

ТИМЧУК Д. С.¹ ТИМЧУК Н. Ф.¹ ХАРЧЕНКО Ю. В.² ХАРЧЕНКО Л. Я.² 

¹ Луганський національний університет імені Тараса Шевченка,
Україна, 36000, м. Полтава, вул. Івана Банка, 3

² Устимівська дослідна станція рослинництва ІР НААН,

Україна, 3974, Полтавська обл., Кременчуцький р-н, с. Устимівка, вул. Академіка Вавилова, 15
✉ dstymchuk@yahoo.com

ГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ВМІСТУ ОЛІЇ В НАСІННІ НОСІЇВ РІЗНИХ МУТАЦІЙ ЦУКРОВОЇ КУКУРУДЗИ

Мета. Встановлення характеру успадкування вмісту олії у стиглому насінні носіїв ендоспермових мутацій кукурудзи *su1*, *se1* і *sh2*.

Методи. Генетичний аналіз вмісту олії проводили у трьох діалельних схемах схрещувань другого методу Гріфінга. Батьківськими формами першої схеми були 6 ліній-носіїв мутації *su1*, другої схеми – 6 ліній-носіїв мутації *se1* і третьої схеми – 6 ліній-носіїв мутації *sh2*. Аналіз вмісту олії у насінні проводили гравіметричним методом С. В. Рушковського. **Результати.** Встановлено, що успадкування вмісту олії у насінні носіїв мутацій кукурудзи *su1*, *se1* і *sh2* проходить за типами неповного домінування з переважним внеском до дисперсії адитивних ефектів або незначного дуплікативного епістазу. Вищий вміст олії регулюється рецесивними алелями полігенного комплексу. Поряд з цим вміст олії у насінні цукрової кукурудзи відчуває суттєву залежність від ефектів моногенних мутацій структури ендосперму. **Висновки.** Мутантні гени структури ендосперму кукурудзи *su1*, *se1* та *sh2* викликають значне підвищення вмісту олії у насінні порівняно з кукурудзою звичайного типу. Ефекти моногенних мутацій цукрової кукурудзи можуть підсилюватися ефектами полігенних комплексів.

Ключові слова: *Zea mays* L., ендоспермові мутації, вміст олії у насінні, генетичний аналіз.

У селекції цукрової кукурудзи активно використовується біохімічний ефект мутантних генів структури ендосперму *sugary-1* (*su1*), *sugary enhancer-1* (*se1*) і *shrunk-2* (*sh2*) (Tracy et

al., 2019). Цей ефект полягає у значному зниженні вмісту крохмалю у насінні і підвищенні вмісту водорозчинних форм вуглеводів, насамперед, сахарози та водорозчинних полісахаридів (Feng et al., 2008, Szymanek et al., 2015).

Цукрова кукурудза на основі зазначених мутацій традиційно використовується як овочева культура у фазі молочної стиглості. Однак цукрова кукурудза може бути успішно використана для харчових потреб і у фазі повної стиглості. Підстави для цього складає той факт, що всі три мутації цукрової кукурудзи викликають корисні зміни вмісту та складу основних біохімічних сполук стиглого насіння (Tymchuk et al., 2004).

На особливу практичну увагу заслуговує використання ефекту мутацій *su1*, *se1* і *sh2* для підвищення вмісту олії у зерні кукурудзи. Кукурудзяна олія вважається однією з найкращих харчових олій і вдало поєднує високий вміст гліцеридів ненасичених жирних кислот і жиророзчинних вітамінів (Wang and White, 2019). Однак кукурудза вирізняється найнижчим вмістом олії серед олійних культур, тому ця обставина обмежує її конкурентоздатність як промислове джерело олії (Zhou et al., 2020).

Одним з найбільш результативних й екологічно безпечних методів підвищення вмісту олії у насінні вважається використання природного генетичного різноманіття культури за цією ознакою. Показано можливості залучення для цієї мети як традиційно використовуваного генотипу кукурудзи (Singh et al., 2014), так і її екзотичних форм (Uberti et al., 2025).



© 2026 Тимчук Д. С., Тимчук Н. Ф., Харченко Ю. В., Харченко Л. Я. This work is licensed under CC BY 4.0. To view a copy of this license, visit <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

Цікаві можливості генетичного підвищення вмісту олії створює використання ефекту мутантних генів структури ендосперму. Показано, що носії окремих мутацій за вмістом олії вирізняються значно вищим вмістом олії у порівнянні з кукурудзою звичайного типу, і до числа таких мутацій відносяться мутації цукрової кукурудзи (Luo et al., 2023).

Необхідною передумовою результативного використання біохімічного ефекту мутантних генів структури ендосперму для підвищення вмісту олії у насінні кукурудзи є встановлення характеру успадкування цієї ознаки у носіїв різних ендоспермових мутацій та ефектів їх комбінаційної здатності за вмістом олії.

Встановлення цих особливостей фенотипового прояву ендоспермових мутацій кукурудзи і було метою даного дослідження.

Матеріали і методи

Для визначення вмісту олії у насінні носіїв досліджуваних ендоспермових мутацій використовували три групи неспоріднених за походженням інбредних ліній кукурудзи. До першої групи входили 10 ліній-носіїв мутації *su1*, до другої групи – 10 ліній-носіїв мутації *se1* і до третьої групи – 10 ліній-носіїв мутації *sh2*. Контрольну групу було представлено 10 інбредними лініями звичайного типу.

Генетичний аналіз вмісту олії у насінні проводили у 3 схемах діалельних схрещувань другого методу Гріфінга. Батьківським формами першої схеми були 6 ліній-носіїв мутації *su1*, другої схеми – 6 ліній-носіїв мутації *se1* і третьої схеми – 6 ліній-носіїв мутації *sh2*.

Визначення ефектів моногенних ендоспермових мутацій *su1*, *se1* і *sh2* за вмістом олії у насінні здійснювали шляхом порівняння рівнів ознаки у насіння із звичайним і мутантним фенотипами, виділеного з одного качана гібридів

F_2 від топ-кросних схрещувань чотирьох ліній звичайного типу з двома лініями-носіями кожної з досліджуваних мутацій.

Аналіз батьківських ліній та гібридів діалельних і топ-кросних схем схрещувань проводили протягом двох років.

Вирощування ліній та гібридів проводили на дослідній селекційній станції «НАСКО», розташованій у зоні Степу України і Устимівській дослідній станції рослинництва, розташованій у зоні Лісостепу України. Польові досліді виконувалися згідно з методикою Національного центру генетичних ресурсів рослин України (Gur'eva et al., 2003). Для біохімічного аналізу використовували матеріал виключно від контрольованого запилення.

Аналіз вмісту олії у насінні проводили гравіметричним методом С. В. Рушковського (Kolesnikov and Pashchenko, 2022). Статистичну обробку отриманих результатів здійснювали методами дисперсійного та діалельного аналізу із застосуванням алгоритму Хеймана (Hallauer et al., 2010).

Результати та обговорення

Отримані в ході виконання дослідів результати свідчать, що лінії кукурудзи – носії мутацій *su1*, *se1* і *sh2* значно перевищують за вмістом олії у насінні лінії звичайного типу. Середній рівень цієї ознаки у носіїв мутацій *su1* і *se1* був удвічі, а у носіїв мутації *sh2* більше ніж утричі вищим ніж у ліній звичайної кукурудзи. При цьому у неспоріднених за походженням ліній кожного типу кукурудзи у дослідях спостерігався досить широкий розмах кількісної мінливості за вмістом олії у насінні (табл. 1).

Кількісна природа вмісту олії у насінні проаналізованих мутантів кукурудзи була підтверджена і під час генетичного аналізу.

Таблиця 1. Вміст олії у насінні ліній кукурудзи звичайного типу та ліній-носіїв різних ендоспермових мутацій, середні результати дворічних оцінок 10 ліній кожного типу

Типи ліній	Вміст олії в насінні, %		
	Мінімальний	Максимальний	Середній ($\bar{x} \pm s_x$)
Звичайний	3,8	5,0	$4,4 \pm 0,1$
Носії мутації <i>su1</i>	7,9	10,5	$8,7 \pm 0,2$
Носії мутації <i>se1</i>	7,9	10,0	$8,9 \pm 0,2$
Носії мутації <i>sh2</i>	13,2	15,4	$14,5 \pm 0,3$
$HIP_{0,95}$		0,9	0,6

Як свідчать отримані результати, система генетичної регуляції вмісту олії у носіїв мутації *su1* наближається до адитивно-домінантної моделі, а успадкування ознаки здійснюється за типом неповного домінування з переважним внеском до дисперсії адитивних ефектів (табл. 2).

Схожий тип генетичної регуляції ознаки показали носії мутації *se1* (табл. 3).

У носіїв мутації *sh2* у дослідках було зареєстровано дещо інший тип регуляції вмісту олії у насінні. За формальними оцінками генетичних компонентів дисперсії його можна кваліфікувати як незначний дуплікативний епістаз (табл. 4).

Однак, незважаючи на деякі відмінності, типи успадкування вмісту олії у насінні носіїв

мутацій *su1*, *se1* і *sh2* були принципово схожими і в усіх випадках свідчили про полігенну природу аналізованої ознаки. Окрім того, при аналізі характеру успадкування вмісту олії у насінні носіїв мутацій *su1*, *se1* і *sh2* зареєстровано спрямоване домінування, при якому вищий рівень ознаки контролювався рецесивними алелями полігенів.

Отримані результати продемонстрували, що різні лінії кукурудзи на основі кожної мутації цукрової кукурудзи відмінні між собою за ефектами комбінаційної здатності, причому дисперсія загальної комбінаційної здатності (ЗКЗ) у них була значно суттєвішою, ніж дисперсія специфічної комбінаційної здатності (СКЗ).

Таблиця 2. Комбінаційна здатність ліній кукурудзи – носіїв мутації *su1* і генетичні компоненти дисперсії за вмістом олії у насінні, результати дворічного випробування ліній та гібридів діалельної схеми схрещувань

Лінії	Середній вміст олії у насінні, %	Ефекти ЗКЗ	Варіанси СКЗ
МС-401	8,2	-0,44	0,07
МС-719	7,7	-0,56	0,04
МС-713	9,4	0,41	0,05
МС-58	10,4	0,74	0,09
МС-381	8,9	0,10	0,03
МС-380	8,5	-0,26	0,04
НІР _{0,05}	1,0	0,13	-
Н1/Д		0,33	
b		0,85	
a		0,17	

Таблиця 3. Комбінаційна здатність ліній кукурудзи – носіїв мутації *se1* і генетичні компоненти дисперсії за вмістом олії у насінні, результати дворічного випробування ліній та гібридів діалельної схеми схрещувань

Лінії	Середній вміст олії у насінні, %	Ефекти ЗКЗ	Варіанси СКЗ
СЕ-408	8,5	-0,21	0,05
СЕ-397	7,9	-0,38	0,03
СЕ-396	8,7	-0,11	0,00
СЕ-401	9,4	0,31	0,00
СЕ-398	8,9	-0,01	0,04
СЕ-414	9,5	0,39	0,03
НІР _{0,05}	0,6	0,08	-
Н1/Д		0,38	
b		0,77	
a		0,07	

Таблиця 4. Комбінаційна здатність ліній кукурудзи – носіїв мутації *sh2* і генетичні компоненти дисперсії за вмістом олії в насінні, результати дворічного випробування ліній та гібридів діалельної схеми схрещувань

Лінії	Середній вміст олії в насінні, %	Ефекти ЗКЗ	Варіанси СКЗ
SS-383	14,4	-0,22	0,11
SS-385	13,5	-0,50	0,03
SS-566	13,7	-0,27	0,07
SS-389	15,5	0,41	0,05
SS-387	14,6	-0,02	0,04
SS-390	15,9	0,60	0,04
НІР _{0,05}	0,7	0,11	-
Н1/Д		0,40	
b		1,21	
a		0,05	

Найбільш високими ефектами ЗКЗ серед ліній-носіїв мутації *su1* вирізнялися лінії МС-58 та МС-713, серед ліній-носіїв мутації *se1* – лінії СЕ-414 та СЕ-401, а серед ліній – носіїв мутації *sh2* – лінії SS-390 SS-389. Варіанси СКЗ у всіх випадках були низькими і маловідмінними.

Поряд з цим, отримані результати показали, що поряд з кількісним типом успадкування вміст олії у насінні носіїв ендоспермових мутацій проявляє моногенний тип успадкування.

Порівняний аналіз фракцій зерна F_2 із звичайним і мутантним фенотипами, виділених з одного качана гібридів від топ-кросних схрещувань ліній звичайного типу з лініями-носіями мутації *su1* і *sh2*, свідчить про суттєво більш високий вміст олії у насінні з мутантним фенотипом.

У розщеплюваних гібридів F_2 типу *Su1Su1* x *su1su1* середній вміст олії у насінні із звичайним фенотипом становив 4,4%, а у насінні з мутантним фенотипом – 7,9% (НІР_{0,05} = 0,6). У гібридів F_2 типу *Sh2Sh2* x *sh2sh2* ці відмінності були ще більшими. Середній вміст олії у насінні із звичайним фенотипом дорівнював 4,2%, а у насінні з мутантним фенотипом – 12,5% (НІР_{0,05} = 0,5). Примітно, що суттєво вищий вміст олії у насінні з мутантними фенотипами спостерігався у всіх проаналізованих у дослідженні гібридів, незалежно від їхніх гібридних комбінацій.

Таким чином, результати аналізу розщеплюваних гібридів топ-кросних схрещувань свідчать про наявність взаємозв'язку між алельним станом генів структури ендосперму кукурудзи *su1* та *sh2* і вмістом олії у насінні.

Безпосередній вплив алельного стану гену *se1* на вміст олії у насінні кукурудзи також не

виключений, але його експериментальний доказ ускладнює генетична природа цієї мутації. Показано, що мутантний ген *se1* є рецесивним модифікатором мутантного гену *su1* і власного візуально діагностованого прояву не має (Zhang et al., 2019). Тому відрізнити за фенотипами насіння рецесивні гомозиготи *se1* від домінантних гомозигот і гетерозигот не є можливим.

Отримані у досліді результати свідчать, що вміст олії у насінні ендоспермових мутантів кукурудзи є досить специфічним об'єктом генетичного аналізу. З одного боку ця ознака регулюється полігенними комплексами й успадковується як кількісна, що властиво кукурудзі звичайного типу (Werle et al., 2014).

З іншого боку, вміст олії у насінні суттєво залежить від ефектів моногенних мутацій структури ендосперму цукрової кукурудзи, які полягають у підвищенні вмісту олії за рахунок депресії утворення крохмалю і збільшення частки зародку у насінні (Тимчук and Muzhylko, 2017).

Як показали отримані у наших досліді результати, більш суттєвими у регуляції вмісту олії у насінні носіїв ендоспермових мутацій є ефекти мутантних генів структури ендосперму. Про це свідчить той факт, що відмінності за вмістом олії між носіями різних мутацій виявилися суттєвішими, ніж відмінності між різними лініями на основі однієї мутації.

Окрім цього, результати проведених досліджень показали, що ефекти моногенних ендоспермових мутацій кукурудзи за вмістом олії у насінні можуть підсилюватися ефектами полігенних комплексів. Це створює сприятливі можливості для розширення корисного генетично-

го різноманіття цукрової кукурудзи за вмістом олії.

Висновки

Вміст олії у насінні носіїв ендоспермових мутацій *su1*, *se1* і *sh2* має кількісну природу, наближається до адитивно-домінантної моделі і успадковується за типами неповного домінування з переважним внеском до дисперсії адитивних ефектів або незначного дуплікативного епістазу. Вищий вміст олії регулюється рецесив-

ними алелями полігенного комплексу. Поряд з цим вміст олії у насінні цукрової кукурудзи відчуває залежність від ефектів моногенних мутацій структури ендосперму, які викликають значне підвищення олійності насіння порівняно із кукурудзою звичайного типу.

Інформація про фінансову підтримку, подяки: відсутня.

Конфлікт інтересів: автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

Список використаних джерел

1. Feng Z. L., Liu J., Fu F. L., Li W. C. Molecular mechanism of sweet and waxy in maize. *International Journal of Plant Breeding and Genetics*. 2008. Vol. 2 (2). P. 93–100. <https://doi.org/10.3923/ijpbg.2008.93.100>.
2. Gur'eva I. A., Ryabchun V. K., Litun P. P., Stepanova V. P., Vakulenko S. M., Kuzmishyna N. V., Kolomatska V. P., Belkin O. O. Methodological recommendations for field and laboratory study of corn genetic resources. 2 Ed., Kharkiv : National Center for Plant Genetic Resources of Ukraine, 2003. 36 p. [in Ukrainian]
3. Hallauer A. R., Carena M. J., Filho J. B. M. Quantitative genetics in maize breeding : monography. New York – Dodrecht – Heidelberg – London : Springer, 2010. 663 p. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0766-0>.
4. Kolesnikov M. O., Pashchenko Y. P. Plant biochemistry and physiology. Small practical course : teaching and methodological manual. Melitopol : TGATU, 2022. 226 p. [in Ukrainian]
5. Luo M., Lu B., Shi Y., Zhao Y., Liu J., Zhang C., Wang Y., Liu H., Shi Y., Fan Y., Xu L., Wang R., Zhao J. Genetic basis of the oil biosynthesis in ultra-high-oil maize grains with an oil content exceeding 20%. *Frontiers in Plant Science*. 2023. Vol. 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1168216>.
6. Singh N., Vasudev S., Yadava D. K., Chaudhary D. P., Prabhu K. V. Oil improvement in maize : potential and prospects. *Maize : nutrition dynamics and novel uses* : monography. Eds. D. P. Chaudhary, S. Kumar, S. Langyan. New Dehli – Heidelberg – New York – Dordrecht – London : Springer Science, 2014. Chpt. 6. P. 77–82. https://doi.org/10.1007/978-81-322-1623-0_6.
7. Szymanek M., Tanas W., Kassar F. H. Kernel carbohydrates concentration in sugary-1, sugary enhanced and shrunken sweet corn kernels. *Agriculture and Agricultural Science Procedia*. 2015. Vol. 7. P. 260–264. <https://doi.org/10.1016/j.aaspro.2015.12.044>.
8. Tracy W. F., Shuler S. L., Dodson-Swenson H. The use of endosperm genes for sweet corn improvement. Plant breeding reviews : book of scientific papers. I. Goldman Ed. Hoboken, NJ : Wiley & Sons, 2019. Vol. 43 (6). P. 215–241. <https://doi.org/10.1002/9781119616801.ch6>.
9. Tymchuk D. S., Muzhylko V. V. Variability of oil content in corn lines carrying endosperm mutations. *Bulletin of the V. N. Karazin Kharkiv National University. Biology Series*. 2017. Is. 28. P. 34–42. [in Ukrainian]
10. Tymchuk S. M., Panchenko I. A., Kyrychenko V. V., Didenko S. Yu., Derebizova O. Yu., Tymchuk V. M. Maize starch quality improvement using the biochemical effect of genes of endosperm structure. Starch : from starch containing sources to isolation of starches and their applications : monography. Eds. V. P. Yuryev, P. Tomasik, H. Ruck. New York : Nova Science Publishing, 2004. Chpt. 1. P. 1–16.
11. Uberti A., Santana A. S., Nikolau B. J., De Lima R. O., Lubberstedt T. Molecular breeding approaches for the improvement of oil content and fatty acid composition in exotic-derived maize germplasm. *New Phytologist*. 2025. Vol. 248 (4). P. 1920–1939. <https://doi.org/10.1111/nph.70439>.
12. Wang T., White P. Lipids of the kernel. Corn chemistry and technology : monograph. Ed. S. O. Serna-Saldivar Cambridge – Duxford – Oxford : Elsevier Publ. Woodhead Publ. 3rd Ed., 2019. Chpt. 13. P. 337–368. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811971-6-00013-9>.
13. Werle A. J. K., Ferreira F. R. A., Pinto R. J. B., Mangolin C. A., Scapim C. A., Goncalves L. S. A. Diallel analysis of maize inbred lines for grain yield, oil and protein content. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*. 2014. Vol. 14 (1). P. 23–28. <https://doi.org/1590/S1984-70332014000100004>.
14. Zhang X., von Model K. J. H., Lor V. S., Hirsch C. N., De Vries B., Kaeppler H. F., Tracy W. F., Kaeppler S. M. Maize sugary enhancer 1 (*se1*) is a gene affecting endosperm starch metabolism. *The Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2019. Vol. 116 (41). P. 20776–20785. <https://doi.org/10.1073/pnas.1902747116>.
15. Zhou Y., Zhao W., Lai Y., Zhang B., Zhang D. Edible plant oil: global status, health issues and perspectives. *Frontiers in Plant Science*. 2020. Vol. 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01315>.

TYMCHUK D. S.¹, TYMCHUK N. F.¹, KHARCHENKO Yu. V.², KHARCHENKO L. Ya.²

¹ Luhansk National University nd. a. Taras Shevchenko,
Ukraine, 36000, Poltava, Ivan Bank str., 3

² Ustymivka Plant Research Station IR NAAS,
Ukraine, 3974, Poltava region, Kremenchuk district, Ustymivka vil., Academician Vavilov str., 15

GENETIC ANALYSIS OF OIL CONTENT IN SEEDS OF CARRIERS OF VARIOUS SWEET CORN MUTATIONS

Aim. Establishing the nature of inheritance on oil content in mature seeds of carriers of maize endosperm mutations *su1*, *se1* and *sh2*. **Methods.** Genetic analysis of oil content was carried out in three diallel crosses schemes of the second Griffing method. The parental forms of the first scheme were 6 lines-carriers of the *su1* mutation, the second scheme – 6 lines-carriers of the *se1* mutation and the third scheme – 6 lines-carriers of the *sh2* mutation. Analysis of oil content in seeds was carried out by the gravimetric method of S.V. Rushkovsky. **Results.** It was established that the inheritance of oil content in seeds of carriers of corn mutations *su1*, *se1* and *sh2* proceeds according by the types of incomplete dominance with a predominant contribution to the dispersion of additive effects or weakly expressed duplicative epistasis. The more higher oil content is regulated mainly by recessive alleles of the polygenic complex. Along with this, the oil content in sweet corn seeds is significantly dependent on the effects of monogenic mutations of the endosperm structure. **Conclusions.** The mutant maize genes *su1*, *se1* and *sh2* cause a significant increase in oil content in seeds compared to common corn. The effects of monogenic mutations of sweet corn can be enhanced by the effects of polygenic complexes.

Keywords: *Zea mays* L., endosperm mutations, oil content in seeds, genetic analysis.

Надходження статті: 16 лютого 2026 р.

Прийняття до друку після рецензування: 6 квітня 2026 р.

Публікація: 30 2026 р.