

УДК: 633.15 : 575.2 : 581.192

## Мінливість вмісту олії в зерні ліній кукурудзи – носіїв ендоспермових мутацій

Д.С.Тимчук<sup>1</sup>, В.В.Мужилко<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Харківська державна зооветеринарна академія (Харків, Україна)  
zoovet@zoovet.kh.ua

<sup>2</sup>Науково-дослідна селекційна станція «НАСКО» (Херсонська область, Україна)  
agrosvitfarm@gmail.com

Досліджено вплив взаємодій ген : генотип і генотип : довкілля на вміст олії в зерні та факторні компоненти модуля цієї ознаки у ліній кукурудзи – носіїв ендоспермових мутацій. Встановлено, що найбільш високими середніми рівнями вмісту олії в зерні і частки в ньому зародку вирізняються носії мутації  $sh_2$ , а вмісту олії в зародку – носії мутацій  $su_1$  та  $se$ . У ліній з тотожним алельним станом кожного з генів структури ендосперму ці ознаки мали кількісну природу і їх прояв залежав від генотипу лінії та погодних умов вирощування. У різних ліній – носіїв однієї мутації абсолютний розмах коливання вмісту олії в зерні досягав 2,7%, частки зародку в зерні – 4,2%, а вмісту олії в зародку – 5,6%. Показано можливість виділення ліній, які поєднують підвищену частку зародку з підвищеним вмістом в ньому олії, а також ліній із стабільно високими рівнями вмісту олії в зерні та його факторних компонентів в різних погодних умовах вирощування.

**Ключові слова:** кукурудза, ендоспермові мутанти, вміст олії в зерні, модуль ознаки, мінливість.

## Variability of grain oil content in the maize inbreds – carriers of endospermic mutations

D.S.Tymchuk, V.V.Muzhilko

The influence of interactions gene : genotype and genotype : environment on the grain oil content and the factor components of its module in the maize inbreds – carriers of endospermic mutations were studied. The highest average levels of grain oil content and the part of germ were inherent to the carriers of mutation  $sh_2$  and the highest levels of germ oil content – to the carriers of mutations  $su_1$  and  $se$ . These traits were notable as having the quantitative nature in the inbreds with the identical allelic state of each gene of endosperm structure and the manifestation of these traits depended on the inbred genotype and weather conditions of growth. The range of variability for the grain oil content in different inbreds – carriers of one mutation reached 2.7%, for the part of germ – 4.2% and for the germ oil content – 5.6%. The possibilities of identification of the inbreds which combined the increased part of germ with the increased content of germ oil as well as inbreds with the stable high levels of grain oil content and its factor components in different weather growing conditions were showed.

**Key words:** maize, endospermic mutants, grain oil content, module of a trait, variability.

## Изменчивость содержания масла в зерне линий кукурузы – носителей эндоспермовых мутаций

Д.С.Тимчук, В.В.Мужилко

Изучено влияние взаимодействий ген : генотип и генотип : среда на содержание масла в зерне и факторные элементы модуля этого признака у линий кукурузы – носителей эндоспермовых мутаций. Установлено, что наиболее высокими средними уровнями содержания масла в зерне и доли в нем зародыша отличаются носители мутации  $sh_2$ , а содержания масла в зародыше – носители мутаций  $su_1$  и  $se$ . У линий с тождественным аллельным состоянием каждого из генов структуры эндосперма эти признаки имели количественную природу и их проявление зависело от генотипа линии и погодных условий выращивания. У различных линий – носителей одной мутации абсолютный размах колебаний содержания масла в зерне достигал 2,7%, доли зародыша в зерне – 4,2%, а содержания масла в зародыше – 5,6%. Показана возможность выделения линий, сочетающих повышенную долю зародыша с повышенным содержанием в нем масла, а также линий со стабильно высокими уровнями содержания масла в зерне и его факторных компонентов в различных погодных условиях выращивания.

**Ключевые слова:** кукуруза, эндоспермовые мутанты, содержание масла в зерне, модуль признака, изменчивость.

## Вступ

При генетичному поліпшенні якості зерна кукурудзи активно використовується біохімічний ефект мутантних генів структури ендосперму (Motto et al., 2011; Rajic, 2007). Цей ефект полягає в утворенні крохмалів з високими частками амілози або амілопектину, підвищенні вмісту в зерні водорозчинних фракцій вуглеводів, а також зростанні вмісту незамінних амінокислот в білку (Boyer, Hannah, 2001; Prasanna et al., 2001). На даний час ідентифіковано і локалізовано біля 10 моногенних мутацій, які поліпшують вуглеводний склад зерна, і понад 10 мутацій, які поліпшують біологічну цінність зернового білка (Hartings et al., 2012).

Однак найбільшої результативності ефект ендоспермових мутацій набуває при одночасному поліпшенні інших показників якості зерна, насамперед вмісту олії. І хоча кукурудза належить до білково-крохмалистих культур (Balconi et al., 2007), вона вважається також промисловим джерелом олії (Moreau, 2005) і має значні перспективи селекційно-генетичного підвищення її вмісту в зерні (Lee, 2009; Murphy, 2014).

Ліпіди є одним з найбільш функціонально значущих класів біохімічних сполук зерна кукурудзи (White, Weber, 2003). Вони є важливим донором енергії, бо їх калорійність більше ніж вдвічі перевищує калорійність крохмалю (Lambert et al., 2004). Окрім того, кукурудзяна олія вирізняється високим вмістом фізіологічно активних незамінних ненасичених жирних кислот і жиророзчинних вітамінів, насамперед А та Е (Arvanitoyannis et al., 2010; Moreau, 2011). Тому доцільність підвищення вмісту олії в зерні кукурудзи сумніву не викликає, а результати проведених досліджень свідчать про принципову можливість вирішення цієї проблеми (Dudley, Lambert, 2004).

Сучасні технології підвищення олійності зерна кукурудзи ґрунтуються на визнанні факту регуляції цієї ознаки локусами кількісних ознак і причинного зв'язку між архітектурою комплексу полігенів, їх експресивністю та характером взаємодій між різними полігенами (Laurie et al., 2004; Motto et al., 2010). В рамках цієї моделі мінливість вмісту олії, пов'язана з її локалізацією у різних частинах зернівки, не враховується.

Поряд з цим відомо, що у кукурудзи понад 80% олії міститься в зародку зерна (Val et al., 2009), і тому як висока частка зародку в зерні, так і високий вміст олії в зародку визначають високий вміст олії в зерні. Це дозволяє розглядати вміст олії в зерні кукурудзи як ознаку з модульною структурною організацією, яка передбачає наявність в ній результуючого і кількох факторних компонентів, взаємодії яких визначають рівень результуючої ознаки (Кочерина, 2009). В даному конкретному випадку вміст олії в зерні може кваліфікуватися як результуюча ознака модуля, а частка зародку в зерні і олійність зародку – як його факторні компоненти.

Використання цієї моделі при підвищенні вмісту олії в зерні має свої переваги, бо при її застосуванні слід очікувати більш високої результативності створення високоолійних форм кукурудзи. Відомо, зокрема, що найбільш високий вміст олії в зерні спостерігається у форм, які поєднують високу частку зародку і його високу олійність (Lambert, 2001).

В цьому зв'язку на найбільшу увагу як джерела підвищеного вмісту олії заслуговують носії ендоспермових мутацій кукурудзи. Всі вони знижують вміст крохмалю в зерні і викликають плейотропний ефект щодо підвищення частки зародку і вмісту в олії в зерні (Тимчук et al., 2004). Окрім того, картовані локуси, які контролюють структуру ендосперму (Coe, Shaeffer, 2005), цілком можуть бути зчеплені з локусами, що контролюють вміст олії в зародку (Grote, 2011; Yang et al., 2012).

Однак практичне використання модульної організації вмісту олії в зерні ендоспермових мутантів кукурудзи потребує наявності у різних носіїв однієї мутації мінливості за факторними ознаками модуля вмісту олії в зерні і забезпечення стабільного рівня прояву цих ознак в різних погодних умовах вирощування. Тому метою наших досліджень було визначення у носіїв ендоспермових мутацій взаємодій ген : генотип і генотип : довкілля за вмістом олії в зерні, часткою в ньому зародку і вмістом олії в зародку, які до цього часу не були предметом спеціального вивчення.

## Об'єкти і методи досліджень

Об'єктом досліджень була вибірка неспоріднених за походженням інбредних ліній кукурудзи (*Zea mays* L.), які є носіями мутацій *o<sub>2</sub>* (*opaque-2*), *sh<sub>1</sub>* (*shrunken-1*), *sh<sub>2</sub>* (*shrunken-2*), *su<sub>1</sub>* (*sugary-1*), *se* (*sugary enhancer*), *su<sub>2</sub>* (*sugary-2*), *ae* (*amylose extender*) та *wx* (*waxy*) з генетичної колекції Національного центру генетичних ресурсів рослин України (по 10 ліній на основі кожної мутації).

Контролями в дослідях були 10 неспоріднених за походженням ліній кукурудзи традиційного типу, які не є носіями жодної з ендоспермових мутацій.

Вирощування ліній експериментальної вибірки здійснювали на науково-дослідній селекційній станції «НАСКО», яка розташована в зоні Степу України, в умовах зрошення протягом 2008–2010 років згідно із загальноприйнятою методикою польового експерименту (Доспехов, 1987). Для аналізу використовували матеріал виключно від контрольованого запилення. Ідентифікацію алейного стану генів структури ендосперму здійснювали за фенотипом зерна (Neuffer et al., 1997).

Частку зародку в зерні визначали за різницею результатів зважувань зерна до і після ручного виділення з нього зародку на випадкових вибірках в 20 зерен по кожному експериментальному варіанту досліджу. Для виділення зародку використовували модифікований метод С.Л.Веллера (Weller et al., 1989), який полягає в замочуванні наважки зерна на 30 годин при 50°C в підкисленій до рН=4 дистильованій воді з додаванням в неї антисептика, ручному виділенні із замоченого зерна зародку і його примусовому підсушуванню при 70°C протягом ночі.

Вміст олії в зерні та зародку аналізували гравіметричним методом С.В.Пушковського після вичерпної екстракції нейтральних ліпідів петролейним ефіром фракції 40–60 (Методи ... , 1987). Повторність біохімічних аналізів – двох-чотирьохразова.

Отримані результати піддавали статистичній обробці методами дисперсійного та кореляційного аналізу (Лакін, 1973). Суттєвість відмінностей між варіантами досліджу визначали шляхом обчислення помилки середньої ( $s_x$ ) і найменшої суттєвої різниці (НІР) для 95% рівня вірогідності. Аналіз реакцій ліній експериментальної сукупності на погодні умови вирощування здійснювали згідно з методикою екологічного випробування зернових культур (Джелали, Литун, 1980), в ході якої обчислювали генотипові ефекти ліній ( $E_i$ ) та коефіцієнти їх регресії на коливання погодних умов вирощування ( $R_i$ ). Порівняння цих показників у різних варіантів досліджу здійснювали за допомогою НІР<sub>0,95</sub>.

### Результати

Отримані результати показали наявність суттєвих відмінностей між середнім вмістом олії в зерні і факторними компонентами модуля цієї ознаки у ліній звичайної кукурудзи та ліній – носіїв різних ендоспермових мутацій (табл. 1).

Таблиця 1.

**Мінливість вмісту олії в зерні і факторних компонентів модуля цієї ознаки у інбредних ліній кукурудзи – носіїв різних ендоспермових мутацій, середнє за результатами випробувань 10 ліній кожного типу в 2008–2010 рр.**

Типи ліній	Вміст олії у зерні, %		Частка зародку в зерні, %		Вміст олії в зародку, %	
	Розмах мінливості (мін.-макс.)	Середня групова ( $\bar{x} \pm s_x$ )	Розмах мінливості (мін.-макс.)	Середня групова ( $\bar{x} \pm s_x$ )	Розмах мінливості (мін.-макс.)	Середня групова ( $\bar{x} \pm s_x$ )
Звичайні	3,8 – 6,2	4,6 ± 0,2	10,6 – 14,5	11,9 ± 0,4	34,5 – 38,4	35,5 ± 0,4
Носії мутації $o_2$	4,6 – 5,3	4,9 ± 0,1	11,6 – 13,4	12,7 ± 0,2	34,7 – 37,1	36,0 ± 0,2
Носії мутації $sh_1$	4,7 – 5,5	5,1 ± 0,1	11,7 – 13,6	12,7 ± 0,2	35,5 – 37,6	36,5 ± 0,2
Носії мутації $sh_2$	12,8 – 15,4	14,3 ± 0,3	18,6 – 22,8	20,6 ± 0,5	38,4 – 43,1	40,8 ± 0,5
Носії мутації $su_1$	7,6 – 10,3	8,6 ± 0,2	16,6 – 18,7	17,5 ± 0,2	41,2 – 46,2	43,4 ± 0,5
Носії мутації $se$	7,8 – 9,8	8,7 ± 0,2	16,5 – 18,7	17,9 ± 0,2	41,8 – 45,3	43,3 ± 0,4
Носії мутації $su_2$	4,7 – 5,8	5,2 ± 0,1	12,5 – 13,9	13,2 ± 0,2	36,2 – 41,8	38,3 ± 0,5
Носії мутації $ae$	4,7 – 5,8	5,3 ± 0,1	12,6 – 14,3	13,3 ± 0,2	36,4 – 38,8	37,6 ± 0,3
Носії мутації $ix$	4,2 – 5,5	4,7 ± 0,1	10,6 – 13,5	12,0 ± 0,3	34,5 – 37,1	35,6 ± 0,3
НІР <sub>0,95</sub>	0,5	0,6	0,8	0,8	1,0	1,1

Носії мутації  $ix$  майже не відрізнялися від кукурудзи звичайного типу за середнім вмістом олії в зерні, часткою в ньому зародку і вмістом олії в зародку, носіям мутацій  $o_2$ ,  $sh_1$ ,  $ae$  та  $su_2$  були властиві дещо підвищені середні рівні цих ознак, але їх найбільш значне зростання викликали мутації  $sh_2$ ,  $su_1$  та  $se$ .

Серед всіх проаналізованих ліній саме носії мутацій  $sh_2$ ,  $su_1$  та  $se$  мали найбільш високі середні рівні обох факторних компонентів модуля вмісту олії в зерні, і це цілком пояснює той факт, що і рівень результуючої ознаки модуля у носіїв цих мутацій був найвищим. Поряд з цим, отримані результати показали, що за середнім вмістом олії в зерні і часткою в ньому зародку носії мутації  $sh_2$  переважали носіїв мутацій  $su_1$  та  $se$ , а за вмістом олії в зародку поступалися ним. Цей факт можна розглядати як свідчення того, що більш значущим факторним компонентом модуля вмісту олії в зерні, принаймні у носіїв мутації  $sh_2$ , є частка зародку, а не його олійність.

Результати кореляційного аналізу показали високу позитивну залежність вмісту олії в зерні всіх проаналізованих мутантів від обох факторних компонентів цієї ознаки (табл. 2).

Таблиця 2.

**Корелятивні взаємозв'язки між вмістом олії в зерні і факторними компонентами модуля цієї ознаки у інбредних ліній кукурудзи – носіїв різних ендоспермових мутацій ( $r$ ), середнє за результатами аналізу 10 ліній кожного типу в 2008–2010 рр.**

Типи ліній	Пари ознак, що корелюють		
	вміст олії в зерні : частка зародку в зерні	вміст олії в зерні : вміст олії в зародку	частка зародку в зерні: вміст олії в зародку
Звичайні	0,96	0,95	0,94
Носії мутації $o_2$	0,79	0,90	0,89
Носії мутації $sh_1$	0,97	0,95	0,94
Носії мутації $sh_2$	0,92	0,77	0,66
Носії мутації $su_1$	0,91	0,63	0,51
Носії мутації $se$	0,84	0,79	0,67
Носії мутації $su_2$	0,97	0,82	0,78
Носії мутації $ae$	0,83	0,87	0,69
Носії мутації $wx$	0,97	0,89	0,84
$r_{\text{табл.}}$ 0,95	0,63		

Це свідчить про те, що підвищення вмісту олії в зерні може бути досягнуто як за рахунок підвищення частки зародку в зерні, так і за рахунок підвищення вмісту в ньому олії. В той же час, отримані результати показали наявність високої позитивної залежності між часткою зародку в зерні і вмістом в ньому олії. Ми, однак, схильні пов'язувати наявність цієї позитивної кореляції не зчепленням генетичних факторів, що регулюють зазначені ознаки, а тією зареєстрованою в наших дослідках закономірністю, що лінії з більш високим рівнем вмісту олії в зерні вирізняються і більш високими рівнями обох його факторних ознак.

Встановлено, що корелятивні взаємозв'язки між результуючою і кожною з факторних ознак у носіїв різних мутацій відмінні. При цьому у найбільш високоолійних мутантів –  $sh_2$ ,  $su_1$  та  $se$  вміст олії в зерні тісніше корелював з часткою зародку, ніж з вмістом в ньому олії.

Як показали отримані дані, ефекти ендоспермових мутацій і за результуючою і за обома факторними компонентами модуля вмісту олії в зерні не є стабільними, і різні лінії на основі однієї мутації проявляють досить широку мінливість цих ознак. Абсолютний розмах варіювання за вмістом олії в зерні досягав 2,7%, частки зародку в зерні – 4,2%, а вмісту олії в зародку – 5,0%, і такі коливання рівнів цих ознак часто перевищували відмінності між їх середніми рівнями у носіїв різних мутацій.

Отримані результати свідчать про те, що і у звичайної кукурудзи, і у носіїв кожної ендоспермової мутації принципово можна виділити лінії з підвищеними рівнями кожної з факторних ознак і їх сукупності, досягаючи таким чином підвищення вмісту олії в зерні. Однак при цьому слід враховувати, що такі лінії становлять практичну цінність лише у випадку, коли підвищені рівні факторних ознак мають спадкову природу, а не є наслідком екологічних реакцій ліній.

Проведені нами дослідження норм реакції ліній звичайної кукурудзи і ліній – носіїв ендоспермових мутацій на погодні умови вирощування показали, що різні лінії на основі однієї мутації дуже відмінні між собою як за генетично зумовленими рівнями результуючого та факторних компонентів модуля вмісту олії в зерні, так і за характером їх реакцій на погодні умови вирощування (табл. 3, 4, 5).

Встановлено, що лінії з високими генотиповими ефектами за компонентами модуля вмісту олії в зерні зустрічаються хоча і рідко, але і серед ліній звичайного типу, і серед носіїв кожної ендоспермової мутації. В наших досліджах найбільш високими генотиповими ефектами за вмістом олії в зерні вирізнялися лінія звичайного типу R-879, а також мутантні лінії БЛ-35 *o<sub>2</sub>*, СS-22 *sh<sub>1</sub>*, SS-389 *sh<sub>2</sub>*, МС-58 *su<sub>1</sub>*, СЕ-414 *se*, АС-32 *su<sub>2</sub>*, АЕ-750 *ae* та ВК-19 *ix*. При цьому високий рівень результуючої ознаки модуля у всіх зазначених ліній супроводжувався високими рівнями одного або обох факторних компонентів, в більшості випадків – частки зародку в зерні.

Таблиця 3.

Результати екологічного випробування ліній кукурудзи – носіїв різних ендоспермових мутацій за вмістом олії в зерні (за оцінками 10 ліній кожного типу в 2008–2010 рр.)

Типи ліній	Генотипові ефекти (E <sub>i</sub> )		НІР <sub>0,95</sub> для порівняння генотипових ефектів	Коефіцієнти регресії на коливання погодних умов вирощування (R <sub>i</sub> )		НІР <sub>0,95</sub> для порівняння коефіцієнтів регресії
	Міні-мальний	Макси-мальний		Міні-мальний	Макси-мальний	
Звичайні	- 0,77	1,63	0,22	0,15	2,12	0,34
Носії мутації <i>o<sub>2</sub></i>	- 0,33	0,33	0,16	- 0,19	1,56	0,40
Носії мутації <i>sh<sub>1</sub></i>	- 0,30	0,46	0,21	- 1,41	2,54	0,61
Носії мутації <i>sh<sub>2</sub></i>	- 1,50	1,14	0,46	0,23	1,66	0,37
Носії мутації <i>su<sub>1</sub></i>	- 0,98	1,75	0,31	0,47	1,41	0,39
Носії мутації <i>se</i>	- 0,85	1,08	0,32	- 0,64	2,04	0,40
Носії мутації <i>su<sub>2</sub></i>	- 0,46	0,61	0,17	- 1,06	2,39	0,38
Носії мутації <i>ae</i>	- 0,54	0,49	0,21	- 2,60	3,73	0,58
Носії мутації <i>ix</i>	- 0,46	0,77	0,24	- 0,84	2,27	0,59

Таблиця 4.

Результати екологічного випробування ліній кукурудзи – носіїв різних ендоспермових мутацій за часткою зародку в зерні (за оцінками 10 ліній кожного типу в 2008–2010 рр.)

Типи ліній	Генотипові ефекти (E <sub>i</sub> )		НІР <sub>0,95</sub> для порівняння генотипових ефектів	Коефіцієнти регресії на коливання погодних умов вирощування (R <sub>i</sub> )		НІР <sub>0,95</sub> для порівняння ступенів регресії
	Міні-мальний	Макси-мальний		Міні-мальний	Макси-мальний	
Звичайні	- 1,32	2,58	0,70	- 0,65	1,84	0,64
Носії мутації <i>o<sub>2</sub></i>	- 1,03	0,70	0,21	- 0,71	1,77	0,45
Носії мутації <i>sh<sub>1</sub></i>	- 0,93	0,97	0,20	- 0,47	1,64	0,39
Носії мутації <i>sh<sub>2</sub></i>	- 1,96	2,27	0,75	- 0,28	2,73	0,50
Носії мутації <i>su<sub>1</sub></i>	- 0,96	1,14	0,37	0,25	2,00	0,57
Носії мутації <i>se</i>	- 1,38	0,79	0,29	- 2,37	3,88	0,48
Носії мутації <i>su<sub>2</sub></i>	- 0,71	0,76	0,17	- 0,46	2,80	0,28
Носії мутації <i>ae</i>	- 0,69	0,81	0,26	- 2,37	3,18	0,71
Носії мутації <i>ix</i>	- 1,34	1,56	0,18	- 2,58	2,58	0,38

Однак ідентифікація ліній з високими генотиповими ефектами за факторними компонентами модуля вмісту олії в зерні кукурудзи ще не вирішує всіх проблем підвищення олійності зерна кукурудзи, бо його і результуючий, і обидва факторні компоненти залежні ще й від погодних умов вирощування і зазнають суттєвого впливу з боку взаємодій генотип : довкілля. Цей вплив виявився настільки значущим, що часто перекивав генотипові відмінності за всіма компонентами модуля вмісту олії в зерні.

Тому при генетичному підвищенні олійності зерна кукурудзи, окрім досягнення високих рівнів генотипових ефектів за часткою зародку в зерні і вмістом олії в зародку, виникає потреба ще і забезпечення стабільного прояву цих ознак в різних погодних умовах вирощування.

**Таблиця 5.**  
**Результати екологічного випробування ліній кукурудзи – носіїв різних ендоспермових мутацій за вмістом олії в зародку (за оцінками 10 ліній кожного типу в 2008–2010 рр.)**

Типи ліній	Генотипові ефекти		НІР <sub>0,95</sub> для порівняння генотипових ефектів	Коефіцієнти регресії на коливання погодних умов вирощування (R <sub>i</sub> )		НІР <sub>0,95</sub> для порівняння коефіцієнтів регресій
	Міні-мальний	Макси-мальний		Міні-мальний	Макси-мальний	
Звичайні	- 1,01	2,93	0,64	- 1,45	2,10	1,06
Носії мутації <i>o<sub>2</sub></i>	- 1,27	1,16	0,21	0,69	1,51	0,28
Носії мутації <i>sh<sub>1</sub></i>	- 0,95	1,11	0,24	- 0,26	2,95	0,45
Носії мутації <i>sh<sub>2</sub></i>	- 1,22	2,28	1,48	- 0,09	2,07	0,75
Носії мутації <i>su<sub>1</sub></i>	- 2,22	2,78	0,53	- 0,18	2,17	0,41
Носії мутації <i>se</i>	- 1,49	2,01	0,21	- 0,42	1,93	0,33
Носії мутації <i>su<sub>2</sub></i>	- 2,11	3,52	0,45	- 1,59	3,16	0,72
Носії мутації <i>ae</i>	- 1,21	1,25	0,54	- 1,86	3,47	1,07
Носії мутації <i>wx</i>	- 1,10	1,57	0,30	- 0,20	2,01	0,46

У ході проведеного нами екологічного випробування ліній було встановлено, що рівні і результуючої, і факторних ознак модуля вмісту олії в зерні у переважної більшості ліній дуже варіювали в залежності від погодних умов вирощування і характеризувалися високими значеннями коефіцієнтів регресії на коливання цього фактору. Лінії з екологічними реакціями такого типу склали основну частину експериментальної вибірки. Навпаки, інша, значно менш представлена група ліній, вирізнялася вузькими нормами реакції на погодні умови вирощування і мала низькі значення коефіцієнтів регресії на коливання цього фактору.

Лінії з різними нормами реакції зустрічалися як у звичайної кукурудзи, так і серед носіїв всіх ендоспермових мутацій. Окрім того, отримані в досліді результати показали, що реакція ліній на погодні умови вирощування не залежить від її генотипового ефекту за вмістом олії в зерні, частки в ньому зародку і вмісту зародку в зерні. Таким чином, виникає принципова можливість виділення ліній, які поєднують високі генотипові ефекти за цими ознаками і їх стабільний прояв в різних погодних умовах вирощування.

### Обговорення

В ході виконання дослідів підтверджено висновки інших авторів (Lambert, 2001), що вміст олії в зерні забезпечується двома факторними ознаками – часткою зародку в зерні та вмістом олії в зародку, і найбільш високою олійністю зерна вирізняються ті форми, які поєднують високі рівні обох факторних ознак. При цьому встановлено, що більш суттєвим впливом на вміст олії в зерні вирізняється частка в ньому зародку. Збільшення цього показника принципово може бути досягнуто двома шляхами – підвищенням розміру зародку (Motto et al., 2003) або зниженням маси ендосперму (Тимчук et al., 2004). І, хоча на даний час ідентифіковано гени, які контролюють розміри зародку (Song, Lu, 1993), відсутні експериментальні докази їх належності до генів структури ендосперму або зчеплення з ними. Навпаки, всі мутантні гени структури ендосперму викликають депресію утворення крохмалю (Boyer, Hannah, 2001), а це приводить до зниження маси ендосперму і підвищення частки зародку в зерні без зміни його розмірів.

Таким чином, є всі підстави пов'язувати зареєстроване в досліді підвищення вмісту олії в зерні носіїв ендоспермових мутацій з їх біохімічним ефектом і, зокрема, зниженням вмісту крохмалю в зерні. На користь цього припущення свідчить той факт, що найбільш висока частка зародку в зерні спостерігається у мутантів з найбільш сильно вираженою депресією утворення крохмалю (Ніколенко, Тимчук, 2004).

В той же час ми не вбачаємо надійних підстав пов'язувати з ефектами моногенних ендоспермових мутацій прояв іншого факторного компоненту модуля вмісту олії в зерні – вмісту олії в зародку, хоча отримані нами результати і свідчать, що у ліній – носіїв деяких мутацій (наприклад, *sh<sub>2</sub>*, *su<sub>1</sub>* та *se*) рівень вмісту олії в зародку був суттєво вищим, ніж у ліній звичайного типу та ліній – носіїв інших мутацій. Показано, що ця ознака є полігенною, а гени системи, які контролюють олійність зародку, локалізовані в різних хромосомах і відмінні між собою за експресивністю (Laurie et al., 2004; Yang et al., 2012).

Не виключено, що зареєстрований в наших дослідках високий вміст олії в зародку у носіїв мутацій *sh<sub>2</sub>*, *su<sub>1</sub>* та *se* пов'язаний з тим, що у третій та четвертій хромосомах має місце просторове зчеплення цих крохмаль-модифікуючих локусів з найбільш експресивними генами полігенних комплексів, які контролюють вміст олії в зародку, і наявність в третій і четвертій хромосомах локусів з таким ефектом вже отримала експериментальні докази (Grote, 2011).

З іншого боку, високий вміст олії в зародку ліній – носіїв мутацій *sh<sub>2</sub>*, *su<sub>1</sub>* та *se* може і не бути результатом просторового зчеплення цих мутантних генів з локусами, які контролюють олійність зародку, бо відомо, що генетичні детермінанти цієї ознаки локалізовано також в 1, 5, 6, 8 і 9 хромосомах (Grote, 2011; Yang et al., 2012). В цьому випадку підвищення олійності зародку, скоріше за все, є наслідком вільної рекомбінації цих генів в процесі створення і розмноження ліній. Вона не обов'язково пов'язана з ефектами ендоспермових мутацій і може спостерігатися навіть у кукурудзи звичайного типу (Lambert, 2001). Тому визначити об'єктивні причини підвищеної олійності зародку у носіїв мутацій *sh<sub>2</sub>*, *su<sub>1</sub>* та *se* дуже складно. Однак слід зауважити, що підвищений рівень олійності зародку спостерігався у всіх без виключення неспоріднених за походженням ліній на основі цих мутацій, які становили уособлену за вмістом олії в зародку групу, явно відмінну від звичайної кукурудзи і носіїв інших мутацій. При цьому подібність ефекту мутацій *su<sub>1</sub>* та *se* можна пояснити тим, що мутантний ген *se* є модифікатором мутантного гену *su<sub>1</sub>*, хоча і викликає досить специфічні змінення біохімічного складу зерна (Schulz, Juvic, 2004).

Таким чином, отримані в дослідках результати свідчать, що найбільш вірогідною причиною підвищеного вмісту олії в зародку носіїв мутацій *sh<sub>2</sub>*, *su<sub>1</sub>* та *se* є їх просторове зчеплення з локусами, третьої та четвертої хромосом, які контролюють цю ознаку, хоча цей висновок не остаточний і потребує проведення спеціального дослідження.

В ході виконання цієї роботи було встановлено існування у різних носіїв однієї мутації мінливості результуючої і факторних ознак модуля вмісту олії в зерні, викликані ефектами взаємодій ген : генотип і генотип : довкілля. Оскільки ця мінливість мала явно кількісну природу, цілком можна припустити, що вона виникає внаслідок фенотипового прояву полігенних комплексів, ефект яких підсумовується з ефектом моногенних ендоспермових мутацій.

Факт існування у носіїв ендоспермових мутацій відмінностей за рівнями проаналізованих ознак, викликаних взаємодіями ген : генотип, свідчить про можливість підвищення вмісту олії в зерні за рахунок добору джерел полігенних комплексів з найбільш сприятливим ефектом за факторними компонентами модуля цієї ознаки. Маються відомості, що генетичні детермінанти різних факторних ознак модуля, вірогідніше всього, незчеплені (Yang et al., 2012), тому і поліпшення цих ознак може здійснюватися незалежно.

З іншого боку, мінливість, що викликана взаємодіями генотип : довкілля, дозволяє виділити лінії кукурудзи, які забезпечують стабільні рівні прояву факторних ознак в різних погодних умовах вирощування. Однак в обох випадках основним обмеженням для використання взаємодій ген : генотип і генотип : довкілля є відсутність гарантій константності ліній за полігенними детермінантами факторних компонентів модуля вмісту олії в зерні кукурудзи.

### Список літератури

- Джелали Н.И., Литун П.П. Методические указания по экологическому сортоиспытанию зерновых культур. – Москва: ВАСХНИЛ, 1980. – 35с. /Dzhelali N.I., Litun P.P. Metodicheskiye ukazaniya po ekologicheskomu sortoispytaniyu zernovykh kul'tur. – Moskva: VASKhNIL, 1980. – 35s./
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – Москва: Агропромиздат, 1985. – 351с. /Dospikhov B.A. Metodika polevogo opyta. – Moskva: Agropromizdat, 1985. – 351s./
- Кочерина Н.В. Алгоритмы эколого-генетического улучшения продуктивности растений. Дисс. ... канд. биол. наук / 03.00.15 – генетика. – Санкт-Петербург, 2009. – 130с. /Kocherina N.V. Algoritmy ekologo-geneticheskogo uluchsheniya produktivnosti rasteniy. Diss. ... kand. biol. nauk / 03.00.15 – genetika. – Sankt-Peterburg, 2009. – 130s./

- Лакин Г.Ф. Биометрия. – Москва: Высшая школа, 1973. – 343с. /Lakin G.F. Biometriya. – Moskva: Vysshaya shkola, 1973. – 343s./
- Методы биохимического исследования растений / Под ред. А.И.Ермакова. – Ленинград: Агропромиздат, 1987. – 430с. /Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy / Pod red. A.I.Yermakova. – Leningrad: Agropromizdat, 1987. – 430s./
- Ніколенко І.А., Тимчук С.М. Продуктивність та основні показники якості зерна інбредних ліній кукурудзи – носіїв ендоспермальних мутацій // Бюлетень Державного Нікітського ботанічного саду. – 2004. – Вип.89. – С. 92–94. /Nikolenko I.A., Tymchuk S.M. Produktivnist ta osnovni pokaznyky yakosti zerna inbrednykh liniy kukurudzy – nosiiv endospermalnykh mutatsiy // Buleten Derzhavnogo Nikitskogo botanichnogo sadu. – 2004. – Vyp.89. – S. 92–94/
- Arvanitoyannis I.S., Varzakas T.H., Kiokias S., Labropoulos A.E. Lipids, fats and oils // *Advances in food biochemistry* / Ed. F.Yildiz. – Boca Raton, FL–London–New-York: CRC Press, 2010. – P. 131–201.
- Balconi C., Hartings H., Lauria M. et al. Gene discovery to improve maize grain quality traits // *Maydica*. – 2007. – Vol.52. – P. 357–373.
- Boyer C.D., Hannah L.C. Kernel mutants of corn // *Specialty Corns* / Ed. A.R.Hallauer. – Boca Raton–London–New-York–Washington D.C.: CRC Press, 2001. – P. 10–40.
- Coe E., Shaeffer M. Genetic, physical, maps, and database resources for maize // *Maydica*. – 2005. – Vol.50. – P. 285–303.
- Dudley J.W., Lambert R.J. 100 generations of selection for oil and protein in corn // *Plant Breeding Rev.: Long-term selection of maize* / Ed. J.Janick. – Hoboken, N.J.: John Wiley & Sons, Inc., 2004. – Vol.34, part 1. – P. 79–110.
- Grote K.E. Genetic basis of maize whole kernel, embryo and endosperm oil: a dissertation submitted for the degree doctor of philosophy. – Ames, IA: Iowa State University, 2011. – 112p.
- Hartings H., Fracassetti H., Motto M. Genetic enhancement of grain quality – related traits in maize // *Transgenic plants – advances and limitations* / Ed. Y.O.Ciftci. – Rijeka, Croatia – Shanghai, China: InTech, 2012. – P. 191–218.
- Lambert R.J. High-oil corn hybrids // *Specialty Corns* / Ed. A.R.Hallauer. – Boca Raton–London–New-York–Washington D.C.: CRC Press, 2001. – P. 137–161.
- Lambert R.J., Alexander D.E., Mejaya I.J. Single kernel selection for increased grain oil in maize synthetics and high-oil hybrid development // *Plant Breed. Rev.* – 2004. – Vol.24, part 1. – P. 153–175.
- Lee E.A. Maize for oil // *Oil crops* / Eds. J.Vollmann, I.Raican. – Dordrecht–Heidelberg–London–New-York: Springer Sci., 2009. – P. 493–506.
- Laurie C.C., Chasalow S.D., Le Deaux J.R. et al. The genetic architecture of response to long-term artificial selection for oil concentration in the maize kernel // *Genetics*. – 2004. – Vol.168. – P. 2141–2155.
- Moreau R.A. Corn oil // *Bailey's industrial oil and fat products* / Ed. F.Shahidi. – 6<sup>th</sup> ed. – Vol.2. – Hoboken, New Jersey: Wiley-Intersci. Publ., 2005. – P. 149–172.
- Moreau R.A. Corn oil // *Vegetable oils in food technology: composition, properties and uses* / Ed. F.D.Gunstone. – 2<sup>nd</sup> ed. – Chichester: John Wiley & Sons Inc., 2011. – P. 273–290.
- Motto M., Hartings H., Lauria M., Rossi V. Gene discovery to improve quality – related traits in maize // *In the wake of the double helix: from the green revolution to the gene revolution*, Proc. Int. Congr. / Eds. R.Tuberosa, R.L.Phillips, M.Gale. – Bologna, 2003. – P. 173–192.
- Motto M., Balconi C., Hartings H., Rossi V. Gene discovery for improvement of kernel quality-related traits in maize // *Genetika*. – 2010. – Vol.42. – P. 23–56.
- Motto M., Hartings H., Fracassetti M., Consonni G. Grain quality-related traits in maize: gene identification and exploitation // *Maydica*. – 2011. – Vol.56. – P. 291–314.
- Murphy D.J. Using modern plant breeding to improve the nutritional and technological qualities of oil crops // *OCL*. – 2014. – Vol.21. – D607.
- Neuffer M.G., Coe E.H., Wessler S.R. Mutants of maize. – Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1997. – 468p.
- Pajic Z. Breeding of maize types with specific traits at the Maize Research Institute, Zemun Polje // *Genetica*. – 2007. – Vol.39. – P. 169–180.
- Prasanna B.M., Vasal S.K., Kassahun B., Singh N.N. Quality protein maize // *Curr. Sci.* – 2001. – Vol.81. – P. 1308–1319.
- Schultz J. A., Juvic J.A. Current models of starch synthesis and the sugary enhancer1 mutation in *Zea mays* L. // *Plant Physiol. Biochem.* – 2004. – Vol.42. – P. 456–464.



Song T., Lu X. The chromosomal location and inheritance of a new corn kernel mutant gene (os) with pleiotropic effects // J. Genetics and Genomics. – 1993. – Vol.20. – P. 432–438.

Tymchuk S.M., Panchenko I.A., Kirichenko V.V. et al. Maize starch quality improvement using the biochemical effect of genes of endosperm structure // Starch: from starch containing sources to isolation of starches and their application / Eds. V.P.Yuryev, P.Tomasic, H.Ruck. – New-York: Nova Sci. Publ. – 2004. – Vol.1. – P. 1–16.

Val D.L., Schwartz S.H., Kerns M.R., Deikman J. Development of a high oil trait for maize // Molecular genetic approaches to maize improvement / Eds. A.L.Kriz, B.A.Larkins. – Berlin-Heidelberg: Springer Verlag, 2009. – P. 303–323.

Weller C.L., Paulsen M.R., Mbuvi S. Germ weight, germ oil content and estimated oil yield for wet-milled yellow dent corn as affected by moisture content at harvest and temperature of drying air // Cereal Chem. – 1989. – Vol.66. – P. 273–275.

White P.J., Weber E.J. Lipids of the kernel // Corn: chemistry and technology / Eds. P.J.White, L.A.Johnson. – 2<sup>nd</sup> ed. – St. Paul, MN: Amer. Assoc. Cereal Chem., 2003. – P. 355–405.

Yang X., Ma H., Zhang P. et al. Characterization of QTL for oil content in maize kernel // Theor. Appl. Genet. – 2012. – Vol.125. – P. 1169–1179.

---

**Представлено: О.В.Білінська / Presented by: O.V.Bilynska**

**Рецензент: В.Ф.Тимошенко / Reviewer: V.F.Timoshenko**

*Подано до редакції / Received: 14.02.2017*