev@bk.ru

²Башкирский государственный университет, Уфа

Аннотация

Данный обзор посвящен перспективному для России культурному растению – амаранту. Из 75 видов амарантов в качестве овощных, кормовых, зерновых, лекарственных и декоративных растений культивируются 12 видов, из которых наибольшее распространение получили *Amaranthus caudatus*, *Amaranthus cruentus* и *Amaranthus tricolor*. Отличительной особенностью амаранта от многих других сельскохозяйственных культур является повышенная стрессоустойчивость этого растения, которая способствует сохранению его высокой продуктивности даже в таких условиях среды, при которых у многих других культур получение урожая невозможно. В связи с этим, амарант рассматривается как перспективное для генной инженерии растение, которое может стать потенциальным донором генов при создании стрессоустойчивых трансгенных растений. В листьях и зернах амаранта содержатся вещества, несущие высокую питательную ценность и в первую очередь это белки, сбалансированные по содержанию незаменимых аминокислот, поэтому амарант имеет большие перспективы для использования в качестве кормовой культуры и для пищевых целей. Амарант также может найти применение в медицинских целях, так как экстракты этого растения обладают антиоксидантными и противовоспалительными свойствами. Отечественные селекционеры ведут довольно интенсивные работы по выведению новых зерновых, силосных, овощных и декоративных сортов этой культуры, однако для увеличения продуктивности амаранта могут быть использованы не только методы селекции, но и современные методы генной инженерии. Методы трансформации амаранта пока остаются в основном неразработанными, в литературе имеются данные лишь о трех работах по созданию трансгенных растений амаранта. Нами в свою очередь была освоена и отработана технология трансформации амаранта методом погружения цветков. Овладение такой методикой позволяет планировать работы по созданию отечественных ГМ-сортов амаранта, которые должны характеризоваться, в первую очередь, повышенной холодоустойчивостью, улучшенными параметрами роста вегетативных органов, а также повышенной урожайностью зерна и, в особенности, увеличением содержания масла в семенах.

Ключевые слова: *Amaranthus caudatus*, *A. cruentus*, *A. tricolor*, *A. retroflexus*, незаменимые аминокислоты, селекция амаранта, трансформация амаранта, трансгенный амарант, продуктивность, урожайность, стрессоустойчивость.

Особенности культуры, хозяйственное значение и применение амаранта

Амарант - род однолетних растений, относящийся к семейству амарантовых (*Amaranthaceae*), включает в себя около 75 видов. Произрастают амаранты преимущественно в теплых и умеренных зонах [Буянкин, 2014; Высочина, 2013]. Среди

многочисленных представителей рода *Amaranthus* культивируются как овощные, кормовые, зерновые, лекарственные и декоративные растения 12 видов [Дроздов, 2014]. Из них наиболее известны *Amaranthus caudatus*, *A. cruentus*, *A. tricolor* и *A. retroflexus* [Чиркова, 1999].

Amaranthus caudatus - амарант хвостатый,

встречается в горах Аргентины, Перу и Боливии [Высочина, 2013]. Стебли у этого растения прямостоячие, мощные, 100–150 см высотой. Листья крупные, удлинненно-яйцевидные, зеленые или пурпурно-зеленые. Цветки мелкие в плотных шаровидных клубочках, собранные, в сложные, длинные, свисающие метельчатые соцветия (рис. 1). В культуре находится с 1568 года [Железнов, 2005]. Известны темно-пурпуровая, белоцветная, а также декоративные формы, к примеру, *f. gibbosus* имеет бусовидную форму, у которой цветки собраны в мутовки так, что соцветия похожи на длинную нитку бус, нанизанных на тонкий стебель [Цицилин, 2014].



Рис. 1. *Amaranthus caudatus*¹ - амарант хвостатый

A. cruentus - амарант багряный. Распространен в Центральной Америке, в Китае и Индии [Высочина, 2013]. Встречается по всей европейской части России, на Кавказе, юге Дальнего Востока. Представляет собой растение с мощными и прямостоячими стеблями высотой 75 – 150 см. Листья удлинненно-яйцевидные с вытянутой верхушкой, буровато-красные. Цветки мелкие, красные, собраны в прямостоячие соцветия на верхушках стеблей (рис. 2). Есть несколько форм, из которых наиболее распространены:

f. cruentus – соцветия конечные, поникающие, красные;

f. sanguineus – соцветия вертикальные со свисающими концами;

f. nana – низкорослая форма, до 50 см высотой. В цветоводстве популярны карликовые сорта этого вида высотой 40–60 см с красной и с ярко-зеленой окраской соцветий [Цицилин, 2014].



Рис. 2. *A. cruentus*² - амарант багряный

A. tricolor - амарант трехцветный. Встречается в странах Юго-Восточной Азии, Африке, Китае и Индии [Высочина, 2013]. Имеет вытянутые или овальные двух-, трех- и четырехцветные листья (рис. 3). Известны различные формы этого вида:

f. rubiviridis с листьями рубиново-фиолетовой окраски с зелеными пятнами;

f. ruber - с листьями кроваво-красной окраски;

f. splendens - с темно-зелеными листьями с коричневыми пятнами;

f. salicifolius - с узкими, волнистыми бронзовыми листьями длиной 12-20 см;

f. pigmy - растения высотой до 30 см с пестрыми листьями [Железнов, 2005].



Рис. 3. *A. tricolor*³ - амарант трехцветный

¹ <http://m.123rf.com/ru/photos-images/amaranthus.html>

² <http://marmuta.storeland.ru/goods/Амарант-Багряный-1>

A. retroflexus - амарант запрокинутый или щирица обыкновенная. Распространен в Северной и Южной Америке, Средней и Южной Европе, в Иране, Китае, Японии и в Европейской части России. Произрастает на гумусных, богатых питательными веществами, водопроницаемых почвах. Однолетник, имеет прямой стебель высотой до 100 см, простой или ветвистый, от бледно-зеленого до красноватого. Листья продолговатые, овальные или яйцевидно-ромбические, заостренные к концу и зачастую красноватые с изнанки. Корень стержневой, ветвистый. Цветки маленькие, трехчленные, раздельнополые (рис. 4). Известен как злостный сорняк, однако используется в качестве кормовой культуры [Веселовский и др., 1988; Шанцер, 2007].



Рис. 4. *A. retroflexus*⁴ - щирица обыкновенная

Вопрос о родине амаранта остается до сих пор открытым. Существует несколько предположений о месте возникновения данной культуры. Одни исследователи считают, что – это Америка, другие – Юго-Восточная Азия, некоторые предполагают о наличии нескольких очагов происхождения. Н.И. Вавилов считал, что амарант родом из Азии, по мнению американских ученых, амарант мог появиться только в Центральной Америке⁵. По данным археологических раскопок проведенных в Центральной Мексике, исследователи пришли к выводу, что амарант был завезен в Китай в I тыс. до н.э., затем его распространили в Индию, Европу, Африку и страны Юго-Восточной Азии.

Самое большое количество видов амаранта растет в Южной Америке. В горах Аргентины, Перу и Боливии часто встречается амарант хвостатый (*A. caudatus*), отсюда он был распространен в Индию, Северную Америку и Китай. Такой вид, как амарант багряный (*A. cruentus*) берет свое начало из труднодоступных горных районов Мексики, а амарант

печальный (*A. hypochondriacus*) – из Центральной Мексики. В странах Юго-Восточной Азии, Африки, Китая, Индии возделываются *A. dubius*, *A. hybridus*, *A. lividus*, *A. tricolor* и другие [Железнов, 2005].

На территорию России амарант завезли в середине 80-х годов XIX века из Америки и уже во второй половине XX века в нашей стране их насчитывалось около 12 видов [Буянкин, 2014]. В семействе амарантовых также имеются сорные растения, которые чаще всего называют щирицей [Школьник, 2007]. Сейчас в России наиболее часто встречаются следующие виды щириц: *A. albus*, *A. blitoides*, *A. viridis* и *A. retroflexus*. *A. albus* получил широкое распространение в Краснодарском крае, Северном Кавказе и Заволжских степях, также в республиках Средней Азии, Казахстана, Западной Сибири, Забайкалье и Приуралье. *A. blitoides* освоил территорию всей Южной Европы, Хакасию, Приморский край [Буянкин, 2014].



Рис. 5. *A. albus*⁶ - щирица белая.



Рис. 6. *A. blitoides*⁷ - щирица жминдовидная

³ <http://original-garden.ru/?p=8859>

⁴ <https://plantsam.com/amaranthus-retroflexus>

⁵ <http://kdspsb2007.narod.ru/publ/amarant1-3.htm>

⁶ <http://www.plantarium.ru/page/image/id/217381.html>



Рис. 7. *A. viridis*⁸ - щирица зеленая.

Амарант отличается от других культур высокой продуктивностью, устойчивостью к стрессовым факторам окружающей среды, хорошими кормовыми показателями, что доказано опытами проведенными, в том числе, в условиях Зауралья [Быков, 2008]. Благодаря высокой продуктивности, устойчивости к неблагоприятным воздействиям, хорошим продовольственным, лечебным и кормовым свойствам в 1932-1933 годах Н.И. Вавилов предлагал возделывать амарант на полях нашей страны [Мирошниченко, 2012]. Однако долгое время эта культура оставалась без должного ей внимания.

Отличительной особенностью амаранта от многих других сельскохозяйственных культур является его способность к C_4 -фотосинтезу [Кононков, Сергеева, 2011]. Это означает, что амарант более эффективно усваивает двуокись углерода, находящуюся в атмосфере, и способен превратить в единицу времени большее количество CO_2 в углеводы. Механизм такого рода фотосинтеза позволяет ему проявлять важные особенности, такие как высокая засухо-, термо- и солеустойчивость, при этом не теряя своей продуктивности [Чиркова, 1999]. Благодаря существующим в амаранте качествам ему пророчат большое будущее, как в качестве растительной культуры, применяемой в различных отраслях, так и в качестве донора генов для создания новых трансгенных растений. Гены, кодирующие ключевые ферменты C_4 -фотосинтеза, таких как фосфоенолпируват-карбоксилаза (PEPC), пируват-ортофосфаткиназа (PPDK) и НАДФ-зависимая малатдегидрогеназа (NADP-ME) были клонированы, в том числе, у амаранта и могут быть использованы для увеличения эффективности фотосинтеза

различных сельскохозяйственных культур [Xia, Demao, 2005]. Амарант является перспективным видом, служащим в качестве донора и других генов-кандидатов регуляции стрессоустойчивости, которые могут быть использованы при создании различных трансгенных растений с хозяйственно-ценными признаками. Например, у амаранта был клонирован ген ядерного фактора NF-Y, сверхэкспрессия которого в арабидопсисе способствовала повышению устойчивости к стрессовым факторам, вызывающим дефицит влаги [Palmeros-Suarez et al., 2015]. Также у амаранта был выявлен стресс-индуцируемый ген *Ah24*. Сверхэкспрессия этого гена в арабидопсисе способствовала усилению вегетативного роста и увеличению числа листьев. Трансгенные по гену *Ah24* растения табака характеризовались повышенным уровнем сопротивляемости к поеданию насекомыми [Massange-Sanchez et al., 2015].

В листьях и зернах амаранта содержатся вещества, несущие высокую питательную ценность. По сравнению с другими зерновыми культурами, амарант славится наличием большого количества незаменимых аминокислот [Кононков, Гинс, 2008]. По результатам исследования аминокислотного состава семян амаранта *A. paniculatus*, проведенных в лаборатории Ульяновского государственного университета, обнаружены цистеин, лизин, аланин, пролин, валин, метионин, лейцин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты [Михеева и др., 2014]. Определен качественный и количественный аминокислотный и углеводный состав семян *A. hypochondriacus* сорта Воронежский [Коренская и др., 2011]. Отмечено, что 28-35% белка в амаранте составляют аминокислоты лизин, триптофан, фенилаланин, тирозин и метионин. За счет них продукты питания из амаранта становятся полноценными и сбалансированными по аминокислотному составу [Кононков и др., 2008]. Особо стоит отметить многообразие содержащихся в амаранте биологически активных веществ. Было показано, что листья амаранта богаты рутином, аскорбиновой кислотой, щавелевой кислотой, рибофлавином [Сошникова и др., 2010; Высочина, 2013]. Масло семян амаранта содержит ненасыщенные жирные кислоты, токоферол, токотриенол, фитостеролы, сквален, изопреноидные соединения, алифатические спирты, терпеновые спирты, полифенолы, каротиноиды [Velez-Jimenez et al., 2014; Журавская и др., 2012]. В *A. caudatus* было установлено количественное соотношение насыщенных, мононенасыщенных и полиненасыщенных жирных кислот, 9:3:2 соответственно [Михеева и др., 2014],

⁷ <http://www.plantarium.ru/page/image/id/252692.html>

⁸ <http://alpt.ucoz.ru/photo/9-0-107-3>

а также с помощью метода хромато-масс-спектрологии определен компонентный состав жирных кислот для *A. hypochondriacus* [Коренская и др., 2011].

Наличие полезных соединений в листьях и семенах амаранта позволяет использовать данное растение в качестве корма для КРС, свиней, домашней птицы, в производстве косметики, лекарств и продуктов питания. На прилавках Северной и Южной Америки, Китая, стран Юго-Восточной Азии и Чехии довольно широк выбор продуктов из амаранта. Можно приобрести макароны, вермишель, кондитерские изделия, чипсы, пакетики с зерном амаранта для каш и супов [Железнов, 2005]. Отечественными исследователями также предложена комплексная технология получения муки, масла и белкового концентрата из зерен амаранта [Мирошниченко и др., 2012]. Хорошо себя зарекомендовали хлебобулочные изделия из амарантовой муки. Создана и исследована технология производства хлеба "Илийский" из жмыха и масляного экстракта амаранта, обладающего улучшенными биологическими свойствами по сравнению с пшеничным хлебом [Уажанова и др., 2010]. ООО «Русская олива» (г. Воронеж) разработала и сертифицировала 4 биологически активные добавки – масло подсолнечно-амарантовое (масло «Амрита»), масло расторопшево-амарантовое («Мастер-скален»), масло тыквенно-амарантовое (масло «Ян-сила»), масло пшеничных зародышей + амарантовое («Жемчужина красоты») [Мирошниченко и др., 2007]. Научно-исследовательский институт пищевконцентратной промышленности и специальной пищевой технологии (НИИПП и СП) совместно с ГНУ ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур (ВНИИССОК) разработала технологию производства чая на основе листьев амаранта [Гинс и др., 2014], способ получения натурального пищевого красителя "Амфика" [Гинс, Торрес Миньо и др., 2014] и ее применение в изготовлении кондитерских изделий [Дерканосова и др., 2015].

Листья амаранта используются со времен Гомера в виде салатов, а сегодня из них готовят также горячие блюда [Железнов, 2005]. В качестве овощных культур выращивают *A. tricolor*, *A. caudatus*, *A. graecizans*, *A. grasilis*, *A. spinosus*, *A. hypochondriacus* [Кононков и др., 2013].

Гены, кодирующие белки амаранта, представляют большой интерес в качестве целевых для создания различных трансгенных растений, так как эти белки содержат большое количество незаменимых аминокислот. В литературе уже имеются примеры такого использования генов

амаранта. Например, в картофель был внедрен ген альбумина семян амаранта *AMA1*, что способствовало увеличению содержания в его клубнях сбалансированных по аминокислотам белков [Chakraborty et al., 2000]. Анализ трансгенных клубней показал увеличение общего содержания белка на 60%. Кроме того трансгенный картофель отличался повышением активности фотосинтеза и увеличением биомассы [Chakraborty et al., 2010]. Ген *AMA1* амаранта также был использован для трансформации мягкой пшеницы, причем для трансгенных растений также было показано увеличение содержания незаменимых аминокислот [Tamas et al., 2009]. Были получены трансгенные растения кукурузы, сверхэкспрессирующие ген 11S глобулина, кодирующего один из наиболее важных запасных белков семян амаранта с высоким содержанием незаменимых аминокислот (амарантин). Некоторые линии трансгенной кукурузы характеризовались увеличением содержания общего белка и некоторых незаменимых аминокислот на 32% и 8-44% соответственно, по сравнению с нетрансформированными растениями [Rascon-Cruz et al., 2004].

Амарант высоко ценится как лекарственное растение. Масло семян амаранта находит применение в лечении заболеваний ЖКТ, ожогов, опухолей благодаря содержанию сквалена, а из-за высокого содержания пектина отмечена способность зеленых листьев выводить из организма радионуклиды и тяжелые металлы [Офицеров, 2001; Юсифов и др., 2014; Кононков, Сергеева, 2011]. Имеются сообщения, что в амаранте содержатся противораковые вещества. Например, у амаранта был изучен луназин-подобный пептид, который способен проникать в ядро клеток и ингибировать канцероген-индуцируемую трансформацию NIH-3T3 клеток (фибробласты мыши). Этот пептид амаранта проникал в ядро клеток быстрее, чем луназин сои и ингибировал ацетилирование гистонов [Maldonado-Cervantes et al., 2010]. На крысах было показано, что белки амаранта могут обладать антитромботическим эффектом, что может говорить о возможности применения амаранта при сердечнососудистых заболеваниях [Sabbione et al., 2015]. Также на крысах были проведены опыты по определению антиоксидантного статуса, липидного профиля и артериального давления при кормлении белками амаранта. Было выявлено, что при таком кормлении у крыс уменьшается содержание в плазме общего холестерина, увеличивается железомвосстанавливающая активность плазмы, уменьшается содержание 2-тиобарбитуровой кислоты, супероксиддисмутазы и снижается кровяное давление [Lado et al., 2015]. Имеются

данные, что амарант может быть полезен в качестве антиоксиданта в период постменопаузы у женщин. Было показано, например, что при использовании порошка из листьев амаранта *A. tricolor* и мoringи *Moringa oleifera* у женщин 45-60 лет в сыворотке крови повышалось содержание ретинола, аскорбиновой кислоты, глутатионпероксидазы, супероксиддисмутазы, в то время как содержание малонового альдегида и глюкозы снижалось [Kushwaha et al., 2014].

Было показано, что преинкубация клеток линии SH-SY5Y в экстрактах *A. lividus* и *A. tricolor* способствует уменьшению нейротоксичности, вызванной конечными продуктами гликирования (advanced glycation end-products (AGE)). Более того, экстракты этих амарантов уменьшали уровень экспрессии провоспалительных цитокинов TNF- α , ИЛ-1 и ИЛ-6 в клетках обработанных AGE [Amornrit, Santiyanont, 2015]. В связи с полученными данными, авторы предлагают использовать амарант в качестве овоща с лечебными свойствами при хронических воспалительных процессах в нервной системе, которые характерны, к примеру, для болезней Альцгеймера и Паркинсона. Антиоксидантные свойства амаранта могут быть применены и для профилактики и лечения других болезней, связанных с воспалением. Из большого количества овощей, фруктов и лекарственных растений Кении именно амарант способствовал наиболее существенному снижению содержания фактора некроза опухоли TNF- α [Tufts et al., 2015]. В связи с полученными данными, и учитывая высокое содержание незаменимых аминокислот, авторы предлагают использовать амарант для профилактики болезни квасиоркора, которая развивается из-за недостатка белков в рационе.

Амаранты также привлекают внимание любителей декоративных растений своей яркой окраской и способностью долгое время хранить первоначальную форму. В декоративных целях из рода *Amaranthus* культивируют преимущественно 4 вида: амарант метельчатый (*A. paniculatus*), амарант печальный (*A. hypochondriacus*), амарант хвостатый (*A. caudatus*) и амарант трехцветный (*A. tricolor*) [Железнов, 2005].

Отечественные работы по селекции амаранта

Изучение перспективных для селекции отечественных сортов амаранта начали проводить еще в 1989-1994 гг. на территории Ботанического сада Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского, затем в 2004-2010 гг. на опытном поле ФГНУ РосНИИСК "Россорго". Интродукции подвергли 20 сортообразцов

амаранта, которые относятся к 7 видам: *A. aureus* Dietr., *A. caudatus* L., *A. cruentus* L., *A. hybridus* L., *A. hypochondriacus* L., *A. paniculatus* L., *A. tricolor* L. Исследовали сортообразцы амаранта на продолжительность межфазных периодов, урожайность, высоту растений, длину главных соцветий по "Методике государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур" и определяли биохимические показатели качества семян. В результате проделанной оценки были выделены перспективные сортообразцы: на высокую урожайность надземной биомассы: – *A. paniculatus* L., *A. cruentus* L. (зеленая форма), *A. paniculatus* L. Roter Paris; семян – *Amaranthus paniculatus* L., *A. cruentus* L. (зеленая форма), *A. hybridus* L. Erythrostachys, *A. hybridus* L. Flavus, *A. paniculatus* L. Roter Paris, *A. tricolor* L.; на высокорослость – *A. paniculatus* L., *A. caudatus* L. f. rubro, *A. hybridus* L., *A. hypochondriacus* L. f. purpurea; на низкорослость – *A. hybridus* L. Pygmy Torch, *A. hypochondriacus* L. Вошли в перечень ценных сортообразцов амаранта на улучшение качества урожая: на высокое содержание сырого протеина в семенах – *A. hybridus* L. Flavus, *A. hypochondriacus* L., *A. tricolor* L., *A. caudatus* L. var. gibbosus, *A. cruentus* L. (багряная форма); жира – *A. caudatus* L. f. rubro, *A. hybridus* L. Elbrus, *A. caudatus* L. (черносемянный), *A. aureus* Dietr., *A. caudatus* L. var. albiflorus, *A. hybridus* L. var. Aurea, *A. cruentus* L. (багряная форма); на повышение содержания сырого протеина в надземной биомассе – *A. caudatus* L. f. rubro, *A. hybridus* L., *A. cruentus* L. (зеленая форма), *A. hybridus* L. Pygmy Torch, *A. hypochondriacus* L., *A. hypochondriacus* L. f. purpurea, *A. caudatus* L. var. albiflorus, *A. hybridus* L. var. Aurea, *A. cruentus* L. (багряная форма) [Шор и др., 2010].

С 2008 года в Государственный реестр селекционных достижений РФ включены 20 сортов амаранта отечественной селекции. В группу силосных вошли следующие сорта:

1. «Подмосковный» (районированный в 2000 году) селекции ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса;
2. «Кизлярец», включен в Госреестр в 2001 году, селекции ГНУ ВНИИССОК, сорт силосного и семенного направления;
3. «Чергинский», селекции Института цитологии и генетики Сибирского отделения РАН;
4. «Кинельский 254», селекции ГНУ Поволжского НИИ селекции и семеноводства, включен в Госреестр в 2004 году;
5. «Янтарь», включен в Госреестр в 2006 году, селекции ГНУ Алтайского НИИСХ;
6. «Каракула», включен в Госреестр в 2007 году, селекции ГНУ Ставропольского НИИСХ.

В группу овощных культур включены следующие сорта амаранта:

1. «Валентина», включен в Госреестр в 1999 году, селекции ГНУ ВНИИССОК;
2. «Крепыш», включен в Госреестр в 2004 году, селекции ГНУ ВНИИССОК;
3. «Памяти Коваса», включен в Госреестр в 2004 году, селекции ГНУ ВНИИССОК;

В группу цветочно-декоративных культур включены следующие сорта амаранта:

1. «Зеленая сосулька», включен в Госреестр в 2004 году, селекции ГНУ ВНИИССОК;
2. «Булава», включен в Госреестр в 2005 году, селекции ГНУ ВНИИССОК;
3. «Ангелина», включен в Госреестр в 2005 году, селекции ФГОУ ВПО Саратовский государственный университет и ФГНУ Российский НИПТИ Сорго и кукурузы.

Кроме того, в 2008 году в Госреестр включен сорт «Дюймовочка» селекции ГНУ ВНИИССОК [Кононков и др., 2008]. В 2010 году успешно прошли испытания жарой и засухой амранты, созданные воронежскими селекционерами. Они также внесены в Госреестр РФ, как зерновая культура сорта «Воронежский» и кормовая – сорт «Гигант» [Мирошниченко и др., 2012].

В целом, отечественными селекционерами показано, что амарант может возделываться на обширных территориях нашей страны. Особенно широко распространен амарант в южных регионах, однако для Центрального Черноземья амарант является пока новой культурой. В то же время по проведенным опытам в учхозе КГСХА «Знаменское» разработан способ посева амаранта метельчатого и получены результаты, свидетельствующие о перспективности его возделывания в Центральном Черноземье [Бобылев, 2009]. Такие же выводы можно сделать по итогам исследовательских работ осуществленных над амрантом метельчатым в условиях Республики Башкортостан. Полученные данные за 2004 - 2010 гг. показывают высокую продуктивность зеленой массы ~ 22,4 -50,5 т/га и семян ~ 0,22- 0,63 т/га [Кузнецов, 2011].

Таким образом, селекционные работы по выведению новых сортов амаранта в нашей стране ведутся довольно интенсивно и получено большое количество отечественных сортов этой культуры с улучшенными ростовыми характеристиками и другими хозяйственно ценными признаками. Амарант в нашей стране стремительно набирает популярность и вероятно вскоре станет одной из важных культур выращиваемых отечественными сельхозпроизводителями. Однако для увеличения продуктивности и урожайности амаранта могут быть

использованы не только методы селекции, но и современные методы генной инженерии.

Создание трансгенных растений амаранта методом агробактериальной трансформации

Работ, посвященных генетической трансформации амаранта, в литературе встречается крайне мало. На данный момент для амаранта разработаны лишь два метода агробактериальной трансформации, а именно эмбрионного каллуса [Jofre-Garfias et al., 1997] и сегментов эпикотилей [Pal et al., 2012].

Для агробактериальной трансформации эмбрионного каллуса в работе [Jofre-Garfias et al., 1997] использовали семена *A. hypochondriacus*. Метод трансформации заключался в предварительной стерилизации семян путем их погружения в 70% этанол в течение одной минуты, затем проводили 15 минутную инкубацию в 0,01% HgCl₂, при этом было необходимо создание разрежения воздуха в течение первых пяти минут обработки, и в завершении стерилизации семена тщательно промывали дистиллированной водой. Далее стерильные семена вымачивали в воде в течение 2-5 ч, после чего зародыши разрезали в продольном направлении острым лезвием на две половины и отбирали части зародыша для получения эмбриональной ткани. Экспланты зрелого зародыша культивировали на среде МС с добавлением 10 мкМ 2,4-Д (среда М008) или Дикамба (среда М009), 10% кокосовой воды и 3% сахарозы. Инкубировали экспланты при 25±2°С 16 часов при интенсивности света 50 ммоль на кв. м в сек. Контрольную регенерацию растений осуществляли с помощью переноса эмбрионных каллусов на среду МС, содержащую 2% сахарозы, но без регуляторов роста и инкубировали в тех же условиях, как указано выше. Трансгенные растения амаранта получали путем инокуляции эксплантов зрелых зародышей семян *A. hypochondriacus* со штаммом агробактерии, содержащим плазмиду pGV2260 (pEsc4), несущей гены, кодирующие NPTII и GUS. Экспланты культивировали в бактериальной суспензии, содержащей 10⁷ клеток/мл в течение 5-10 мин, затем переносили их на бумажный фильтр, и далее культивировали на средах М008 или М009 в течение 24 часов в темноте при температуре 25±2°С. Далее экспланты переносили на селективную среду МС, содержащую регуляторы роста и 500 мг/л клафорана. Экспланты инкубировали при освещении 50 ммоль на кв. м в сек, пересаживали на свежую селективную среду один раз в месяц. Полученные каллусы переносили на среду МС, дополненную 2% сахарозой и инкубировали, как описано выше. Первые проростки начинали появляться через полмесяца инкубации. Регенерированные растения

переносили в почву и выращивали при $25\pm 2^\circ\text{C}$ в 12-часовом дне в климатикамере с целью стимуляции развития соцветий и образования семян в течение короткого времени.

В работе по агробактериальной трансформации сегментов эпикотилей использовали *A. tricolor* [Pal et al., 2012]. Обеззараживание семян происходило по следующей схеме: семена выдерживали под струей водопроводной воды в течение 30 минут, затем 8 минут - в водном растворе 7% гипохлорита натрия и 5% типолола, промывали автоклавированной водопроводной водой (пять-шесть раз); поверхность дезинфицировали 0,1% водным раствором HgCl_2 в течение 5 мин и промывали дважды стерильной дистиллированной водой. Обработанные таким образом семена высевали на среду, содержащую соли МС, витамины и 30 г/л сахарозы. Семена проращивали при температуре $25\pm 1^\circ\text{C}$ при интенсивности света 35 ммоль на кв. м в сек и относительной влажности 60%. Из 7-дневных проростков вырезали сегменты эпикотилей длиной 1-2 см. Далее переносили сегменты эпикотилей на среду МС, содержащую N^6 -бензиладенин и нафтилукусную кислоту, в которой проводили культивирование эксплантов в течение 1-6 суток. Образовавшиеся побеги поддерживали при температуре $25\pm 1^\circ\text{C}$ при 16-ти часовом дне и интенсивности света 50 ммоль на кв. м в сек. В качестве векторных систем для трансформации использовались два штамма *A. tumefaciens* LBA4404 и EHA105, несущие бинарную плазмиду p35SGUSINT, которая кодирует гены *NPTII* и *GUS*. Далее производили поранение эксплантов, погружали их в бактериальную суспензию на 10 минут, и проводили сокультивацию на 0,8% агаре, содержащем среду для регенерации растений (с добавлением N^6 -бензиладенина и нафтилукусной кислоты). Для совместного культивирования эксплантов после инфицирования применяли два различных метода. В первом методе инфицированные экспланты были непосредственно размещены на культуральной среде в чашках Петри, а во втором способе, экспланты после заражения помещали на стерильный фильтровальный бумажный диск, который покрывали другой стерильной фильтровальной бумагой такого же размера, и культивировали в чашках Петри на культуральной среде под рассеянным светом интенсивностью 10 ммоль на кв. м в сек. После совместного культивирования экспланты дважды промывали стерильной дистиллированной водой, сушили и переносили на среду МС с 0,8% агаром, N^6 -бензиладенином и нафтилукусной кислотой, а также с добавлением бактерицидного антибиотика цефотаксима. После двухнедельного

культивирования экспланты пересаживали на свежую регенерационную среду с цефотаксимом, а также фитотоксичным антибиотиком канамицином (75 мкг/мл) и отбирали предполагаемые трансформированные экспланты, способные образовывать побеги на селективной среде.

В целом, методы регенерации побегов из недифференцированных клеток для различных культурных видов и сортов амаранта остаются не отработанными. В связи с этим необходимо разрабатывать и использовать универсальные, низкокзатратные и легко воспроизводимые методы трансформации генома амаранта. Применение таких методов позволит в короткие сроки получать большое количество вариантов и линий трансгенных растений амаранта, которые могут быть использованы для всестороннего изучения влияния экспрессии различных трансгенов на параметры роста этой культуры. Перспективным подходом для создания трансгенных растений амаранта может стать метод трансформации путем погружения соцветий в агробактериальную суспензию, осуществляемый *in vivo* [Clough, Bent, 1998]. Метод «floral dip», как его обычно называют в англоязычной литературе, на данный момент нашел широкое применение не только при трансформации модельного объекта арабидопсиса, но и при создании трансгенных растений рапса [Wang et al., 2003], льна [Bastaki, Cullis, 2014], редьки [Curtis, Nam, 2001] и других растений. Не так давно метод погружения цветков был испытан и на амаранте, что позволило получить 12 трансформантов этой культуры, трансгенность которых была доказана при помощи ПЦР-анализа [Munusamy et al., 2013]. Сообщается, что эффективность трансформации амаранта методом «floral dip» составила от 0,2 до 1,8% в зависимости от примененной генно-инженерной конструкции. К сожалению, авторы статьи не сообщают, какой вид и сорт амаранта был использован для трансформации, но полученные этими исследователями данные позволяют надеяться, что метод погружения цветков вполне может быть успешно использован для разных видов и сортов амаранта, а это в свою очередь уменьшает трудоемкость работ по трансформации данной культуры.

Еще до знакомства с публикацией Munusamy с соавт. мы также решили испытать метод погружения цветков для агробактериальной трансформации амаранта. В экспериментах были задействованы *A. retroflexus*, *A. viridis* и *A. cruentus*. Агробактериальную трансформацию осуществляли, начиная с момента начала формирования соцветия и до наступления периода интенсивного цветения. В агробактериальную суспензию дополнительно добавляли ацетосирингон, суперсмачиватель Silwet

Gold, 6-бензиламинопурин и сахарозу. Концентрация реагента Silwet Gold была увеличена в 2 раза по сравнению с составом агробактериальной суспензии, использованной для рапса [Михайлова, Кулуев, 2015], так как соцветия амаранта, в отличие от рапса, содержат большое количество гидрофобных волосков. Соцветия амаранта с молодыми цветками погружались в ёмкость с агробактериальной суспензией на 3-5 минут, затем оборачивались полиэтиленовой плёнкой на сутки для

предотвращения высыхания. После созревания семян их собирали, сушили при комнатной температуре в течение месяца, а затем замачивали их в растворе с селективным антибиотиком гигромицином. Далее высаживали обработанные семена на почву и проводили отбор трансгенных проростков по фенотипу (рис. 8). Потенциально трансгенными считали проростки, не отстающие в росте и без признаков хлороза на листьях.

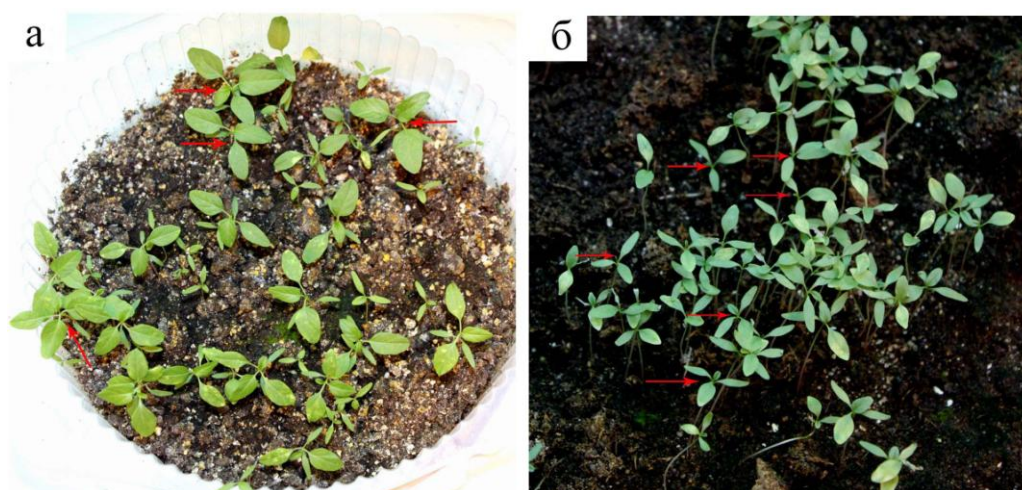


Рис. 8. Выращивание проростков амаранта после агробактериальной трансформации соцветий методом floral dip: а – проростки *A. retroflexus*; б – проростки *A. viridis*. Красными стрелками обозначены предполагаемые трансгенные растения, отобранные для дальнейшего анализа.

Далее проростки амаранта дополнительно опрыскивались гигромицином и все растения с признаками пожелтения листьев или отставания в росте дополнительно удалялись. Однако ПЦР-анализ показал, что лишь около трети отобранных по фенотипическим признакам растений амаранта являются трансгенными. В целом эффективность трансформации амаранта в наших работах не уступала результатам, полученным ранее [Munusamy et al., 2013]. Таким образом, на трех видах амаранта нами была отработана технология агробактериальной трансформации методом погружения цветков и были получены весьма обнадеживающие результаты. Владея такой технологией уже можно планировать работы по целенаправленному увеличению продуктивности, урожайности и стрессоустойчивости амаранта методами генной инженерии.

Перспективы генной инженерии амаранта

Существенного изменения продуктивности и других параметров роста амаранта можно добиться путем создания их трансгенных форм, которые впоследствии могут быть использованы для

получения ГМ-сортов этой культуры с хозяйственно-ценными признаками. К нашему удивлению, исходя из данных базы ISAAA (ISAAA's GM Approval Database), в мире пока нет ни одного официально зарегистрированного и разрешенного для выращивания ГМ-сорта амаранта. Вероятнее всего, дело в том, что большинство ГМ-сортов различных культур первого поколения характеризовались устойчивостью к гербицидам или устойчивостью к поеданию насекомыми и зарастания сорняками не столь актуальны, как для многих других культур. Более того, амарант до недавнего времени выращивался на гораздо меньших площадях, чем другие культуры и спрос на ГМ-сорта поэтому был, видимо, очень низким. Но учитывая все возрастающий интерес к данной культуре, спрос на ГМ-сорта амаранта тоже будет увеличиваться.

Амарант отличается высоким уровнем устойчивости к болезням, засухе, жаре и засолению. То есть амарант уже от природы обладает высоким уровнем устойчивости как к абиотическим, так и к биотическим стрессовым факторам. Однако для

России одной из проблем при выращивании амаранта остается теплолюбивость всех его видов и сортов. Например, оптимальная температура прорастания семян варьирует в пределах 20-25°C [Кононков, Сергеева, 2011], причем оптимальная температура для развития составляет 25-30°C. Всходы амаранта не переносят заморозков, а вегетационный период у него длится не менее 90 дней. Это означает, что амарант может выращиваться в нашей стране в основном в южных областях (южнее широты Москвы), например, в Центральном Черноземье, тогда как на территориях, расположенных севернее широты Москвы, а также в Сибири и на Дальнем Востоке могут возникнуть проблемы с низкой холодоустойчивостью амаранта. В связи с этим, существует необходимость в создании холодо- и морозоустойчивых ГМ-сортов амаранта.

Несмотря на значительный прогресс в познании молекулярных основ холодовой адаптации за последние 70 лет, сложность проблемы все еще препятствует созданию холодоустойчивых культур. В литературе имеются данные о повышении холодоустойчивости трансгенных растений за счет сверхэкспрессии различных генов отклика на низкие положительные температуры. Например, было показано, что при сверхэкспрессии гена глицерол-3-фосфатацилтрансферазы у трансгенных растений обнаруживается повышенная холодоустойчивость, что выражается увеличением содержания в мембранах трансгенных растений табака ненасыщенных жирных кислот и уменьшением повреждения фотосинтетического аппарата при действии холода [Murata et al., 1992]. У трансгенных растений табака сверхэкспрессирующего ген супероксиддисмутазы при действии холодового стресса фотосинтетическая активность была на 20% выше, чем у растений дикого типа [Sen Gupta et al., 1993]. Трансгенные растения арабидопсиса с конститутивной экспрессией холод-индуцируемого гена *COR15a* показали повышенную морозоустойчивость, по сравнению с нетрансгенными растениями [Artus et al., 1996]. Сверхэкспрессия CRT/DRE-связанного транскрипционного фактора CBF1 увеличивала уровень экспрессии *COR*-генов (cold-regulated), а также способствовала увеличению морозоустойчивости трансгенных растений без предварительной холодовой акклимации [Jaglo-Ottosen et al., 1998]. Имеются сведения об увеличении холодоустойчивости растений, при внедрении в них генов ω -3 десатуразы, глутатион-S-трансферазы, глутатионпероксидазы,

транскрипционных факторов DREB1, OSMYB4, CBF3, ZAT12, холиноксидазы А, пролиндегидрогеназы, *COR*-генов с номерами 15, 19, 39 и других [Gulzar et al., 2011]. Таким образом, в литературе имеется довольно обширная информация о том, какие гены могут быть потенциально использованы для повышения холодоустойчивости растений и при планировании работ по генной инженерии амаранта эти данные также необходимо учитывать.

Кроме устойчивости к стрессовым факторам, для любого культурного растения остается актуальным вопрос повышения его продуктивности. У амаранта вся вегетативная часть используется в качестве корма и пищи, а значит, существует необходимость в улучшении параметров роста листьев и стебля. Для этого могут быть использованы гены, участвующие в регуляции клеточного деления и роста клеток растяжением. Например, известно, что сверхэкспрессия транскрипционного фактора AINTEGUMENTA стимулирует клеточные деления и рост клеток растяжением, что способствует существенному увеличению размеров надземных органов, по сравнению с растениями дикого типа [Кулуев и др., 2012а; 2013а]. Недавно было показано, что важную роль в регуляции размеров органов у растений выполняют белки с OSR-доменом [Feng et al., 2011; Кулуев и др., 2013б]. У *A. thaliana* обнаружено и изучено четыре гена, кодирующие белки данной группы: *ARGOS*, *ARGOS-LIKE (ARL)*, *OSR1* и *OSR2* [Hu et al., 2003; Hu et al., 2006; Feng et al., 2011; Qin et al., 2014]. Эти гены кодируют трансмембранные белки, располагающиеся на эндоплазматическом ретикулуме и предположительно участвующие в передаче и трансдукции сигналов от фитогормонов к транскрипционным факторам. Сверхэкспрессия белков с OSR-доменом способствует увеличению размеров надземных органов трансгенного *A. thaliana* за счет положительного влияния на процессы клеточного деления и роста клеток растяжением [Feng et al., 2011]. Нами было показано, что *OSR*-гены при конститутивной экспрессии способствуют увеличению размеров листьев и стебля также в гетерологичных условиях, например, в трансгенных растениях табака [Кулуев и др., 2013б] и рапса [Михайлова, Кулуев, 2015].

Для улучшения параметров роста и увеличения размеров органов могут быть использованы также гены белков, обеспечивающих рост клеток растяжением. Наиболее известными белками, вовлеченными в регуляцию и обеспечение растяжения клеточных стенок, являются экспансины. Было показано, что

эктопическая экспрессия гена *TaEXPB23* β-экспансина, выделенного из колеоптилей пшеницы, приводит к ускоренному росту листьев и междоузлий на ранних стадиях развития растений [Xing et al., 2009]. Морфологический анализ трансгенных растений с повышенной и пониженной экспрессией гена экспансина петунии *PhEXPA1* показал, что увеличиваются как размеры клеток, так и конечные размеры органов [Dal Santo et al., 2011]. Эктопическая экспрессия гена *PttEXPA1*, кодирующего экспансин гибридной осины, способствовала увеличению размеров междоузлий и площади листьев у трансгенной осины [Gray-Mitsumune et al., 2008]. Трансгенные растения арабидопсиса с конститутивной экспрессией гена экспансина *AtEXPA10* характеризовались увеличением длины черешков и площади листовой пластинки [Cho, Cosgrove, 2000]. Конститутивная экспрессия генов экспансинов в трансгенных растениях табака также способствовала увеличению размеров листьев, стебля и цветков за счет стимуляции роста клеток растяжением [Кулуев и др., 2012б; 2013в; 2014]. Таким образом, в литературе имеется обширная информация о потенциальных целевых генах, которые могут быть использованы при создании трансгенных растений амаранта с повышенной продуктивностью таких вегетативных органов, как листья и стебли. Однако амарант в основном выращивают для получения из него масла, муки и крупы, поэтому существует также необходимость повышения продуктивности семян этой культуры. Необходимо отметить, что для увеличения продуктивности семян также могут быть использованы рассмотренные выше гены, которые участвуют в регуляции клеточного деления и растяжения. Например, было показано, что конститутивная экспрессия транскрипционного фактора *AINTEGUMENTA* в трансгенных растениях способствует увеличению размеров не только цветков, листьев и стебля, но и семян [Mizukami, Fischer, 2000; Confalonieri et al., 2014]. Нами ранее было показано, что у трансгенных растений рапса с конститутивной экспрессией *OSR*-гена *ARGOS-LIKE* наблюдается увеличение объема и веса семян на 23% и 29% соответственно по сравнению с контрольными растениями дикого типа [Михайлова, Кулуев, 2015]. Сверхэкспрессия гена *IbEXPI* экспансина батата способствовала увеличению урожайности семян арабидопсиса в 2,1-2,5 раза: семена трансгенных растений были более крупными, а также накапливали больше белка и крахмала [Bae et al., 2014].

В литературе имеется множество сообщений, касающихся целенаправленного увеличения

урожайности семян методами генной инженерии. Например, повышенная экспрессия гена переносчика сахарозы *AtSUC2* в трансгенных растениях риса под контролем промотора флоемного белка 2 способствовала повышению урожайности семян на 16%. Ускорялся налив семян, увеличивалось количество семян и их масса, фотоассимиляты переносились из листьев в семена в большей степени, чем в растениях дикого типа [Wang et al., 2015]. У трансгенных растений риса с повышенной экспрессией ABC1-подобной протеинкиназы *OsAGSW1* наблюдалось значительное увеличение размеров и массы семян и скорости наполнения зерна [Li et al., 2015]. В литературе обсуждается также возможность применения генов SBP-домен содержащего транскрипционного фактора *OsSPL16* и *TONNEAU1*-рекрутирующего белка для одновременного улучшения урожайности и качества зерна [Wang et al., 2015]. Срок хранения семян, судя по всему, может быть увеличен за счет подавления экспрессии липоксигеназы, так как именно этот фермент участвует в перекисном окислении липидов семян. У трансгенных растений риса экспрессирующей участок гена липоксигеназы *LOX3* в антисмысловой ориентации увеличивалась устойчивость эндоспермы семян к хранению. Через один год хранения семян у трансгенных растений скорость прорастания была выше на 40%, чем у растений дикого типа [Xu et al., 2015]. Что касается содержания масла в семенах, то было показано, что при одновременном увеличении уровня экспрессии генов транскрипционного регулятора гликолиза и синтеза жирных кислот *WRINKLED1* и диацилглицерин-ацилтрансферазы в сочетании с подавлением экспрессии гена триацилглицероллипазы *SUGAR-DEPENDENT1* происходило увеличение как содержания масла в семенах, так и увеличение массы семян [van Erp et al., 2014]. Сверхэкспрессия гена арахиса *AhLPAT2*, кодирующего ацилтрансферазу лизофосфатидиловой кислоты, в трансгенных растениях арабидопсиса способствовала увеличению массы семян и повышению содержания масла в семенах. Более того, возрастало не только общее содержание жирных кислот, но и изменялась пропорция ненасыщенных жирных кислот в сторону их увеличения [Chen et al., 2015].

Заключение

Несмотря на более чем столетнюю историю возделывания амаранта в России, эта культура до сих пор остается недооцененной и видимо потому малораспространенной. Однако это растение может найти весьма широкое применение в будущем, в

первую очередь, в качестве пищевой культуры, так как его семена и вегетативные части содержат много белка с высоким уровнем содержания незаменимых аминокислот. Амарант полностью соответствует не потерявшему свою актуальность высказыванию Гиппократата: «Ваша пища должна быть лекарством, а ваше лекарство должно быть пищей», так как это растение обладает двумя важнейшими полезными для организма свойствами – антиоксидантным и противовоспалительным. Исходя из многочисленных литературных данных последних лет можно сделать вывод, что потребление продуктов питания из амаранта может способствовать уменьшению общего уровня воспалительных процессов, которые часто являются индикаторами старения человеческого организма. Воспалительные процессы, в свою очередь, способствуют развитию не только аутоиммунных заболеваний, но и таких отклонений и болезней как ожирение, сахарный диабет, атеросклероз, гипертония, рак, инсульт, инфаркт и другие. У России есть огромный потенциал для увеличения производства амаранта, так как в нашей стране имеются большие территории с плодородной почвой и с достаточным для растений количеством воды. Определенным ограничением для выращивания амаранта в России может стать холод и нехватка солнечного света осенью, однако целенаправленный селекционный отбор на холодоустойчивость и уменьшение сроков вегетации, а также применение современных методов генной инженерии может привести к созданию новых сортов амаранта, способных давать хороший урожай не только в южных, но и в северных регионах России.

Список литературы

1. Бобылев В.С. Амарант метельчатый - перспективная кормовая культура для Центрального Черноземья // Аграрная наука. 2009. №8. С. 20-22.
2. Буянкин В.И. Слово об амаранте // Научно-агрономический журнал. 2014. № 2 (95). С. 26-31.
3. Быков А.И. Проблема кормового белка в Зауралье и основные пути ее решения // Аграрный вестник Урала. 2008. № 4 (46). С. 71-72.
4. Веселовський І.В., Лисенко А.К., Манько Ю.П. Атлас - визначник бур'янів Києв: Урожай. 1988.
5. Высочина Г.И. Амарант (*Amaranthus L.*): химический состав и перспективы использования (обзор) // Химия растительного сырья. 2013. № 2. С. 5-14..
6. Высочина Г.И., Кукушкина Т.А., Железнова Н.Б., Железнов А.В. Биологически активные вещества амаранта (*Amaranthus L.*) из коллекции Института цитологии и генетики СО РАН (Новосибирск) // Химия в интересах устойчивого развития. 2012. С. 679-685.
7. Гинс М.С., Лапо О.А. Обогащение чая черного байхового антиоксидантными веществами листьев амаранта // Научно-практический журнал "Овощи России". 2014. № 2 (23). С. 37-39.
8. Гинс М.С., Торрес Миньо К.Х., Гинс Е.М. Изучение свойств красящего экстракта из соцветий и листьев амаранта и перспективы его использования // Научно-практический журнал "Овощи России". 2014. № 4 (25). С. 84-87.
9. Дерканосова Н.М., Гинс В.К., Лупанова О.А., Андропова И.И. Разработка способов получения и применения натурального пищевого красителя // Техника и технология пищевых производств. 2015. № 1. С. 18-23.
10. Дроздов С.Н., Холопцева Е.С., Коломейченко В.В. Свето-температурные характеристики фотосинтеза у двух видов амаранта // Сельскохозяйственная биология. 2014. № 5. С. 96-101.
11. Железнов А.В. Амарант - хлеб, зрелище и лекарство // Химия и жизнь. 2005. № 6. С. 56-61.
12. Журавская А.Н., Воронов И. В., Поскачина Е. Р. Определение компонентного состава семян и листьев представителей рода *Amaranthus L.*, произрастающих в условиях Центральной Якутии // Вестник СВФУ. 2012. Т.9. №3. С. 47-51.
13. Кононков П.Ф., Гинс В.К., Гинс М.С. Освоение амаранта в России // Аграрное обозрение. 2013. №4 (38). С. 22-28.
14. Кононков П.Ф., Гинс М.С. Интродукция амаранта в России // Научно-практический журнал "Овощи России". 2008. №1-2. С. 79-82.
15. Кононков П.Ф., Сергеева В.А. Амарант - ценная овощная и кормовая культура многопланового использования // Аграрный вестник Урала. 2011. №4 (83). С. 63-64.
16. Коренская И.М., Фурса Н.С., Мирошниченко Л.А. Изучение аминокислотного и углеводного состава семян сорта Воронежский амаранта печального, выращиваемого в Воронежской области // Вестник ВГУ. 2011. №2. С. 192-198.
17. Коренская И.М., Фурса Н.С., Мирошниченко Л.А. Состав жирных кислот масла семян амаранта печального // Фармация. 2011. №8. С. 16-17.

18. Кузнецов И.Ю. Проблемы и перспективы внедрения амаранта в производство в Республике Башкортостан // материалы 7-й международной НПК. 2011. Т.20. С.79-82.
19. Кулуев Б.Р., Князев А.В., Ильясова А.А., Чемерис А.В. Эктопическая экспрессия генов *PnANTL1* и *PnANTL2* тополя черного в трансгенных растениях табака // Генетика. 2012а. Т. 48. №10. С. 1162-1170.
20. Кулуев Б.Р., Князев А.В., Лебедев Я.П., Чемерис А.В. Морфофизиологическая характеристика трансгенных растений табака, экспрессирующих гены экспансинов *AtEXPA10* арабидопсиса и *PnEXPA1* тополя // Физиология растений. 2012б. Т. 59. №1. С. 108-117.
21. Кулуев Б.Р., Князев А.В., Чемерис А.В., Вахитов В.А. Морфологические особенности трансгенных растений табака, экспрессирующих ген *AINTEGUMENTA* рапса под контролем промотора вируса мозаики георгина // Онтогенез. 2013а. Т. 44. №2. С. 110-114.
22. Кулуев Б.Р., Князев А.В., Сафиуллина М.Г., Чемерис А.В. Влияние конститутивной экспрессии гена *ARGOS-LIKE* на размеры клеток и органов трансгенных растений табака // Генетика. 2013б. Т.49. №5. С. 587-594.
23. Кулуев Б.Р., Сафиуллина М.Г., Князев А.В., Чемерис А.В. Влияние эктопической экспрессии гена *NtEXPA5* на размеры клеток и рост органов трансгенных растений табака // Онтогенез. 2013в. Т. 44. №1. С. 34-41.
24. Кулуев Б.Р., Князев А.В., Никоноров Ю.М., Чемерис А.В. Роль генов *NtEXPA1* и *NtEXPA4* в регуляции клеточного растяжения при росте листьев табака // Генетика. 2014. Т. 50. №5. С. 560-569.
25. Мирошниченко Л.А., Белоусов В.И., Шаталов Е.П. Пища должна быть лекарством, а лекарство пищей // Межрегиональный информационно-аналитический и научно-популярный журнал "Аграрная тема". 2012. №9 (38). С. 28-30.
26. Мирошниченко Л.А., Золоедов В.И., Жаркова И.М. О реализации проекта "Амарант" на воронежских черноземах // Инновационные фирмы и проекты. ИнВестРегион. 2007. № 3. С. 52-53.
27. Михайлова Е.В., Кулуев Б.Р. Создание трансгенного рапса (*Brassica napus* L.) с конститутивной экспрессией гена *ARGOS-LIKE Arabidopsis thaliana* методом погружения цветков // Биотехнология. 2015. №5. С. 49-58.
28. Михеева Л.А., Брынских Г.Т., Терехина Н.В., Безрукова С.С. Хроматографическое определение аминокислотного состава семян растения амарант // Ульяновский медико-биологический журнал. 2014. №4. С. 98-101.
29. Михеева Л.А., Брынских Г.Т., Якубова А.Р. Экстракция амарантового масла и изучение его физико-химических свойств // Ульяновский медико-биологический журнал. 2014. №3. С. 129-134.
30. Офицеров Е.Н. Амарант - перспективное сырье для фармацевтической промышленности // Химия и компьютерное моделирование. Бутлеровские сообщения. 2001. №5. С. 1-4.
31. Сошникова О.В., Яцюк В.Я. Исследование химического состава *Amaranthus retroflexus* L. // Российский медико-биологический вестник им. академика И.П.Павлова. 2010. №2. С. 135-141.
32. Уажанова Р.У., Кизатова М.Ж. Хлеб "Илийский" функционального назначения // Вестник КрасГАУ. 2010. №9. С. 177-180.
33. Цицилин А.Н. Лекарственные растения на даче и вокруг нас. Полная энциклопедия. М.: Эксмо, 2014. 400с.
34. Чиркова Т.В. Амарант - культура XXI века // Соросовский образовательный журнал. 1999. №10. С. 22-27.
35. Шанцер И.А. Растения средней полосы Европейской России. Полевой атлас. 2-е изд. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. 470 с.
36. Школьник Ю.К. Растения. Полная энциклопедия М.: Эксмо, 2007. 256 с.
37. Шор М.Ф., Жужукин В.И. Изменчивость содержания питательных веществ при интродукции амаранта в Нижнем Поволжье // Кормопроизводство. 2010. №11. С. 28-31.
38. Электронный ресурс: <http://kdspsb2007.narod.ru/publ/amarant1-3.htm>.
39. Юсифов Н.М., Дашдемиров К.Ш., Амиров Ш.А., Керимова Т.Г. Зерно амаранта - источник функционального питания // Наука и современность. 2014. С. 119-121.
40. Amornrit W., Santianont R. Effect of *Amaranthus* on advanced glycation end-products induced cytotoxicity and proinflammatory cytokine gene expression in SH-SY5Y cells // Molecules. 2015. V. 20. P. 17288-17308.
41. Artus N.N., Uemura M., Steponkus P.L., Gilmour S.J., Lin C., Thomashow M.F. Constitutive expression of the cold-regulated *Arabidopsis thaliana* *COR15a* gene affects both chloroplast and protoplast freezing tolerance. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996. V. 93. P. 13404-13409.
42. Bae J.M., Kwak M.S., Noh S.A., Oh M.J., Kim Y.S., Shin J.S. Overexpression of

sweetpotato expansin cDNA (IbEXP1) increases seed yield in *Arabidopsis* // *Transgenic Res.* 2014. V. 23. P. 657-67.

43. Bastaki N.K., Cullis C.A. Floral-dip transformation of flax (*Linum usitatissimum*) to generate transgenic progenies with a high transformation rate // *Journal of Visualized Experiments.* 2014. V. 94. e52189.

44. 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. V. 97. P. 3724–3729.

45. Chakraborty S., Chakraborty N., Agrawal L., Ghosh S., Narula K., Shekhar S., Naik P.S., Pande 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. V. 107. P. 17533-17538.

46. Chen S., Lei Y., Xu X., Huang J., Jiang H., Wang J., Cheng Z., Zhang J., Song Y., Liao B., Li Y. The Peanut (*Arachis hypogaea* L.) gene *AhLPAT2* increases the lipid content of transgenic *Arabidopsis* seeds // *PLoS One.* 2015.

47. Cho H.T., Cosgrove D.J. Altered expression of expansin modulates leaf growth and pedicel abscission in *Arabidopsis thaliana* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2000. V. 97. P. 9783–9788.

48. Clough S.J., Bent A.F. Floral dip: a simplified method for *Agrobacterium*-mediated transformation of *Arabidopsis thaliana* // *The Plant Journal.* 1998. V. 16. P. 735-743.

49. Confalonieri M., Carelli M., Galimberti V., Macovei A., Panara F., Biggiogera M., Scotti C., Calderini O. Seed-specific expression of AINTEGUMENTA in *Medicago truncatula* led to the production of larger seeds and improved seed germination // *Plant Molecular Biology Reporter.* 2014. V. 32. P. 957–970.

50. Curti I.S., Nam H. Transgenic radish (*Raphanus sativus* L. longipinnatus Bailey) by floral dip method plant development and surfactant are important in optimizing transformation efficiency // *Transgenic Res.* 2001. V. 10. P. 363-371.

51. Dal Santo S., Fasoli M., Cavallini E. *PhEXPA1*, a *Petunia hybrida* expansin, is involved in cell wall metabolism and in plant architecture specification // *Plant Signal Behav.* 2011. V. 6. P. 2031–2034.

52. Feng G., Qin Z., Yan J. *Arabidopsis ORGAN SIZE RELATED1* regulates organ growth and final organ size in orchestration with *ARGOS* and *ARL* // *New Phytologist.* 2011. V. 191. P. 635–646.

53. Gray-Mitsumune M., Blomquist K.,

McQueen-Mason S. Ectopic expression of a wood-abundant expansin PttEXPA1 promotes cell expansion in primary and secondary tissues in aspen // *Plant Biotechnol. J.* 2008. V. 6. P. 62-72.

54. Sanghera G.S., Wani S.H., Hussain W., Singh N.B. Engineering cold stress tolerance in crop plants // *Curr. Genomics.* 2011. V. 12. P. 30–43.

55. Hu Y., Xie Q., Chua N. The *Arabidopsis* auxin-inducible gene *ARGOS* controls lateral organ size // *Plant Cell.* 2003. V. 15. P. 1951–1961.

56. Hu Y., Poh H.M., Chua N.H. The *Arabidopsis ARGOS-LIKE* gene regulates cell expansion during organ growth // *Plant.* 2006. V. 47. P. 1–9.

57. ISAAA's GM Approval Database. Updated 24.12.2015. URL: <http://www.isaaa.org/gmapprovaldatabase>.

58. Jofre-Garfias A.E., Villegas-Sepulveda N., Cabrera-Ponce J.L. *Agrobacterium*-mediated transformation of *Amaranthus hypochondriacus*: light- and tissue-specific expression of a pea chlorophyll a/b-binding protein promoter // *Plant Cell Rep.* 1997. V.16. P. 847-852.

59. Jaglo-Ottosen K.R., Gilmour S.J., Zarka D.G., Schabenberger O., Thomashow M.F. *Arabidopsis* CBF1 overexpression induces *COR* genes and enhances freezing tolerance // *Science.* 1998. V. 280. P. 104–106.

60. Kuluev B.R., Avalbaev A.M., Nurgaleeva E.Z., Knyazev A.V., Nikonorov Y.M., Chemeris A.V. Role of *AINTEGUMENTA-like* gene *NtANTL* in the regulation of tobacco organ growth // *J. Plant Physiol.* 2015. V. 189. P. 11-23.

61. Kushwaha S., Chawla P., Kochhar A. Effect of supplementation of drumstick (*Moringa oleifera*) and amaranth (*Amaranthus tricolor*) leaves powder on antioxidant profile and oxidative status among postmenopausal women // *J. Food. Sci. Technol.* 2014. V. 2.

62. Lado M.B., Burini J., Rinaldi G., Anon M.C., Tironi V.A. Effects of the dietary addition of Amaranth (*Amaranthus mantegazzianus*) protein isolate on antioxidant status, lipid profiles and blood pressure of rats // *Plant Foods Hum. Nutr.* 2015. V. 70. P. 371-379.

63. Li T., Jiang J., Zhang S., Shu H., Wang Y., Lai J., Du J., Yang C. OsAGSW1, an ABC1-like kinase gene, is involved in the regulation of grain size and weight in rice // *J. Exp. Bot.* 2015. V. 66. P. 5691-5701.

64. Maldonado-Cervantes E., Jeong H.J., Leon-Galvan F., Barrera-Pacheco A., De Leon-Rodriguez A, Gonzalez de Mejia E., de Lumen B.O., Barba de la Rosa A.P. Amaranth lunasin-like peptide

internalizes into the cell nucleus and inhibits chemical carcinogen-induced transformation of NIH-3T3 cells // *Peptides*. 2010. V. 31. P. 1635-1642.

65. Massange-Sanchez J.A., Palmeros-Suarez P.A., Martinez-Gallardo N.A., Castrillon-Arbelaez P.A., Aviles-Arnaut H., Alatorre-Cobos F., Tiessen A., Delano-Frier J.P. The novel and taxonomically restricted Ah24 gene from grain amaranth (*Amaranthus hypochondriacus*) has a dual role in development and defense // *Front Plant Sci*. 2015. V. 6.

66. Mizukami Y., Fischer R.L. Plant organ size control: AINTEGUMENTA regulates growth and cell numbers during organogenesis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2000. V. 97. P. 942-947.

67. Munusamy U., Abdullah S.A., Aziz M.A., Khazaai H. Female reproductive system of *Amaranthus* as the target for Agrobacterium-mediated transformation // *Advances in Bioscience and Biotechnology*. 2013. V. 4. P. 188-192.

68. Murata N., Ishizaki-Nishizawa O., Higashi S., Hayashi S., Tasaka Y., Nishida I. Genetically engineered alteration in the chilling sensitivity of plants // *Nature*. 1992. V. 356. P. 710-713.

69. Pal A., Swain S.S., Das A.B. Stable germ line transformation of a leafy vegetable crop amaranth (*Amaranthus tricolor* L.) mediated by *Agrobacterium tumefaciens* // *In Vitro Cellular & Developmental Biology - Plant*. 2013. V. 49. P.114-128.

70. Palmeros-Suarez P.A., Massange-Sánchez J.A., Martínez-Gallardo N.A., Montero-Vargas J.M., Gomez-Leyva J.F., Delano-Frier J.P. The overexpression of an *Amaranthus hypochondriacus* NF-YC gene modifies growth and confers water deficit stress resistance in *Arabidopsis* // *Plant Sci*. 2015. V. 240. P. 25-40.

71. Qin Z., Zhang X., Zhang X., Feng G., Hu Y. The *Arabidopsis* ORGAN SIZE RELATED 2 is involved in regulation of cell expansion during organ growth // *BMC Plant Biology*. 2014. V. 14. P. 349.

72. Rascon-Cruz Q., Sinagawa-Garcia S., Osuna-Castro J.A., Bohorova N., Paredes-Lopez O. Accumulation, assembly, and digestibility of amarantin expressed in transgenic tropical maize // *Theor. Appl. Genet*. 2004. V. 108. P. 335-342.

73. Sabbione A.C., Rinaldi G., Anon M.C., Scilingo A.A. Antithrombotic effects of *Amaranthus hypochondriacus* proteins in rats // *Plant Foods Hum. Nutr*. 2015.

74. Sen Gupta A., Heinen J.L., Holady

A.S., Burke J.J., Allen R.D. Increased resistance to oxidative stress in transgenic plants that over-express chloroplastic Cu/Zn superoxide dismutase // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1993. V. 90. P. 1629-1633.

75. Tamas C., Kisgyorgy B.N., Rakszegi M., Wilkinson M.D., Yang M.S., Lang L., Tamas L., Bedo Z. Transgenic approach to improve wheat (*Triticum aestivum* L.) nutritional quality // *Plant Cell Rep*. 2009. V. 7. P. 1085-1094.

76. Tufts H.R., Harris C.S., Bukania Z.N., Johns T. Antioxidant and anti-inflammatory activities of Kenyan leafy green vegetables, wild fruits, and medicinal plants with potential relevance for kwashiorkor // *Evid. Based Complement Alternat. Med*. 2015.

77. van Erp H., Kelly A.A., Menard G., Eastmond P.J. Multigene engineering of triacylglycerol metabolism boosts seed oil content in *Arabidopsis* // *Plant Physiol*. 2014. V. 165. P. 30-36.

78. Velez-Jimenez E., Tenbergen K., Santiago P. D., Cardador-Martínez M.A. Functional attributes of Amaranth // *Austin J. Nutr. Food Sci*. 2014. V. 2.

79. Wang L., Lu Q., Wen X., Lu C. Enhanced sucrose loading improves rice yield by increasing grain size // *Plant Physiol*. 2015. V. 169. P. 2848-2862.

80. Wang W.C., Menon G., Hansen G. Development of a novel Agrobacterium-mediated transformation method to recover transgenic *Brassica napus* plants // *Plant Cell Rep*. 2003. V. 22. P. 274-281.

81. Wang S., Li S., Liu Q., Wu K., Zhang J., Wang S., Wang Y., Chen X., Zhang Y., Gao C., Wang F., Huang H., Fu X. The OsSPL16-GW7 regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality // *Nat. Genet*. 2015. V. 47. P. 949-954.

82. Xia L., Demao J. Transgenic rice overexpressing C₄ photosynthetic genes and their application in breeding // *Europe PubMed Central*. 2005. V. 3. P. 550-556.

83. Xing S.C., Li F., Guo Q.F. The involvement of an expansin gene *TaEXPB23* from wheat in regulating plant cell growth // *Biologia Plantarum*. 2009. V. 53. P. 429-434.

84. Xu H., Wei Y., Zhu Y., Lian L., Xie H., Cai Q., Chen Q., Lin Z., Wang Z., Xie H., Zhang J. Antisense suppression of *LOX3* gene expression in rice endosperm enhances seed longevity // *Plant Biotechnol. J*. 2015. V. 13. P. 526-539.

AMARANTH: FEATURES OF CULTURE, PROSPECTS OF CULTIVATION IN RUSSIA AND GENERATION OF TRANSGENIC RUSSIAN VARIETIES

R.M. Taipova^{1,2}, B.R. Kuluev¹

¹Institute of Biochemistry and Genetics of Ufa Scientific Center of RAS

²Bashkir State University

Resume

This review focuses on the perspective crop for Russia - amaranth. Of the 75 species of amaranth in as vegetables, fodder, grain, medicinal and ornamental plants cultivated 12 species, of which the most widely used *Amaranthus caudatus*, *Amaranthus cruentus* and *Amaranthus tricolor*. A distinctive feature of amaranth from many other crops is the increased stress tolerance which helps to preserve its high productivity even in environments in which many other crops yield is impossible. In this regard, amaranth considered as promising for genetic engineering, which may be a potential donor of genes when making a stress-resistant transgenic plants. The leaves and grains of amaranth contain substances that carry a high nutritional value and are primarily proteins, balanced in terms of essential amino acids, so this plant has great potential for use as a forage and food crop. Amaranth may also find use in medical applications, since this plant extracts have antioxidant and anti-inflammatory properties. Russian plant breeders are working intensively on the development of new grain, silage, vegetable and ornamental varieties of this crop. However, to increase the productivity of amaranth can be used not only selection methods, but also modern techniques of genetic engineering. Methods for transformation of amaranth are still largely undeveloped, there are only three papers, where describes the development of transgenic amaranth. We have mastered the technology of amaranth transformation by floral dip. Mastering this technique allows to plan works to develop of Russian GM varieties of amaranth. Russian GM varieties of amaranth should be characterized by increased cold resistance, improved growth parameters of vegetative organs, as well as increased yield of grain and increased content of oil in seeds.

Keywords: *Amaranthus caudatus*, *A. cruentus*, *A. tricolor*, *A. retroflexus*, essential amino acids, selection of amaranth, amaranth transformation, transgenic amaranth, productivity, yield, stress tolerance.