

ГЕНЕТИЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ КУКУРУДЗИ ЗА ВМІСТОМ ТА ФРАКЦІЙНИМ СКЛАДОМ КРОХМАЛЮ

Тимчук Д. С., Тимчук Н. Ф.

ВСТУП

Крохмаль є одним із провідних компонентів харчового раціону людини і важливою промисловою сировиною, яка широко використовується в численних промислових виробництвах¹. Однак якість природних крохмалів у низці випадків не задовольняє специфічних вимог цих виробництв і потребує додаткового поліпшення.

Забезпечення високих і різноманітних технологічних властивостей крохмалів, як правило, здійснюється шляхом їх фізичної або хімічної модифікації². Однак цей спосіб не є виключним. Іншим перспективним способом вирішення проблеми визнається генетичне поліпшення культурних рослин^{3,4}.

Відомо, що технологічні властивості крохмалю значною мірою визначаються співвідношенням лінійного та розгалуженого сополімерів⁵. Тому генетичний перерозподіл цього співвідношення може розглядатися як реальний засіб підвищення якості крохмалю. Цей напрям селекції у високорозвинутих країнах світу вважається

¹ Starches : characterization, properties and applications : monograph/ A.C. Bertolini Ed. Boca Raton– London New– York : CRC Press. 2009. 288 p.

² Zia-ud-Din, Xiong H., Fei P. Physical and chemical modification of starches : a review. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.* 2017. V.57 (12). P.2691 – 2705. DOI: 10.1080/10408398.2015.1087379

³ Burrell M.V. Starch: the need for improved quality or quantity : an overview. *J.Exp.Bot.* 2003. V.54 (382). P.451-456. DOI: 10.1093/jxb/erg049

⁴ Scott M., Pratt R., Hoffmann N., Montgomery R. Specialty corn. *Corn chemistry and technology* : monograph/ S.O.Serna – Saldivar Ed.Chpt.10. Cambridge, UK : Elsevier Inc., 2019. P. 289–304. DOI: org/10.1016/B978-0-12-811971-6.00010-3

⁵ Sandhu K.S., Singh N. Some properties of corn starches II: Physicochemical, gelatinization, retrogradation, pasting and gel textural properties. *Food Chem.* 2007. V. 101(4). P. 1499–1507. DOI: 10.1016/j.foodchem.2006.01.060

одним із найбільш пріоритетних, ефективних та економічно вигідних⁶.

Крохмалі амілопектинового і амілозного типів мають різко відмінні технологічні властивості. Амілопектинові крохмалі відрізняються високою атакованістю амілолітичними ферментами, низькою температурою початку та закінчення клейстеризації і формують високов'язкі прозорі і стабільні клейстери, стійкі до ретроградації. Натомість високоамілозні крохмалі дуже стійкі до амілолізу і формують міцні пружні гелі з високими структурно-механічними властивостями^{7,8}. І оскільки крохмалі амілопектинового та високоамілозного типів мають різні сфери промислового використання, практична значущість кожного з них принаймні рівнозначна.

Феномен утворення крохмалів із високою часткою як амілози, так і амілопектину зареєстровано у різних крохмаленосних культур⁹, однак найбільшій ефективності створення промислових джерел цих крохмалів слід очікувати у кукурудзи.

Вона вирізняється високою продуктивністю, широким ареалом розповсюдження, економічною вигідністю вирощування і досить низьким рівнем екологічного забруднення товарної продукції¹⁰. Кукурудза добре пристосована до безвідходних технологій переробки зерна і дає змогу отримувати з нього широкий спектр промислової продукції багатопільового призначення¹¹. Окрім того, кукурудза серед крохмаленосних культур вирізняється найбільш широким генетичним різноманіттям за вмістом та фракційним

⁶ Ferguson V. High amylose and waxy corns. *Specialty corns* : monograph / A.R.Hallauer Ed. Chpt.3. Boca-Raton– London-New-York-Washington D.C. : CRC Press, 2001. P. 71–92. DOI: org/10.1201/9781420038569.ch3

⁷ Garg N.K., Dahuja A., Singh A., Chaudhary S.D.P. Understanding the starch digestibility characteristics of Indian maize hybrids. *Indian J. Exp. Biol.* 2020. V. 58(10). P.738–744. DOI: 103390/metabo10110456

⁸ White P. Properties of corn starch. *Specialty corns* : monograph/A.R.Hallauer Ed. Chpt.2. Boca-Raton– London-New-York-Washington D.C. : CRC Press, 2001. P. 41–70. DOI: org/10.1201/9781420038569.ch2

⁹ Alcazar – Alay S.C., Meireles M.A.A. Physicochemical properties, modifications and applications of starches from different botanical sources. *Food Sci. Technol.* 2015. V. 35(2). P. 215–236. DOI: org/10.1590/1678-457X.6749

¹⁰ Solaimalai A., Anantharaju P., Irulandi S., Theradimari M. Maize crop : improvement, production, protection and post harvest technology : monograph. London ; New York : Taylor & Francis, 2020. 694 p. DOI: 10.1201/9781003090182.

¹¹ Gwirtz J.A., Garcia – Casal M.N. Processing maize flour and corn meal food products. *Ann.N.Y.Acad. Sci.* 2014. V. 13(1). P. 66–75. DOI: 10.1111/nyas.12299

складом крохмалю, яке може бути результативно використане в селекції^{12,13}.

Створення гібридів кукурудзи з крохмалями високоамілозного та амілопектинового типів в Україні поки не отримало потрібного розвитку, хоча його практична значущість уявляється безсумнівною. І, як свідчить досвід роботи із цієї проблеми провідних селекційно-генетичних установ світу, важливою передумовою поліпшення кукурудзи за фракційним складом крохмалю є зосередження у селекційних програмах широкого генетичного різноманіття культури і виділення на цій основі практично цінних джерел крохмалів амілозного та амілопектинового типів¹⁴.

Метою даної роботи було узагальнення літературних даних і результатів власних досліджень генетичного різноманіття кукурудзи за вмістом та фракційним складом крохмалю в Україні.

1. Полісахариди зерна кукурудзи, їх структура, утворення та регуляція

1.1. Вміст та організація комплексу полісахаридів зерна кукурудзи

Вуглеводний склад зерна кукурудзи представлено, головним чином, моно-, дисахаридами та полісахаридами, і якщо сумарний вміст цукрів не перевищує 3–5%, то вміст полісахаридів досягає 75–78%. У групі моносахаридів основним компонентом є глюкоза, у групі дисахаридів – сахароза, а в групі полісахаридів – крохмаль і в деяких випадках водорозчинні полісахариди (фітоглікоген)^{15,16}.

¹² Whitt S.R., Wilson L.M., Tenailon M.I., Gaut B.S., Buckler E.S. Genetic diversity and selection in the maize starch pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2002. V. 99(20). P. 12959–12962. DOI: org/10.1073/pnas202476999

¹³ Fan L, Bao J, Wang Y, Yao J, Gui Y, Hu W., Zhu J., Zeng M., Li Y., Hu Y. Post-domestication selection in the maize starch pathway. *PLoS ONE*, 2009. V. 4(10): e7612. DOI: 10.1371/ journal.pone.0007612

¹⁴ Pollak L.M., Scott M.P. Breeding for grain quality traits. *Maydica*. 2005. V. 50. P 247–257.

¹⁵ Mantley F.A., Xu Y. Glycobiology of Foods: Food carbohydrates – occurrence, production, food uses and healthful properties. *Advances in food biochemistry* : monograph / F.Vildiz Ed. Chpt.2. Boca Raton, Fl. : CRC Press, 2010. P. 23–49. DOI: org/10.1201/9781420007695

¹⁶ Mishra U., Tyagi S.K., Gadag R.N., Elayaraja K. Analysis of water soluble and insoluble polysaccharides in kernels of different corns (*Zea mays L.*). *Curr. Sci*. 2016. V. 111(9). P. 1522–1524. DOI: 10.18520/cs/v111/i9/1522-1524

Крохмаль є комплексом двох поліглюкозидів – амілози та амілопектину, які суттєво відмінні між собою за ступенем полімеризації та позиційним розташуванням зв'язків, що поєднують мономери¹⁷. Амілоза є переважно лінійним полімером одноступінчастої спіральної структури з молекулярною масою 10^4 – 10^5 Da, в якому мономери поєднані між собою α – 1-4-глюкозидними зв'язками, тоді як амілопектин є сильно розгалуженим глюканом із молекулярною масою 10^7 – 10^8 Da, в якому лінійні ланцюги пов'язані повторюваними через кожні 20–25 мономерів α – 1-6-глюкозидними зв'язками і сусідні ланцюги формують подвійні спіралі¹⁸.

Амілопектин за кількістю вузлів розгалуження значно переважає амілозу і відрізняється від неї більш короткими лінійними ділянками молекули. Ступінь полімеризації амілози дорівнює 100–1000, а амілопектину – 1000–10000 мономерів, довжина лінійних ділянок у амілози становить 3–1000, а у амілопектину – 3–50 мономерів¹⁹.

Водорозчинні полісахариди (фітоглікоген), як і амілопектин, є розгалуженими глюканами. Вони відрізняються від амілопектину вдвічі більшою кількістю α -1-6-глюкозидних зв'язків і меншим ступенем полімеризації лінійних ділянок молекули. У водорозчинних полісахаридів лінійні ділянки молекули складаються в середньому з 10 мономерів, тоді як у амілопектину – з 20–25²⁰.

¹⁷ Hamaker B.R., Tuncil Y.E., Shen X. Carbohydrates of the kernel. R. *Corn chemistry and technology* : monograph / S.O.Serna – Saldivar Ed. Chpt.11. Cambridge, UK : Elsevier Inc., 2019. P. 305–318. DOI: 10.1016/B978-0-12-811971-6.00011-5

¹⁸ Ai Y., Jane J.-L. Understanding starch structure and functionality. *Starch in food : structure, function and applications* : monograph/ M.Sjoo, L.Nilsson Eds. 2nd Ed. Cambridge : Woodhead Publ. – Elsevier, 2017. P. 151–178. DOI: 10.1016/B978-0-08-100868-3.00003-2

¹⁹ Starch in food : structure, function and applications : monograph/A.-C. Eliasson Ed. Boca-Raton : CRC Press-Woodhead Publ. 2004. 605 p. DOI: org/10.1111/j.1745-4603.2005.00013.x

²⁰ Wong S., Kubo A., Jane J.-L., Harada K., Satoh H., Nakamura Y. Structures and properties of amylopectin and phytoglycogen in the endosperm of *sugary-1* mutants of rice. *J. Cereal Sci.* 2003. V. 37(2). P.139–149. DOI: org.10.1006/jcrs.2002.0485

Тому водорозчинні полісахариди на відміну від амілопектину не мають кристалічної структури і розчинні в воді²¹.

Другою особливістю водорозчинних полісахаридів є те, що вони не приймають участі в утворенні крохмальних гранул і цю функцію виконують лише амілоза та амілопектин²².

Структуру основних полісахаридів зерна кукурудзи наведено на рис. 1, 2.

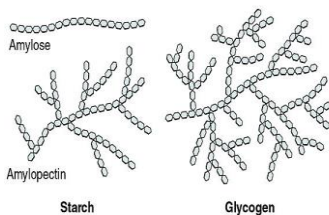


Рис. 1. Основні полісахариди зерна кукурудзи²³

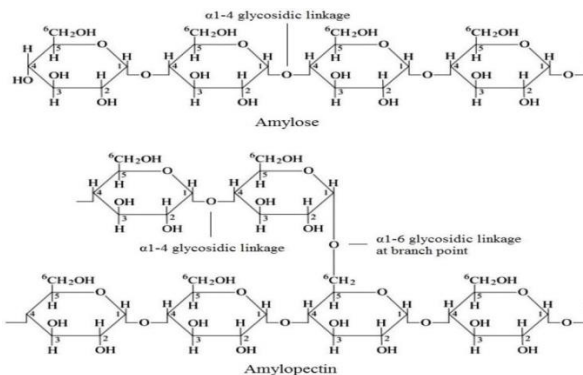


Рис. 2. Структура лінійного та розгалуженого сополімерів крохмалю²⁴

²¹ Guo M.Q., Hu X., Wang C., Ai L. Polysaccharides : structure and solubility. *Solubility of polysaccharides* : monograph / Z.Hu Ed. Chpt.2. Rijeka : In Tech. 2012. P. 7–21. DOI: org/10.5772/intechopen.71570

²² Tester R. F., Karkalas J., Qi X. Starch composition, fine structure and architecture. *J. Cereal Sci.* 2004. V. 39(2). P. 151–165. DOI: 10.1016/j.jcs.2003.12001

²³ URL: <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=30131154>

²⁴ Nawaz H., Waheed R., Nawaz M., Shahwar D. Physical and chemical modification of starch structure and reactivity. *Chemical properties of starch* : monograph / M.Emeje Ed. Chpt.2. London : In Tech, 2020. P. 13–34. DOI: org/10.5772/intechopen.88870

1.2. Утворення структурних сополімерів крохмалю

За сучасними уявленнями утворення амілози й амілопектину є складним координованим багатоетапним процесом²⁵. Вихідним субстратом для нього слугує сахароза, яка послідовно перетворюється на глюкозо-1-фосфат, АДФ-глюкозу і вже з останньої здійснюється безпосереднє утворення запасних гліуканів^{26,27}.

Загальну схему синтезу сополімерів крохмалю у кукурудзи наведено на рис. 3.

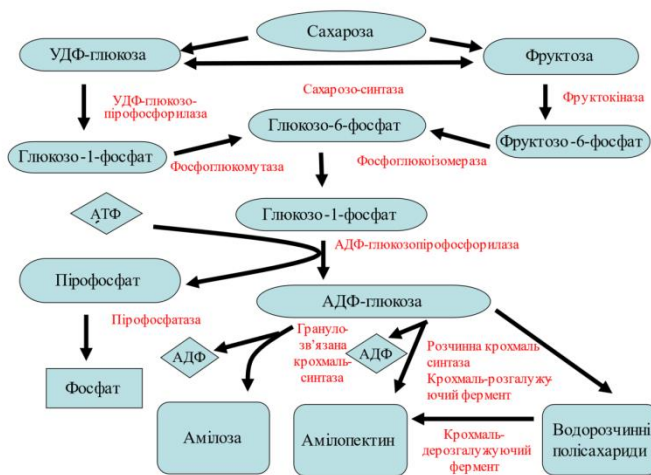


Рис. 3. Загальна схема синтезу сополімерів крохмалю у кукурудзи

²⁵ Preiss J. Biochemistry and molecular biology of starch biosynthesis. *Starch: chemistry and technology* : monograph / J.BeMiller, R.Whistler Eds. 3rd Ed. Chpt.4. Amsterdam – Boston – Heidelberg – London – New-York -Oxford -Paris – San Diego – San Francisco – Singapore – Sydney – Tokyo : Elsevier – Acad. Press, 2009. P. 84–148. DOI: org/10.1016/B978-0-12-746275-2.00004-5

²⁶ Bornke F., Sonnewald S. Biosynthesis and metabolism of starch and sugars. *Plant metabolism and biotechnology* : monograph / H.Ashihara, A.Crozier, A.Komamine Eds. Chpt.1. Chichester, UK : Wiley & Sons, 2011. P. 1–27. DOI: 10.1002/9781119991311

²⁷ Tetlow I.J., Emes M.J. Starch biosynthesis in the developing endosperms of grasses and cereals. *Agronomy*. 2017. V. 7.81. DOI: 10.3390/agronomy7040081

Каталіз реакцій цього процесу здійснюють як мінімум дванадцять ферментативних комплексів, основними з яких є сахарозо-синтаза (ЕС 2.4.1.13), інвертаза (ЕС 3.2.1.26), АДФ-глюкозо-пірофосфорилаза (ЕС 2.7.7.27), крохмаль-синтаза (ЕС 2.4.1.21), крохмаль-фосфорилаза (ЕС 2.4.1.1), крохмаль-разгалужуючий (ЕС 2.4.1.18) та крохмаль-дерозгалужуючі (ЕС 3.2.1.41 і ЕС 3.2.1.68) ферменти²⁸.

При цьому кожний із ключових ферментативних комплексів, що регулюють утворення глюканів, представлено серією генетично детермінованих ізоформ із різною функціональною активністю, тканинною та онтогенетичною специфічністю^{29,30}.

З урахуванням отриманих на даний час результатів процес синтезу крохмалю можна розділити на чотири послідовні ключові етапи: утворення глюкозо-1-фосфату, утворення АДФ-глюкози, утворення лінійних глюканів та утворення розгалужених глюканів.

1.3. Генетична регуляція вуглеводного обміну

Процес утворення структурних сополімерів крохмалю має спадкову природу і регулюється як полігенними комплексами^{31,32}, так і моногенними спадковими факторами³³.

Серед крохмаленосних культур найбільш широким генетичним різноманіттям за вмістом та складом крохмалю вирізняється

²⁸ Wang K., Henry R.J., Golbert R.G. Causal relations among starch biosynthesis, structure and properties. *Spriger Sci.Rev.* 2014. Is. 2. P. 15–33. DOI: 10.1007/s40362-014-0016-0

²⁹ Hennen-Bierwagen T.A., Liu F., Marsh R.S., Kim S., Gan Q., Tetlow I.J., Emes M.J., James M.G., Myers A.M. Starch biosynthetic enzymes from developing maize endosperm associate in multisubunit complexes. *Plant Physiol.* 2008. V. 146 (4). P. 1892–1908. DOI: 10.1104/pp.108.116285

³⁰ Tetlow I.J. Starch biosynthesis in developing seeds. *Seed Sci.Res.* 2011. V. 21(1). P. 5–32. DOI: 10.1017/s0960258510000293

³¹ Liu N., Xue Y., Guo Z., Li W., Tang J. Genome-wide association study identifies candidate genes for starch content regulation in maize kernels. *Front. Plant Sci.* 2016. V. 7. Article 1046. DOI: 10.3389/fpls.2016.01046

³² Li C., Huang Y., Huang R., Wu Y., Wang W. The genetic architecture of amylose biosynthesis in maize kernel. *Plant Biotechnol. J.* 2018. V.16(2). P. 688–695. DOI: 10.1111/pbi.12821

³³ Motto M., Balconi C., Hartings H., Rossi V. Gene discovery for improvement of kernel quality-related traits in maize. *Genetica.* 2010. V. 42(1). P. 23–56. DOI: 10.2298/GENSR1001023M

кукурудза, і найбільш цінними джерелами високої якості крохмалю у неї визнаються моногенні мутації структури ендосперму^{34,35}.

Сьогодні у кукурудзи ідентифіковано і локалізовано близько 20 генів, які регулюють біогенез вуглеводних сполук, і рецесивні алелі більшості з них викликають корисний ефект за вмістом та якістю вуглеводів³⁶.

Мутантні гени sh_2 , bt_1 та bt_2 значно підвищують вміст цукрів, мутантний ген su_1 – вміст водорозчинних полісахаридів, мутантний ген wx викликає утворення крохмалів, які майже повністю складаються з амілопектину, а мутантні гени su_2 , du та ae – крохмалів із високою часткою амілози³⁷.

Для низки локалізованих генів структури ендосперму визначено молекулярний механізм біохімічного ефекту. Встановлено, що ген sh_1 регулює активність сахарозо-синтази, ген bt_1 – активність аденілат-транслокатору під час утворення АДФ-глюкози, гени bt_2 та sh_2 – активність АДФ-глюкозопірофосфорилази, ген wx – активність грануло-зв'язаної крохмаль-синтази GBBSI, ген su_2 – активність розчинної крохмаль-синтази SSIIa, ген du_1 – активність розчинних крохмаль-синтаз SSIIb або SSIII, ген ae – активність крохмаль-розгалужуючого ферменту SBEIIb, а ген su_1 – активність крохмаль-дерозгалужуючого ферменту³⁸.

Практичне використання ефекту ендоспермових мутацій за вмістом та якістю вуглеводів, і зокрема крохмалю, має суттєві переваги перед іншими шляхами вирішення проблеми. Мутації

³⁴ Yu X., Yu H., Zhang J., Shao S., Xiong F., Wang Z. Endosperm structure and physicochemical properties of starches from normal, waxy and super-sweet maize. *Int. J. Food Prop.*, 2015. V. 18(12) P. 2825–2839. DOI: 10.1080/10942912.2015.1015732

³⁵ Wang J., Hu P., Chen Z., Liu Q., Wei C. Progress in high-amylose cereal crops through inactivation of starch branching enzymes. *Front. Plant Sci.* 2017. V. 8. Article 469. DOI: org/10.3389/fpls.2017.00469

³⁶ Coe, E.H., Schaeffer, M.L. (2005) Genetic, physical, maps, and database resources for maize. *Maydica*. № 50(3). P. 285–303. DOI: org/10.1371/journal.pgen.0030123

³⁷ Boyer C.D., Hannah L.C. Kernel mutants of corn. *Specialty corns* : monograph / A.R.Hallauer Ed. Chpt.1. Boca Raton, Fl. : CRC Press, 2001. P. 8–40

³⁸ Hartings H., Fracasetti M., Motto M. Genetic enhancement of grain quality-related traits in maize. *Transgenic plants : advances and limitations* : monograph / Y.O. Ciftci Ed. Chpt.10. Rijeka : InTech, 2012. P. 191–218. DOI: 10.13140/2.1.2561.5369

структури ендосперму мають природне походження³⁹, викликають утворення специфічних фенотипів насіння, незалежних від умов вирощування⁴⁰, і є менделюючими спадковими факторами⁴¹.

Тому носії ендоспермових мутацій кукурудзи можуть бути з успіхом використані для розширення корисного генетичного різноманіття кукурудзи, яке є необхідною умовою результативної селекції на якість крохмалю.

2. Матеріал і методика досліджень

Матеріалом для досліджень послугувала серія неспоріднених за походженням інбредних ліній кукурудзи (*Zea mays L.*) на основі різних моногенних мутацій структури ендосперму з генетичної колекції Національного центру генетичних ресурсів рослин України⁴².

До дослідів було залучено лінії – носії мутантних генів *opaque-2* (*o₂*, 7 хромосома), *shrunkен-1* (*sh₁*, 9 хромосома), *shrunkен-2* (*sh₂*, 3 хромосома), *sugary-1* (*su₁*, 4 хромосома), *sugary enhancer* (*se*, 2 хромосома), *sugary-2* (*su₂*, 6 хромосома), *amylose extender* (*ae*, 5 хромосома) та *waxy* (*wx*, 9 хромосома). Контролями послугували лінії кукурудзи звичайного типу, які не є носіями жодної із цих мутацій.

Лінії експериментальної сукупності вирощували протягом трьох років на дослідній селекційно-насінницькій станції «Наско», яка розташована в Ново-Каховському районі Херсонської області і за

³⁹ Raven J.A. Cellular location of starch synthesis and evolutionary origin of starch genes. *J. Phycol.* 2005. V. 41(6). P. 1070–1072. DOI: org/ 10.1111/j.1529-8817.2005.00157.x

⁴⁰ 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. 3rd Ed. Chpt.3. Amsterdam – Heidelberg – London – New-York -Oxford -Paris – San Diego – San Francisco – Singapore – Sydney – Tokyo : Elsevier – Acad. Press, 2009. P. 23–82. DOI: org/10.1016/B978-0-12-746275-2.00003-3

⁴¹ Tracy W.F., Shuler S.L., Dodson-Swenson H. The Use of endosperm genes for sweet corn improvement. A review of developments in endosperm genes in sweet corn since the seminal publication in Plant Breeding Reviews, Volume 1, by Charles Boyer and Jack Shannon (1984). *Plant Breeding Rev./ I.Goldman Ed.* 2019. V. 43. Chpt. 6. P. 215–241. DOI: 10.1002/9781119616801.ch6

⁴² Каталог зразків кукурудзи Національного центру генетичних ресурсів рослин України (біохімічний склад зерна) / підгот. І.А. Гур'єва та ін. Харків, 2001. 73 с.

грунтового-кліматичними умовами належить до зони Південного Степу України. Виконання польових дослідів здійснювали згідно з методикою Національного центру генетичних ресурсів рослин України⁴³.

Для біохімічного аналізу використовували матеріал виключно від контрольованого запилення. Ідентифікацію алейного стану генів структури ендосперму здійснювали за фенотипом насіння.

Уміст основних фракцій вуглеводів у зерні визначали загальноприйнятими методами⁴⁴ й обчислювали у відсотках до абсолютної сухої речовини (а.с.р.). Отримані результати піддавали статистичній обробці методом дисперсійного аналізу⁴⁵.

3. Генетичне різноманіття кукурудзи за вмістом та фракційним складом крохмалю

3.1. Ефекти ендоспермових мутацій за вмістом крохмалю та амілози

Отримані результати свідчать, що лінії – носії ендоспермових мутацій суттєво відмінні від звичайної кукурудзи і між собою за вмістом крохмалю в зерні і амілози в крохмалі й ефект кожної мутації стосовно цих ознак дуже специфічний (табл. 1). Він, як правило, супроводжується зміненнями вмісту водорозчинних фракцій вуглеводів (табл. 2).

Лінії – носії мутантного гену o_2 за вмістом крохмалю і амілози практично не відрізнялися від ліній кукурудзи звичайного типу, тому немає ніяких підстав уважати можливою участь цього гену в регуляції утворення структурних сополімерів крохмалю.

⁴³ Методичні рекомендації польового та лабораторного вивчення генетичних ресурсів кукурудзи / підгот. І.А.Гур'єва та ін. Харків, 2003. 43 с.

⁴⁴ Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. Ленинград : Агропромиздат, 1987. 430 с.

⁴⁵ Вуколов Э.А. Основы статистического анализа: практикум по статистическим методам и исследованию операций с помощью пакетов Statistica и Excel : учебное пособие ; 2-е изд. Москва : Форум. 464 с.

Таблиця 1

Уміст крохмалю в зерні і амілози в крохмалі у ліній кукурудзи звичайного типу і ліній – носіїв різних ендоспермових мутацій, середнє за трирічними оцінками 10 ліній кожного типу

Типи ліній	Вміст крохмалю в зерні, % до а.с.р.		Вміст амілози в крохмалі, %	
	Мін.-Макс.	Середнє	Мін.-Макс.-	Середнє
Звичайний	64,1 – 66,7	65,6	26,0 – 27,2	26,3
Носії мутації <i>o</i> ₂	62,6 – 65,7	63,9	25,4 – 27,0	25,8
Носії мутації <i>sh</i> ₁	57,4 – 60,0	58,7	27,2 – 28,6	27,5
Носії мутації <i>sh</i> ₂	38,7 – 41,8	40,3	29,7 – 31,5	30,4
Носії мутації <i>su</i> ₁	37,4 – 39,4	38,5	31,8 – 33,7	32,3
Носії мутації <i>se</i>	35,9 – 38,0	37,2	33,0 – 34,9	33,5
Носії мутації <i>su</i> ₂	56,6 – 59,7	58,1	39,9 – 43,4	41,6
Носії мутації <i>ae</i>	53,6 – 55,2	54,8	56,0 – 60,5	58,2
Носії мутації <i>wx</i>	62,6 – 65,0	63,4	0,7 – 0,9	0,8
НІР _{0,05}		0,8		0,7

Таблиця 2

Уміст розчинних фракцій вуглеводів у зерні ліній кукурудзи звичайного типу і ліній – носіїв різних ендоспермових мутацій, середнє за трирічними оцінками 10 ліній кожного типу

Типи ліній	Вміст в зерні, % до а.с.р.		
	Відновних цукрів	Сахарози	ВРП
Звичайний	0,5	1,7	1,0
Носії мутації <i>o</i> ₂	0,8	1,8	1,0
Носії мутації <i>sh</i> ₁	0,9	2,0	1,1
Носії мутації <i>sh</i> ₂	1,5	5,1	0,7
Носії мутації <i>su</i> ₁	1,2	4,2	19,8
Носії мутації <i>se</i>	1,4	4,6	18,6
Носії мутації <i>su</i> ₂	0,8	2,1	1,1
Носії мутації <i>ae</i>	0,9	2,0	1,0
Носії мутації <i>wx</i>	0,6	1,7	2,6
НІР _{0,05}	0,2	0,5	0,7

Усі інші проаналізовані мутанти за типом регуляції вуглеводного складу зерна можна розділити на чотири групи.

До першої з них відносяться мутанти *sh*₁ та *sh*₂, які контролюють активність ферментів синтезу крохмалю на рівні його розчинних попередників, а саме сахарозо-синтази та АДФ-глюкозо-

пірофосфорилази^{46,47}. Носії мутацій sh_1 та sh_2 вирізнялися зниженим вмістом крохмалю і підвищеним вмістом амілози в крохмалі порівняно зі звичайною кукурудзою. Обидва ці ефекти у носіїв мутації sh_2 проявлялися значно сильніше, ніж у носіїв мутації sh_1 , і супроводжувалися значним зростанням вмісту сахарози.

До другої групи можна віднести мутанти su_1 та se , ефекти яких проявляються на рівні утворення амілопектину з ВРП, контрольованого крохмаль-дерозгалужуючими ферментами. Носії цих мутацій вирізнялися суттєвим зниженням вмісту крохмалю і підвищенням вмісту амілози. Водночас у носіїв мутацій su_1 та se спостерігалось значне підвищення вмісту ВРП, а також сахарози. Однак підвищення вмісту сахарози у носіїв мутацій su_1 та se було не таким значним, як у носіїв мутації sh_2 . Характерно, що ефект комбінації гену su_1 з геном se , який є його рецесивним модифікатором⁴⁸, за вмістом сахарози був суттєво сильнішим, аніж ефект самого гену su_1 .

До третьої групи належать мутації su_2 та ae , ефект яких проявляється на рівні реакцій утворення амілопектину із АДФ-глюкози, контрольованих відповідно розчинною крохмаль-синтазою SSIIa і крохмаль-розгалужуючим ферментом SBEIIb. Ці мутації, особливо ae , знижували вміст крохмалю в зерні і підвищували частку амілози в крохмалі відповідно до 41,6% та 58,2%. Серед усіх проаналізованих у дослідях мутантів саме носії мутацій su_2 та ae вирізнялися найбільш високим вмістом амілози. Ефект обох цих високоамілозних мутацій мало позначався на вмісті вільних цукрів та ВРП.

⁴⁶ Hartings H., Fracasetti M., Motto M. Genetic enhancement of grain quality-related traits in maize. *Transgenic plants : advances and limitations* : monograph / Y.O. Ciftci Ed. Chpt.10. Rijeka : InTech,2012, P.191-218. DOI: 10.13140/2.1.2561.5369

⁴⁷ 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. 3rd Ed. Chpt.3. Amsterdam – Boston – Heidelberg – London – New-York -Oxford -Paris – San Diego – San Francisco – Singapore – Sydney – Tokyo : Elsevier – Acad. Press, 2009. P. 23–82. DOI: org/10.1016/B978-0-12-746275-2.00003-3

⁴⁸ Zhang X., von Mogel K.J.H., Lor V.S., Hirsch N., De Vries B., Kaeppeler H.F., Tracy W., Kaeppeler M. Maize sugary enhancer1 (*se1*) is a gene affecting endosperm starch metabolism. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2019. V. 116(41). P. 20776–20785. DOI: org/10.1073/pnas.1902747116

Нарешті, до четвертої групи можна віднести мутацію *wx*, ефект якої проявлявся на рівні утворення амілози, контрольованого грануло-зв'язаною крохмаль-синтазою GBBSI, депресія активності якої викликала утворення крохмалів, майже полишених амілози. Мутація *wx* відрізнялася від інших крохмаль-модифікуючих мутацій кукурудзи ще двома цікавими особливостями. Вона, як і мутація *o₂*, майже не знижувала вміст крохмалю і не підвищувала рівня вмісту моносахаридів та цукрози порівняно зі звичайною кукурудзою. Окрім того, носіям мутації *wx* було властиве підвищення вмісту ВРП. Рівень цього показника хоча і поступався майже на порядок вмісту ВРП у мутантів *su₁* та *se*, але був удвічі більшим, ніж вміст ВРП у лінії звичайного типу і лінії – носіїв мутацій *o₂*, *sh₁*, *sh₂*, *su₂* та *ae*.

Високу специфічність ефекту ендоспермових мутацій за вуглеводним складом зерна можна пояснити блокуванням кожним із мутантних генів структури ендосперму активності тільки однієї окремої реакції утворення крохмалю, яке призводить до зниження його вмісту і підвищення вмісту його водорозчинних попередників.

Отримані результати показали, що вміст основних фракцій вуглеводів зумовлений не лише генотиповими ефектами, а й погодними умовами вирощування. У роки з більш високими температурами періоду дозрівання зерна вміст крохмалю знижувався, а вміст амілози, цукрів та ВРП дещо підвищувався. Однак у носіїв ендоспермових мутацій генотипові ефекти були значно суттєвішими, ніж ефекти погодних умов вирощування.

Отримані результати також показали, що неспоріднені за походженням лінії – носії кожної ендоспермової мутації суттєво відмінні між собою за вмістом крохмалю в зерні й амілози в крохмалі. Ці відмінності не спостерігалися лише за вмістом амілози у носіїв мутації *wx*.

Найбільш вірогідною причиною існування кількісної мінливості вмісту крохмалю й амілози у різних ліній на основі однієї мутації є ефекти полігенних комплексів, здатних викликати власну дисперсію за цими ознаками і модифікувати, таким чином, ефекти ендоспермових мутацій.

Відмінності між різними ендоспермовими мутаціями за вмістом крохмалю й амілози були значно суттєвішими, ніж відмінності між різними лініями на основі однієї мутації. Однак це не виключає того, що шляхом використання ефектів генотипу можна розраховувати на розширення корисного генетичного різноманіття кукурудзи за вмістом та фракційним складом крохмалю.

3.2. Ефекти неалельних взаємодій між крохмаль-модифікуючими генами кукурудзи за вмістом крохмалю та амілози

Результати проведених досліджень показали, що результативним методом розширення корисного генетичного різноманіття кукурудзи є використання неалельних взаємодій між різними генами структури ендосперму.

Такі взаємодії за фенотипом зерна здебільшого проходили за типом епістазу. Зокрема, мутантний ген *sh₂* був епістатичний до мутантних генів *su₁*, *su₂*, *o₂* та *wx*, мутантний ген *su₁* – до мутантних генів *su₂*, *o₂* та *wx*, мутантний ген *su₂* – до мутантних генів *o₂* та *wx*, а мутантний ген *o₂* – до мутантного гену *wx*. Таким чином, носії парних комбінацій зазначених генів у всіх випадках мали фенотип зерна, тотожний фенотипу носія епістатичного гену. У носіїв різних комбінацій за участю гена *ae*, навпаки, спостерігалися ефекти як епістатичної, так і комплементарної взаємодії генів.

Із практичного погляду серед носіїв комбінацій генів структури ендосперму на найбільшу увагу заслуговують комбінації мутантного гену *o₂* з крохмаль-модифікуючими мутантними генами. Відомо, що ген *o₂* викликає суттєве підвищення вмісту незамінних амінокислот у білку⁴⁹, але результати, наведені в табл. 1, свідчать, що за вмістом крохмалю та амілози носії цієї мутації не відрізняються від звичайної кукурудзи. Тому було дуже бажано ідентифікувати форми кукурудзи, які поєднували б високу якість білка та крохмалю.

У наших дослідях було проаналізовано достовірні носії генних комбінацій *o₂sh₁*, *o₂sh₂*, *o₂su₁*, *o₂su₂* та *o₂wx*. Результати їх оцінок за вмістом крохмалю і амілози наведено в табл. 3.

⁴⁹ Hunter B.H., Beatty M.K., Singletary G.W., Hamaker B.R., Dilkes B.P., Larkins B.A., Jung R. Maize Opaque endosperm mutations create extensive changes in patterns of gene expression. *The Plant Cell*. 2002. V. 14(10). P. 2591–2612. DOI: 10.1105/tpc.003905

Таблиця 3

Уміст крохмалю та амілози в крохмалі ліній кукурудзи – носіїв комбінацій мутантного гену o_2 з крохмаль-модифікуючими мутантними генами структури ендосперму порівняно з носіями моногенних мутацій і звичайною кукурудзою, середнє за трирічними оцінками трьох ліній кожного типу

Типи ліній	Середній вміст, %	
	Крохмалю в зерні	Амілози в крохмалі, %
Носії генної комбінації o_2sh_1	60,6	26,5
Носії генної комбінації o_2sh_2	37,9	27,4
Носії генної комбінації o_2su_1	37,2	32,3
Носії генної комбінації o_2su_2	59,5	38,9
Носії генної комбінації o_2wx	68,2	0,7
Носії моногенної мутації o_2	64,2	25,4
Носії моногенної мутації sh_1	57,6	27,1
Носії моногенної мутації sh_2	39,5	30,9
Носії моногенної мутації su_1	37,8	32,7
Носії моногенної мутації su_2	56,9	40,3
Носії моногенної мутації wx	63,7	0,6
Звичайний тип	64,8	25,7
НІР _{0,05}	0,9	1,1

Аналіз носіїв цих комбінацій дав змогу встановити наявність трьох ефектів, що виникають за неалельних взаємодій мутантних генів структури ендосперму. По-перше, це епістатичні ефекти, унаслідок яких крохмаль–модифікуючі мутантні гени подавляють активність гену o_2 .

За вмістом крохмалю в зерні такі ефекти було зареєстровано, зокрема, у носіїв комбінацій o_2su_1 , а за вмістом амілози в крохмалі – у носіїв комбінацій o_2su_1 та o_2wx .

Другим наслідком неалельних взаємодій між генами структури ендосперму було синергічне підвищення або зниження вмісту крохмалю і амілози в крохмалі. Позитивний синергічний ефект за вмістом крохмалю спостерігався, зокрема, у носіїв комбінації o_2wx , а негативний – у носіїв комбінації o_2sh_2 . Синергічний ефект за вмістом амілози в крохмалі у носіїв комбінацій гену o_2 зареєстровано не було зовсім, однак його проявили носії комбінації

мутантних генів *su₂ae*, які за цією ознакою перевищували носіїв обох моногенних мутацій.

У решті випадків уміст крохмалю й амілози в крохмалі у носіїв проаналізованих комбінацій мутантних генів був проміжним між носіями генів – партнерів комбінації.

Третім ефектом, який спостерігався за неалельних взаємодій крохмаль-модифікуючих мутантних генів структури ендосперму з геном *o₂*, було поліпшення несприятливої фізичної консистенції носіїв моногенної мутації *o₂* і поєднання високої якості білка та вуглеводів у межах однієї лінії або гібриду.

Із цього погляду на найбільшу практичну увагу заслуговують носії комбінацій *o₂su₁*, *o₂su₂* та *o₂wx*.

ВИСНОВКИ

Використання ефекту мутантних генів структури ендосперму кукурудзи та їх неалельних взаємодій є результативним способом розширення корисного генетичного різноманіття культури за вмістом та фракційним складом крохмалю. Уміст крохмалю й амілози в крохмалі у різних ліній на основі однієї мутації, як правило, піддаваний кількісній мінливості, пов'язаної з ефектами полігенних комплексів. Виняток становлять лише носії мутації *wx*, у яких уміст амілози в крохмалі практично не варіює. Серед комбінацій неалельних генів структури ендосперму на найбільшу увагу заслуговують комбінації *o₂su₁*, *o₂su₂* та *o₂wx*, які поєднують високу якість білку та крохмалю, і комбінація *su₂ae* із синергічним ефектом за вмістом амілози в крохмалі.

АНОТАЦІЯ

Проведено узагальнення літературних даних із проблеми регуляції вмісту і фракційного складу крохмалю мутантними генами структури ендосперму кукурудзи і результатів власних досліджень із цієї проблематики. Показано, що використання ефекту ендоспермових мутацій є результативним способом розширення корисного генетичного різноманіття культури за вмістом крохмалю й амілози в крохмалі. Установлено, що ефекти ендоспермових мутацій можуть модифікуватися полігенними комплексами. Проаналізовано ефекти неалельних взаємодій між різними генами структури ендосперму і виділено практично цінні генні комбінації.

Jirepatypa

1. Starches : characterization, properties and applications : monograph/ A.C.Bertolini Ed. Boca Raton– London – New– York : CRC Press. 2009. 288 p.
2. Zia-ud-Din, Xiong H., Fei P. Physical and chemical modification of starches : a review. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.* 2017. V. 57 (12). P. 2691–2705. doi : 10.1080/10408398.2015.1087379
3. Burrell M.V. Starch: the need for improved quality or quantity : an overview. *J.Exp.Bot.* 2003. V.54 (382). P.451-456. doi : 10.1093/jxb/erg049
4. Scott M., Pratt R., Hoffmann N., Montgomery R. Specialty corn. *Corn chemistry and technology* : monograph/ S.O.Serna – Saldivar Ed.Chpt.10. Cambrige, UK : Elsevier Inc., 2019. P.289-304. doi.org/10.1016/B978-0-12-811971-6.00010-3
5. Sandhu K.S., Singh N. Some properties of corn starches II: Physicochemical, gelatinization, retrogradation, pasting and gel textural properties. *Food Chem*, 2007, V. 101 (4), P. 1499-1507. doi : 10.1016/j.foodchem.2006.01.060
6. Ferguson V. High amylose and waxy corns. *Specialty corns* : monograph/A.R.Hallauer Ed. Chpt.3. Boca-Raton– London-New-York-Washington D.C. : CRC Press, 2001. P. 71-92. doi.org/10.1201/9781420038569.ch3
7. Garg N.K., Dahuja A., Singh A., Chaudhary S.D.P. Understanding the starch digestibility characteristics of Indian maize hybrids. *Indian J. Exp. Biol.* 2020. V.58 (10). P.738-744. doi : 103390/metabo10110456
8. White P. Properties of corn starch. *Specialty corns* : monograph/A.R.Hallauer Ed. Chpt.2. Boca-Raton– London-New-York-Washington D.C. : CRC Press, 2001. P. 41-70. doi.org/10.1201/9781420038569.ch2
9. Alcazar – Alay S.C., Meireles M.A.A. Physicochemical properties, modifications and applications of starches from different botanical sources. *Food Sci.Technol.* 2015. V.35 (2). P. 215-236. doi.org/10.1590/1678-457X.6749
10. Solaimalai A., Anantharaju P., Irulandi S., Theradimari M. Maize crop : improvement, production, protection and post harvest technology : monograph. London -New – York : Taylor & Francis, 2020. 694 p. doi : 10.1201/9781003090182.
11. Gwartz J.A., Garcia – Casal M.N. Processing maize flour and corn meal food products. *Ann.N.Y.Acad. Sci.* 2014. V.13 (1). P. 66-75. doi : 10.1111/nyas.12299

12. Whitt S.R., Wilson L.M., Tenailon M.I., Gaut B.S., Buckler E.S. Genetic diversity and selection in the maize starch pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2002.V. 99 (20). P. 12959-12962. doi.org/10.1073/pnas.202476999

13. Fan L, Bao J, Wang Y, Yao J, Gui Y, Hu W., Zhu J., Zeng M., Li Y., Hu Y. Post-domestication selection in the maize starch pathway. *PLoS ONE*, 2009. V. 4(10): e7612. doi:10.1371/journal.pone.0007612

14. Pollak L.M., Scott M.P. Breeding for grain quality traits. *Maydica*. 2005. V.50. P 247-257.

15. Manthley F.A., Xu Y. Glycobiology of Foods: Food carbohydrates – occurrence, production, food uses and healthful properties. *Advances in food biochemistry* : monograph/ F.Vildiz Ed. Chpt.2. Boca Raton, Fl. : CRC Press, 2010. P. 23–49. doi.org/10.1201/9781420007695

16. Mishra U., Tyagi S.K., Gadag R.N., Elayaraja K. Analysis of water soluble and insoluble polysaccharides in kernels of different corns (*Zea mays L.*). *Curr. Sci.* 2016. V.111 (9). P.1522-1524. doi. 10.18520/cs/v111/i9/1522-1524

17. Hamaker B.R., Tuncil Y.E., Shen X. Carbohydrates of the kernel. R. *Corn chemistry and technology* : monograph/ S.O.Serna – Saldivar Ed. Chpt.11. Cambridge, UK : Elsevier Inc., 2019. P.305-318. doi : 10.1016/B978-0-12-811971-6.00011-5

18. Ai Y., Jane J.-L. Understanding starch structure and functionality. *Starch in food : structure, function and applications* : monograph/ M.Sjoo, L.Nilsson Eds. 2nd Ed. Cambridge : Woodhead Publ. – Elsevier, 2017. P.151-178. doi. :10.1016/B978-0-08-100868-3.00003-2

19. Starch in food : structure, function and applications : monograph/A.-C. Eliasson Ed. Boca-Raton : CRC Press-Woodhead Publ. 2004. 605 p. doi.org/10.1111/j.1745-4603.2005.00013.x

20. Wong S., Kubo A., Jane J.-L., Harada K., Satoh H., Nakamura Y. Structures and properties of amylopectin and phytyglycogen in the endosperm of *sugary-1* mutants of rice. *J. Cereal Sci.* 2003. V. 37 (2). P. 139-149. doi.org.10.1006/jcrs.2002.0485

21. Guo M.Q., Hu X., Wang C., Ai L. Polysaccharides : structure and solubility. *Solubility of polysaccharides* : monograph/ Z.Hu Ed. Chpt.2. Rijeka : In Tech. 2012. P.7-21. doi.org/10.5772/intechopen.71570

22. Tester R. F., Karkalas J., Qi X. Starch composition, fine structure and architecture. *J. Cereal Sci.* 2004. V. 39 (2). P. 151-165. doi. 10.1016/j.jcs.2003.12001

23. <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=30131154>

24. Nawaz H., Waheed R., Nawaz M., Shahwar D. Physical and chemical modification of starch structure and reactivity. *Chemical properties of starch*: monograph/ M. Emeje Ed. Chpt. 2. London : In Tech, 2020. P. 13 – 34. doi.org/ 10.5772/intechopen.88870

25. Preiss J. Biochemistry and molecular biology of starch biosynthesis. *Starch : chemistry and technology* : monograph/ J. BeMiller, R. Whistler Eds. 3rd Ed. Chpt. 4. Amsterdam – Boston – Heidelberg – London – New-York -Oxford -Paris – San Diego – San Francisco – Singapore – Sydney – Tokyo : Elsevier – Acad. Press, 2009. P. 84 – 148. doi.org/10.1016/B978-0-12-746275-2.00004-5

26. Bornke F., Sonnewald S. Biosynthesis and metabolism of starch and sugars. *Plant metabolism and biotechnology* : monograph/ H. Ashihara, A. Crozier, A. Komamine Eds. Chpt. 1. Chichester, UK : Wiley & Sons, 2011. P. 1-27. doi : 10.1002/9781119991311

27. Tetlow I.J., Emes M.J. Starch biosynthesis in the developing endosperms of grasses and cereals. *Agronomy*. 2017. V. 7.81. doi: 10.3390/agronomy7040081

28. Wang K., Henry R.J., Golbert R.G. Causal relations among starch biosynthesis, structure and properties. *Springer Sci. Rev.* 2014. Is. 2. P. 15-33. doi : 10.1007/s40362-014-0016-0

29. Hennen-Bierwagen T.A., Liu F., Marsh R.S., Kim S., Gan Q., Tetlow I.J., Emes M.J., James M.G., Myers A.M. Starch biosynthetic enzymes from developing maize endosperm associate in multisubunit complexes. *Plant Physiol.* 2008. V. 146 (4). P. 1892-1908. doi : 10.1104/pp.108.116285

30. Tetlow I.J. Starch biosynthesis in developing seeds. *Seed Sci. Res.* 2011. V. 21 (1). P. 5-32. doi : 10.1017/s0960258510000293

31. Liu N., Xue Y., Guo Z., Li W., Tang J. Genome-wide association study identifies candidate genes for starch content regulation in maize kernels. *Front. Plant Sci.* 2016. V. 7. Article 1046. doi: 10.3389/fpls.2016.01046

32. Li C., Huang Y., Huang R., Wu Y., Wang W. The genetic architecture of amylose biosynthesis in maize kernel. *Plant Biotechnol. J.* 2018. V. 16 (2). P. 688-695. doi : 10.1111/pbi.12821

33. Motto M., Balconi C., Hartings H., Rossi V. Gene discovery for improvement of kernel quality-related traits in maize. *Genetica*. 2010. V. 42 (1). P. 23-56. doi : 10.2298/GENSR1001023M

34. Yu X., Yu H., Zhang J., Shao S., Xiong F., Wang Z. Endosperm structure and physicochemical properties of starches from normal, waxy

and super-sweet maize. *Int. J. Food Prop.*, 2015. V.18 (12) P. 2825-2839, doi : 10.1080/ 10942912.2015.1015732

35. Wang J., Hu P., Chen Z., Liu Q., Wei C. Progress in high-amylose cereal crops through inactivation of starch branching enzymes. *Front. Plant Sci.* 2017. V.8. Article 469. doi.org/10.3389/fpls.2017.00469

36. Coe, E.H., Schaeffer, M.L. (2005) Genetic, physical, maps, and database resources for maize. *Maydica*, 50 (3), 285-303. doi.org/10.1371/journal.pgen. 0030123

37. Boyer C.D., Hannah L.C. Kernel mutants of corn. *Specialty corns : monograph/ A.R.Hallauer Ed. Chpt.1.* Boca Raton, Fl. : CRC Press, 2001. P.8-40

38. Hartings H., Fracasetti M., Motto M. Genetic enhancement of grain quality-related traits in maize. *Transgenic plants : advances and limitations : monograph/ Y.O.Ciftci Ed. Chpt.10.* Rijeka : InTech, 2012, P. 191-218. doi : 10.13140/2.1.2561.5369

39. Raven J. A. Cellular location of starch synthesis and evolutionary origin of starch genes. *J. Phycol.* 2005. V. 41 (6).P. 1070-1072. doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.00157.x

40. 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. 3rd Ed. Chpt.3.* Amsterdam – Boston – Heidelberg – London – New-York -Oxford -Paris – San Diego – San Francisco – Singapore – Sydney – Tokyo : Elsevier – Acad. Press, 2009. P.23 – 82. doi.org/10.1016/B978-0-12-746275-2.00003-3

41. Tracy W.F., Shuler S.L., Dodson-Swenson H. The Use of endosperm genes for sweet corn improvement. A review of developments in endosperm genes in sweet corn since the seminal publication in *Plant Breeding Reviews, Volume 1*, by Charles Boyer and Jack Shannon (1984). *Plant Breeding Rev./I.Goldman Ed. 2019. V. 43. Chpt.6.* P.215-241. doi:10.1002/9781119616801.ch6

42. Каталог зразків кукурудзи Національного центру генетичних ресурсів рослин України (біохімічний склад зерна) / підгот. І.А. Гур'єва та ін. Харків, 2001. 73 с.

43. Методичні рекомендації польового та лабораторного вивчення генетичних ресурсів кукурудзи / підгот. І.А. Гур'єва та ін. Харків, 2003. 43 с.

44. Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. Ленинград : Агропромиздат, 1987. 430 с.

45. Вуколов Э.А. Основы статистического анализа. Практикум по статистическим методам и исследованию операций с помощью

пакетов Statistica и Excel : учебное пособие ; 2-е изд. Москва : Форум. 464 с.

46. Zhang X., von Mogel K.J.H., Lor V.S., Hirsch N., De Vries B., Kaeppler H.F., Tracy W., Kaeppler M. Maize *sugary enhancer1 (se1)* is a gene affecting endosperm starch metabolism. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2019. V. 116 (41).P. 20776-20785. doi.org/10.1073/pnas.1902747116

47. Hunter B.H., Beatty M.K., Singletary G.W., Hamaker B.R., Dilkes B.P., Larkins B.A., Jung R. Maize Opaque endosperm mutations create extensive changes in patterns of gene expression. *The Plant Cell*. 2002. V.14 (10). P. 2591–2612. doi: 10.1105/tpc.003905

Information about the authors:

Tymchuk Dmytro Serhiiovych,

Candidate of Biological Sciences,

Associate Professor at the Department of Social, Humanitarian and
Biomedical Disciplines

Kharkiv Institute of Medicine and Biomedical Sciences
of Kyiv Medical University

11, Sadova str., Kharkiv, 61002, Ukraine

Tymchuk Natalia Fedorivna,

Candidate of Agricultural Sciences,

Associate Professor at the Department of Medical Biology

Kharkiv National Medical University

4, Nauki avenue, Kharkiv, 61022, Ukraine