

ТИМЧУК Д. С.¹, ПОТАПЕНКО Г. С.², ТИМЧУК Н. Ф.³, КУЗНЄЦОВА І. К.³¹ Харківський інститут медицини та біомедичних наук ПВНЗ «Київський медичний університет», Україна, 61002, м. Харків, вул. Садова, 11, e-mail: info@kmi.edu.ua² Харківський національний педагогічний університет ім. Г. С. Сковороди, Україна, 61168, м. Харків, вул. Валентинівська, 2, e-mail: rector@hnpri.edu.ua³ Харківський національний медичний університет, Україна, 61022, м. Харків, пр. Науки, 4, e-mail: medbio@online.ua

✉ tym1952@ukr.net, (095) 188-22-63, (057) 702-08-71

КОМБІНАЦІЙНА ЗДАТНІСТЬ ІНБРЕДНИХ ЛІНІЙ КУКУРУДЗИ – НОСІВ МУТАЦІЙ SU₁ ТА SU₂ ЗА ВМІСТОМ ГЛІЦЕРИДІВ ОЛЕЇНОВОЇ КИСЛОТИ

Мета. Оцінка донорських властивостей ліній кукурудзи – носіїв мутацій *su*₁ та *su*₂ – за вмістом олеатів. **Методи.** Аналізували серію гібридів, отриманих під час топ-кросних схрещувань 10 інбредних ліній звичайного типу з чотирма тестерами – низькоолеїною та високоолеїною лініями звичайного типу і лініями – носіями мутацій *su*₁ та *su*₂. Вміст олеатів визначали газо-хроматографічним методом. **Результати.** Найбільш високі ефекти загальної комбінаційної здатності проявили лінії, отримані з високоолеїних синтетиків і лінії – носії мутацій *su*₁ та *su*₂. Гібриди низькоолеїнових ліній із джерелами мутацій *su*₁ та *su*₂ мали підвищений вміст олеатів порівняно з материнською формою, а гібриди високоолеїнових ліній із джерелами цих мутацій успадковували вміст олеату за проміжним типом. У гібридів F₂ від схрещувань ліній звичайного типу з лініями – носіями мутацій *su*₁ та *su*₂ – спостерігалася трансгресування. **Висновки.** Підвищений вміст олеатів у ліній та гібридів кукурудзи, вірогідніше за все, контролюється олеат-кодуєчими локусами 4 та 6 хромосом, зчепленими з мутантними генами *su*₁ та *su*₂. Носії цих генів можуть бути використані як джерела підвищеного вмісту олеатів у селекції кукурудзи на якість олії.

Ключові слова: *Zea mays* L., ендоспермові мутанти, вміст олеатів, топ-кросні схрещування.

Підвищення вмісту гліцеридів олеїнової кислоти (олеатів) вважається одним із провідних напрямків поліпшення якості олії [1]. Однак основні олійні культури, як правило, не вирізняються достатньо високим вмістом олеатів в оліях [2] і потребують генетичного поліпшення за цією ознакою. Вирішення цієї проблеми в більшості випадків здійснюється шляхом використання мутацій, які пригнічують активність

десатурази олеїнової кислоти (FAD2) і знижують активність утворення лінолевої кислоти з олеїнової [3].

Основними методами отримання високоолеїнових мутацій в олійних культур є індукований мутагенез або трансгенез [4]. Поряд із цим, наявні відомості, що підвищення вмісту олеатів може здійснюватися і шляхом використання природного генетичного різноманіття олійних культур [5]. У цьому зв'язку на особливу увагу заслуговує кукурудза, яка серед джерел рослинних олій є найбільш повно генетично картованою культурою за ознаками якості продукції [6].

У кукурудзи ідентифіковано серію моногенних ендоспермових мутацій, що регулюють білковий та вуглеводний склад зерна [7], і є підстави припускати можливість використання їх носіїв і для покращення жирнокислотного складу олії, зокрема підвищення вмісту олеатів.

Встановлено, що високий вміст олеїнової кислоти у кукурудзи контролюється системою, основні локуси якої знаходяться принаймні в чотирьох хромосомах [8]. Два її найбільш експресивні локуси розташовані в 4 та 6 хромосомах [9], де локалізовані і гени структури ендосперму, відповідно *sugary-1* (*su*₁) та *sugary-2* (*su*₂). Ці ендоспермові мутації безпосередньо не контролюють жирнокислотного складу олії, але вони зчеплені з олеат-кодуєчими локусами і викликають утворення специфічних візуально діагностованих фенотипів зерна [10].

У проведених нами раніше дослідженнях факт підвищеного вмісту олеатів у носіїв мутацій *su*₁ та *su*₂ знайшов експериментальне підтвердження. Однак поряд із цим відомо, що і лінії кукурудзи звичайного типу достатньо мінливі за жирнокислотним складом олії, а деякі з них мо-

жуть мати високий вміст олеатів, хоча ендоспермові мутації у них відсутні [11].

Тому визначення можливостей застосування джерел ендоспермових мутацій su_1 та su_2 для підвищення вмісту олеатів потребує оцінки донорських властивостей джерел цих мутацій порівняно з формами кукурудзи звичайного типу. Це і становило мету наших досліджень.

Матеріали і методи

Матеріалом для досліджень слугувала серія гібридів, отриманих у системі топ-кросних схрещувань 10 інбредних ліній кукурудзи з різним рівнем вмісту олеатів та чотирма тестерами, якими були низькоолеїнова та високоолеїнова лінії звичайного типу і лінії-носії ендоспермових мутацій su_1 та su_2 . У дворічних дослідках аналізувався вміст олеатів в оліях цих гібридів F_1 та F_2 .

Вирощування ліній та гібридів проводили на дослідній селекційній станції «НАСКО», розташованій у зоні Степу України, згідно із загальноприйнятою методикою польового експерименту [12]. Для біохімічного аналізу використовували матеріал тільки від контрольованого запилення. У гібридів від схрещувань ліній звичайного типу з лініями-носіями моногенних ендоспермових мутацій аналізу піддавали тільки зерно із звичайним фенотипом.

Аналіз жирнокислотного складу олії проводили газо-хроматографічним методом Пейскера [13]. Статистичну обробку отриманих результатів здійснювали методами, які використовуються для аналізу комбінаційної здатності при топ-кросних схрещуваннях [14].

Результати та обговорення

Результати досліджень показали, що гібриди кукурудзи топ – кросної схеми схрещувань суттєво різняться між собою за вмістом олеатів в оліях. Найбільш високим середнім вмістом олеатів вирізнялися гібриди, материнськими формами яких слугували лінії М-23 та М-89, отримані з високоолійних синтетиків американського походження. Достатньо високий середній вміст олеатів показали також гібриди, материнською формою яких була лінія W-153, однак у цьому випадку слід враховувати те, що версія цієї лінії, яка використовувалася в наших дослідках (W-153-39), була отримана шляхом внутрішньолінійного добору на вміст олії в зерні.

Суттєвий вплив на вміст олеатів у гібридів кукурудзи зареєстровано і з боку батьківсь-

кої форми. Найбільш високий середній рівень ознаки мали гібриди за участю тестерів М-54 – лінії звичайного типу, отриманої з високоолійного синтетика і лінії МС-713, яка є носієм ендоспермової мутації su_1 . У гібридів за участю лінії АС-32 – носія ендоспермової мутації su_2 – середній вміст олеату був нижчим, а найнижчий рівень ознаки проявили гібриди, в яких батьківською формою була низькоолеїнова лінія звичайного типу В-37 (табл. 1).

Таким чином, отримані в дослідках результати показали, що середній вміст олеатів у гібридів, батьківськими формами яких були лінії-носії ендоспермових мутацій su_1 та su_2 , перевищує середній рівень ознаки у гібридів, де батьківською формою була низькоолеїнова лінія В-37. Порівняння серій гібридів за участю ліній на основі різних ендоспермових мутацій свідчить, що більш високим середнім рівнем ознаки вирізняються гібриди за участю носія мутації su_1 . В цьому відношенні вони, принаймні, не поступалися гібридам за участю високоолеїнового тестера звичайного типу.

Успадкування вмісту олеатів гібридами у більшості випадків проходило за проміжним типом, і найбільш високим вмістом олеатів вирізнялися ті гібриди, у яких обидві батьківські форми мали високий рівень ознаки.

Результати дисперсійного аналізу комбінаційної здатності показали, що основний внесок до дисперсії вносять ефекти загальної комбінаційної здатності (ЗКЗ). Розрахункове значення критерію F за ЗКЗ ліній склало 180,26 за $F_{\text{табл.}} = 2,14$, а розрахункове значення критерію F за ЗКЗ тестерів – 52,37 за $F_{\text{табл.}} = 2,85$. Ефекти специфічної комбінаційної здатності (СКЗ) за вмістом олеату в експериментальному комплексі були значно меншими ($F_{0,05} = 2,68$ за $F_{\text{табл.}} = 1,80$).

Материнські лінії і тестери експериментального комплексу були суттєво відмінні між собою за середнім вмістом олеатів. Як і слід було очікувати, найбільш високі ефекти ЗКЗ серед ліній показали ті з них, у яких середній вміст олеату у гібридах за участю цих ліній був вищим – М-23, М-89 та W-153-39, а серед тестерів – МС-713 та М-54.

Оцінка ліній та тестерів за константами СКЗ показала, що цей критерій комбінаційної здатності серед ліній був найбільш високим у ліній М-89 та W-153-39, а серед тестерів – у В-37 та МС-713 (табл. 2). Оцінюючи з цього погляду лінії експериментального комплексу, слід

зазначити, що найбільш вдале поєднання загальної та специфічної комбінаційної здатності властиве лініям М-89 та W-153-39, а серед тестерів – лінії МС-713 (табл. 2).

Отримані результати показали, що лінії МС-713 та АС-32, які є носіями ендоспермових мутацій su_1 та su_2 , за ефектами ЗКЗ щодо вмісту олеатів переважають лінію звичайного типу В-37, а лінія МС-713 переважає за цими ефектами і високоолеїнову лінію звичайного типу М-54 та

окрім того, має достатньо високу константу СКЗ.

У гібридів F_2 застосованої схеми схрещувань спостерігалось трансгресування за вмістом олеатів. При цьому кращі з виділених сімей кожного з гібридів, як правило, мали більш високий рівень ознаки, ніж гібриди F_1 , а деякі з них перевищували і кращу батьківську форму (табл. 3).

Таблиця 1. Вміст олеатів в оліях гібридів кукурудзи F_1 , отриманих в топ-кросних схрещуваннях ліній звичайного типу з лініями-носіями ендоспермових мутацій su_1 та su_2 (результати дворічних оцінок), %

Лінії	Вміст олеатів у ліній	Вміст олеатів у гібридів				Середнє у гібридів за участю однієї лінії
		Тестери				
		В-37 – звичайного типу (вміст олеатів-24,5%)	М-54 – звичайного типу (вміст олеатів-39,7%)	МС-713 – носій мутації su_1 (вміст олеатів-42,6%)	АС-32 – носій мутації su_2 (вміст олеатів-37,4%)	
А-619	23,2	24,8	26,0	25,6	24,3	25,1
ВС-70457	22,9	23,6	26,3	26,1	23,5	24,9
F-115	27,3	26,9	30,9	33,2	27,7	29,6
Oh-43	24,1	23,8	27,2	26,3	23,9	25,3
P-502	25,8	25,4	26,7	28,7	26,2	26,7
P-523	25,3	26,5	28,0	27,9	25,6	27,0
W-153-39	30,2	29,3	33,5	36,5	33,1	33,1
T-22	24,8	24,3	25,3	26,4	23,8	24,9
M-23	40,3	35,4	39,8	40,7	37,2	38,3
M-89	36,2	31,7	37,8	35,4	36,1	35,2
HP _{0,05}	1,7	2,1				
Середнє у гібридів за участю одного тестера		27,1	30,1	30,7	28,1	29,0

Таблиця 2. Ефекти комбінаційної здатності ліній та тестерів за вмістом олеатів у топ-кросних схрещуваннях ліній кукурудзи звичайного типу з лініями – носіями ендоспермових мутацій su_1 та su_2 (результати дворічних оцінок)

Лінії	Ефекти ЗКЗ ліній	Тестери				Константи СКЗ ліній
		В-37	М-54	МС-713	АС-32	
Ефекти СКЗ						
А-619	-3,87	1,48	-0,31	-1,18	0,01	0,57
ВС-70457	-4,16	0,62	0,33	-0,45	-0,51	0,00
F-115	0,63	-0,92	0,09	1,87	-1,04	1,00
Oh-43	-3,74	0,36	0,77	-0,61	-0,52	0,00
P-502	-2,27	0,53	-1,16	0,27	0,36	0,10
P-523	-2,03	1,35	-0,10	-0,72	-0,53	0,30
W-153-39	4,07	-1,96	-0,70	1,73	0,92	1,68
T-22	-4,09	1,21	-0,78	-0,16	-0,27	0,19
M-23	9,25	-1,03	0,43	0,76	-0,16	0,11
M-89	6,21	-1,64	1,42	-1,51	1,73	2,14
HP _{0,05}	1,04	1,67				Середня=0,61
Ефекти ЗКЗ тестерів		-1,87	1,12	1,65	-0,90	
HP _{0,05}		0,87				
Константи СКЗ тестерів		1,11	0,19	0,84	0,24	
Середня		0,60				

Таблиця 3. Вміст олеатів в оліях кращих сімей, отриманих із топ-кросних гібридів кукурудзи F₂ від схрещувань ліній звичайного типу з лініями-носіями ендоспермових мутацій *su*₁ та *su*₂, %

Лінії	Тестери			
	В-37	М-54	МС-713	АС-32
А-619	25,1	27,5	29,2	27,4
ВС-70457	24,8	28,2	27,5	28,3
F-115	27,9	31,8	34,1	29,4
Oh-43	25,1	27,8	29,6	28,5
P-502	26,5	29,3	28,4	27,6
P-523	26,7	28,7	27,6	28,3
W-153	29,8	34,2	36,9	32,5
T-22	25,6	27,6	28,7	28,2
M-23	36,3	40,5	43,2	41,5
M-89	36,6	38,2	41,7	39,1
HP _{0,05}	1,1			

Найбільш високий вміст олеатів у F₂ було зареєстровано у кращих сімей гібридів, отриманих за схрещування високоолеїнових ліній М-23 та М-89 із лінією звичайного типу М-54 і лініями-носіями ендоспермових мутацій МС-713 та АС -32. При цьому кращі сім'ї гібридів F₂, отриманих під час схрещування високоолеїнових ліній звичайного типу з лініями-носіями ендоспермових мутацій – перевищували за вмістом олеатів сім'ї, виділені з гібридів двох високоолеїнових ліній звичайного типу.

Внаслідок виконання досліджень встановлено, що лінії-носії цих мутацій – вирізняються більш високими ефектами комбінаційної здатності за вмістом олеатів порівняно з низькоолеїновими лініями, а окремі мутантні лінії – і порівняно з високоолеїновими лініями звичайного типу. На підставі отриманих даних можна припустити, що підвищений рівень вмісту олеатів у зерні з нормальним фенотипом у гібридів зви-

чайної кукурудзи з носіями ендоспермових мутацій є наслідком кросверного розподілу генів структури ендосперму і олеат-кодуючих локусів 4 та 6 хромосом.

Висновки

Лінії-носії ендоспермових мутацій *su*₁ та *su*₂ – вирізняються більш високим вмістом олеатів і більш високими ефектами комбінаційної здатності за цією ознакою порівняно з лініями кукурудзи звичайного типу. Успадкування вмісту олеатів у гібридів F₁ від схрещування ліній звичайного типу з лініями-носіями цих мутацій – проходить за проміжним типом, а у гібридів F₂ спостерігається трансгресування вмісту олеатів. Поява особин із підвищеним рівнем ознаки у гібридів такого типу може бути наслідком кросверного розподілу генів *su*₁ та *su*₂ і олеат-кодуючих локусів 4 та 6 хромосом.

References

- Wilson R.F. The role of genomics and biotechnology in achieving global food security for high – oleic vegetable oil. *J. Oleo. Sci.* 2012. Vol.61 (7). P.357 – 367. doi : 10.5650/jos.61.357
- Oil crops: monograph / J. Vollmann, I. Raican Eds. Dordrecht– Heidelberg–London – New-York : Springer Sci., 2009. 548 p. doi : 10.1007/978-0-387-77594-4
- Dar A.A., Choudhury A.R., Kancharla P.K., Arumugam N. The FAD2 gene in plants: occurrence, regulation, and role. *Front. Plant Sci.*, Is.8, 1789. doi: 10.3389/fpls.2017.01789
- Murphy D.J. Using modern plant breeding to improve the nutritional and technological qualities of oil crops. *Oilseeds and fats, Crops and Lipids (OCL)*. 2014. Vol.21. D607. doi: 10.1051/ocl/2014038
- Kahrman F., Aktaş F., Songur U., Serment M., Egesel C.O. Screening Turkish maize landraces for kernel oil content and oil quality traits. *Plant Genet. Resources*. 2020. Vol.18 (4). P.278 – 286. doi : 10.1017/S1479262120000258
- Cook, J.P., McMullen, M.D., Holland, J.B., Tian, F., Bradbury, P., Ross-Ibarra, J., Buckler, E.S., Flint-Garcia, S.A. Genetic architecture of maize kernel composition in the nested association mapping and inbred association panels. *Plant Physiol.* 2012. Vol.158 (2). P. 824-834. doi : 10.1104/pp.111.185033
- Hartings H., Fracassetti M., Motto M. Genetic enhancement of grain quality – related traits in maize. *Transgenic plants – advances and limitations: monograph/Y.O. Ciftci Ed.- Rijeka, Croatia–Shanghai, China : InTech*, 2012. Cpt.10 – P. 191-218. doi : 10.13140/2.1.2561.5369
- Rajendran A., Chaudhary D., Mahajan V. Corn oil research and improvement: A review. *J. Crop Weed.* 2017. Vol.13 (2). P. 247-252.

9. Yang X, Guo Y., Yan J., Zhang J., Song T., Rocheford T., Li J.-S. Major and minor QTL and epistasis contribute to fatty acid compositions and oil concentration in high-oil maize. *Theor. Appl. Genet.* 2010. Vol.120. P.665-678. doi: 10.1007/s00122-009-1184-1.
10. Shannon J.C., Garwood D.L., Boyer C.D. Genetics and physiology of starch development. *Starch chemistry and technology* : monograph/ J.BeMiller, R.Whistler Eds.-New-York : Acad.Press. 3rd Ed. 2009. Cpt.3. P.23-82. doi : 10.1016/B978-0-12-746275-2.-00003-3
11. Egesel C.O., Kahrman F., Gul M.K. Discrimination of maize inbreds for kernel quality traits and fatty acid composition by a multivariate technique. *Acta Sci. Agron.* 2011. Vol.33 (4). P. 613-620. doi : 10.4025/actasciagron.v33i4.11031
12. Dospekhov B A. Technics of field experiment (with the basics of statistical processing of research results). 6th Ed. Moscow : Alliance. 2011, 350 p. [in Russian].
13. Gutsol V.V., Zhuravel I.A., Guryeva I.G., Kislichenko, V.S. The study of fatty acids in the seeds of lettuce variety «Lollo Rosso». *Bull. Kazakh Med.Univ.* 2015. Vol.4. P.476-478 [In Russian].
14. Litun P.P., Proskurnin N.V. Genetics of quantitative traits : genetic crossings and genetic analysis. Kyiv : UMVO, 1992. 96 p. [in Russian].

TYMCHUK D.S.¹, POTAPENKO G.S.², TYMCHUK N.F.³, KUZNETSOVA I.K.³

¹ Kharkiv Institute of Medicine and Biomedical Sciences PHEI «Kyiv Medical University», Ukraine, 61002, Kharkiv, Sadova str., 11, e-mail: info@kmu.edu.ua

² Kharkiv National Pedagogical University nd.a. G.S. Scovoroda, Ukraine, 61168, Kharkiv, Valentynivska str., 2, e-mail: rector@hnpu.edu.ua

³ Kharkiv National Medical University, Ukraine, 61022, Kharkiv, Nauky Ave., 4, e-mail: medbio@online.ua

COMBINING ABILITY OF CORN INBREDS – CARRIERS OF MUTATIONS $SU1$ AND $SU2$ ON THE CONTENT OF OLEIC ACID GLYCERIDES

Aim. Evaluation of donors' properties of corn inbreds - carriers of endospermic mutations $su1$ and $su2$ on the oleates content. **Methods.** A series of hybrids obtained in top- crosses of 10 inbreds of the common type with four testers – low-oleic and high-oleic inbreds of the common type and inbreds – carriers of the $su1$ and $su2$ mutations were analyzed. Oleates's content was determined by the gas chromatographic method. **Results.** The highest effects of the general combining ability were shown by the inbreds obtained from high-oil synthetics and the inbreds - carriers the $su1$ and $su2$ mutations. Hybrids of low-oleic inbreds with the sources of $su1$ and $su2$ mutations had an increased content of oleates in comparison with maternal forms, and hybrids of high-oleic inbreds with the sources of these mutations inherited the oleates content in an intermediate type. In F2 hybrids from crosses of inbreds of the common type with the inbreds - carriers of the $su1$ and $su2$ mutations, transgressions were observed. **Conclusions.** The increased content of oleates in corn inbreds inbreds and hybrids is most likely controlled by oleate - coding loci of chromosome 4 and 6 linked to mutant genes $su1$ and $su2$. The carriers of these genes can be used as sources of increased oleate content in the corn breeding for oil quality.

Key words: *Zea mays* L., endospermic mutants, oleates content, top-crosses