

УДК 633.15:575.224.2:632.111

DOI <https://doi.org/10.33989/2025.11.2.352474>

Д. С. Тимчук

Луганський національний університет імені Тараса Шевченка
вул. Івана Банка, 3, Полтава, 36000, Україна
dstymchuk@yahoo.com
ORCID: 0000-0002-4198-8372

Н. Ф. Тимчук

Луганський національний університет імені Тараса Шевченка
вул. Івана Банка, 3, Полтава, 36000, Україна
tym1952@ukr.net
ORCID: 0000-0002-6523-9966

Л. Я. Харченко

Устимівська дослідна станція рослинництва IP НААН
вул. Академіка Вавилова, 15, с. Устимівка, Кременчуцький район,
Полтавська область, 3974, Україна
udsr@ukr.net
ORCID: 0000-0002-3962-1416

ВМІСТ ГЛІЦЕРИДІВ ЛІНОЛЕВОЇ КИСЛОТИ В ОЛІЯХ ЕНДОСПЕРМОВИХ МУТАНТІВ КУКУРУДЗИ ПРИ РІЗНИХ ТЕМПЕРАТУРАХ ПОВІТРЯ В ПЕРІОД ДОСТИГАННЯ

*Наведено результати дослідження залежності ефектів ендоспермових мутацій кукурудзи *sh2*, *su1* та *su2* за вмістом лінолеату від температурних умов періоду достигання. Матеріалом для досліджень послуговували по 10 неспоріднених за походженням ліній на основі кожної мутації, які вирощувалися протягом трьох років в зоні Степу України. Аналіз жирнокислотного складу олії проводився модифікованим газо-хроматографічним методом Пейскера. Оцінку взаємодії генотип : довкілля за вмістом лінолеату здійснювали з використанням алгоритму Еберхарда-Рассела. Встановлено, що лінії – носії мутацій *sh2*, *su1* та *su2* вирізняються від кукурудзи звичайного типу суттєво зниженим вмісту лінолеату. Рівень цієї ознаки у носіїв кожної мутації, як правило, зростає в умовах більш низьких температур повітря в період достигання. У різних ліній на основі однієї мутації вміст лінолеату варіював в залежності від генотипу лінії і характеру взаємодії генотип : довкілля. У носіїв кожної ендоспермової мутації виділено два типи ліній з різними нормами реакції на коливання кліматичних умов вирощування. У ліній одного типу спостерігалися суттєві змінення вмісту лінолеату при коливаннях температурного режиму вирощування, тоді як лінії іншого типу в таких же умовах проявляли досить стабільний рівень ознаки.*

Ключові слова: кукурудза, ендоспермові мутанти, лінолева кислота, умови вирощування.

Вступ. Практичне створення джерел високоякісних олій з використанням природного генетичного різноманіття кукурудзи ускладнюють два принципові обмеження. Першим є полігенна природа жирнокислотного складу олії (Rajendran, Chaudhary, & Mahajan, 2017), другим – суттєва залежність цих ознак від ґрунтово – кліматичних умов вирощування (Imran et al., 2024).

На особливу увагу як потенційні джерела підвищеного вмісту і покращеного жирнокислотного складу олії заслуговують носії моногенних ендоспермових мутацій кукурудзи (Boyer, & Hannah, 2001). Їх використання в цій якості має суттєві переваги перед іншими шляхами вирішення проблеми. Вони полягають, в тому, що ендоспермові мутації кукурудзи мають природне походження (Raven, 2005), є менделюючими генетичними факторами, викликають утворення специфічних фенотипів насіння, незалежних від умов вирощування і носії цих мутацій вирізняються корисними зміненнями біохімічного скл насіння (Shannon, Garwood, & Boyer, 2009; Tracy, Shuler, & Dodson-Swenson, 2019).

Експериментально встановлено, що природні мутації структури ендосперму викликають суттєве підвищення вмісту незамінних амінокислот в білку, перерозподіл фракційного складу крохмалю у бік підвищення вмісту амілози або амілопектину, а також збільшення вмісту водорозчинних фракцій вуглеводів (Hartings, Fracasetti, & Motto, 2012; Larkins, 2019).

Показано також, що носії окремих ендоспермових мутацій вирізняються підвищеним вмістом гліцеридів олеїнової та пальмітинової кислот (D. Tymchuk, Sadovnichenko, N. Tymchuk, Potapenko, & Torianik, 2021; Tymchuk, 2023). Однак вплив ендоспермових мутацій кукурудзи на вміст гліцеридів лінолевої кислоти до цього часу не був предметом спеціальних досліджень.

Відомо, що ця кислота є основним компонентом жирнокислотного складу кукурудзяної олії (Baldin et al., 2018) і в певних кількостях викликає позитивний фізіологічний ефект (Jandacek, 2017). Окрім того, олії з високим вмістом лінолевої кислоти є досить розповсюдженим промисловим джерелом олійної сировини (Salimon, Salih, & Yousif, 2012; Barrera-Alellano, Badan-Ribeiro, & Serna-Saldivar, 2019).

Однак високий вміст лінолевої кислоти не завжди є сприятливим. Відомо, що ця кислота схильна до переокисного окислювання (Belinato, Canale, & Totten, 2011) і проміжні продукти цього процесу викликають небажані наслідки для здоров'я людини (Mercola, & D'Adamo, 2023). Тому не тільки підвищення, але й зниження вмісту гліцеридів лінолевої кислоти в кукурудзяній олії є практично значущим. Але в обох випадках практичне поліпшення кукурудзи за вмістом лінолевої кислоти потребує наявності надійних генетичних джерел, які б забезпечували і стабільно високий і стабільно низький вміст лінолеату в широкому діапазоні кліматичних умов вирощування.

Відомо, що провідним кліматичним фактором, який викликає коливання жирнокислотного складу олії у олійних культур, є температура повітря в період досягання насіння (Canvin, 2011). Тому виникає необхідність визначення ефектів ендоспермових мутацій кукурудзи за вмістом лінолеату при коливаннях температурних умов цього періоду.

Матеріали і методи. Матеріалом для досліджень була серія інбредних ліній кукурудзи – носіїв ендоспермових мутацій *sh2*, *su1*, *su2*, які викликають суттєве підвищення вмісту олеїнової кислоти в оліях (D. Tymchuk, Sadovnichenko, N. Tymchuk, Potapenko, & Torianik, 2021).

Носії кожної мутації було представлено 10 неспорідненими за походженням лініями. В якості контролів використовувалися 10 ліній кукурудзи звичайного типу.

Польові досліді проводилися на селекційно – насінницькій станції «НАСКО», яка розташована у Ново-Каховському районі Херсонської області і знаходиться в зоні Степу України. Географічні координати локації проведення польових дослідів - 46,7545° п.ш., 33,3486° с.д.

Лінії кукурудзи вирощували протягом трьох років з різними температурними режимами вегетації і, зокрема, температурами повітря в період досягання насіння. За спостереженнями метеостанції м. Нова Каховка (синоптичний індекс 33869), середня температура цього періоду у першому році випробувань становила 19,9°C, у другому – 21,7°C, а у третьому – 23,1°C.

Проведення польових дослідів проводили згідно методики Національного центру генетичних ресурсів рослин України (Hurieva et al., 2003). Лінії кукурудзи вирощували на десятигніздних ділянках площею 4,9 м², розташованих у пунктирній схемі посіву з шириною міжрядь 70 см і відстанню між рослинами в рядку 35 см. Повторність польового дослідів двократна, розміщення ділянок в блоках ліній кожного типу – методом рендомізованих повторень.

Для біохімічного аналізу використовували насіння ліній, отримане виключно шляхом контрольованого запилення. Контроль алейного стану мутантних генів структури ендосперму проводили за фенотипом наніння (Shannon, Garwood, & Boyer, 2009).

Аналіз жирнокислотного складу олії проводили модифікованим газо-хроматографічним методом Пейскера (D. Tymchuk, Sadovnichenko, N. Tymchuk, Potapenko, & Torianik, 2021).

Отримані результати піддавали статистичній обробці методами дисперсійного та кореляційного аналізу (Horvat, Molnar, & Minkovych, 2019).

Порівняння середніх по варіантах досліду за вмістом лінолеату здійснювали за допомогою найменшої істотної різниці для 5% рівня значущості ($HP_{0,05}$), а оцінку тісноти взаємозв'язку між вмістом лінолеату та інших жирних кислот – шляхом обчислення коефіцієнтів лінійної кореляції (r).

Для оцінки взаємодій генотип: довкілля за вмістом лінолеату використовували статистичну програму, засновану на алгоритмі Еберхарда – Рассела (Changizi, Choucan, Heravan, Bihanta, & Darvish, 2014). З її використанням для кожної лінії обчислювали генотипові ефекти (E_i), які відображають середню величину ознаки за роки випробувань, коефіцієнти лінійних регресій (R_i), які характеризують відгук генотипу на коливання температур повітря в період дозрівання і дисперсії відхилення від лінії регресії (S_i^2), які відображають надійність оцінок екологічної стабільності ліній. Для встановлення достовірності відхилень від лінії регресії обчислювали емпіричні значення G-критерія Кохрена ($G_{\text{факт}}$), які порівнювали з табличними ($G_{0,95}$).

Лінії кукурудзи звичайного типу і лінії-носії кожної мутації ранжували за значеннями E_i і R_i на 3 групи, в яких найменший ранг був властивий лініям з більш високими середніми рівнями ознаки і його меншою залежністю від коливань температури повітря протягом періоду дозрівання насіння.

Результати та їх обговорення. Отримані результати показали наявність суттєвих відмінностей носіїв різних ендоспермових мутацій між собою та від кукурудзи звичайного типу за вмістом лінолеату в олії (табл. 1).

Таблиця 1

Вміст лінолеату в оліях ліній кукурудзи звичайного типу і ліній-носіїв різних ендоспермових мутацій, середнє за трирічними оцінками 10 ліній кожного типу

Типи ліній	Вміст лінолеату в олії, %			HP _{0,05} для порівняння ліній одного типу
	Мінімальний	Максимальний	Середній	
Звичайний	56,7	61,4	59,3	1,1
Носії мутації <i>sh1</i>	52,1	58,5	55,1	1,3
Носії мутації <i>sh2</i>	38,6	45,5	42,0	1,7
Носії мутації <i>su1</i>	38,8	45,7	42,3	1,7
Носії мутації <i>su2</i>	44,8	48,9	47,1	1,3
Носії мутації <i>wx</i>	51,5	55,6	53,6	1,1
HP _{0,05}			1,7	

Носії всіх проаналізованих в досліді мутацій за вмістом гліцеридів лінолевої кислоти поступалися кукурудзі звичайного типу. Однак ступінь зниження вмісту лінолеату у носіїв різних мутацій відрізнявся. У носіїв мутацій *sh1* та *wx* вміст лінолеату в оліях був суттєво вищим, ніж у носіїв мутації *su2*, а вона в свою чергу перевищувала за цією ознакою носіїв мутацій *sh2* та *su1*. За оцінками середніх групових найбільш значне зниження вмісту лінолеату було властиве носіям мутацій *sh2*, *su1* та *su2* і його рівень досягав 29,2%.

Отримані в досліді результати показали також, що різні лінії – носії однієї мутації дуже відмінні між собою за вмістом лінолеату в олії і найбільша різниця між мінімальним і максимальним рівнями вмісту лінолеату у носіїв однієї мутації становила 6,9%.

Як свідчать отримані результати, іншим фактором, який викликає мінливість вмісту лінолеату в олії кукурудзи, є кліматичні умови вирощування. У кукурудзі звичайного типу, а також носіїв всіх проаналізованих мутацій найбільш високий вміст лінолеату було зареєстровано в умовах першого року випробувань, а найбільш низький – в умовах третього року (табл. 2).

Таблиця 2

Вміст лінолеату в оліях ліній кукурудзи звичайного типу і ліній-носіїв різних ендоспермових мутацій в роки з різними температурними умовами періоду досягання, середнє за щорічними оцінками 10 ліній кожного типу

Типи ліній	Вміст лінолеату в олії, %			НІР _{0,05} для порівняння середніх за кожний рік
	Перший рік	Другий рік	Третій рік	
Звичайний	60,1	59,3	58,5	0,6
Носії мутації <i>sh1</i>	56,3	54,6	54,3	0,7
Носії мутації <i>sh2</i>	43,6	41,3	41,0	1,0
Носії мутації <i>su1</i>	43,3	42,7	40,8	0,9
Носії мутації <i>su2</i>	48,0	47,0	46,2	0,7
Носії мутації <i>wx</i>	54,6	53,6	52,6	0,6

Ці результати надають підстави пов'язувати мінливість вмісту лінолеату в оліях проаналізованих форм кукурудзи саме із річною специфікою температурного режиму періоду дозрівання. За даними метеостанції м.Нова Каховка (синоптичний індекс 33869) перший рік випробувань вирізнявся найбільш низькими температурами в цей період, а третій рік – найбільш високими.

Таким чином отримані результати свідчать про зворотню залежність між температурою повітря в період досягання і вмістом лінолевої кислоти в оліях звичайної кукурудзи і її ендоспермових мутантів. Однак ця залежність не була ані лінійною ані монотонною.

В ході трирічного випробування було встановлено, що різні лінії на основі однієї мутації дуже відмінні між собою як за середнім вмістом гліцеридів лінолевої кислоти, так і за характером його мінливості під впливом температури в період досягання.

Серед ліній – носіїв мутації *sh2* найбільш високий вміст лінолеату мали лінії SS-385 та SS-387, а найбільш низький вміст – лінії SS-53, SS-390 та SS-566. Сильну залежність вмісту лінолеату від коливань умов вирощування було зареєстровано у ліній SS-384, SS-387 та SS-390. Навпаки, лінії SS-53, SS-383 та SS-385 проявили значно більшу стабільність в різних температурних умовах періоду досягання (табл. 3).

Таблиця 3

Оцінки генотипових ефектів та екологічної стабільності за вмістом лінолеату у ліній кукурудзи – носіїв мутації *sh2*, результати трирічних випробувань

Лінії	Середній в	Генотиповий ефект, E_i	Ранг	Регресія, R_i	Ранг	Дісперсія ознаки по роках, S^{2*}
SS-49	41,8	-0,20	2	0,50	2	5,69
SS-53	38,1	-3,90	3	0,11	1	3,50
SS-383	42,7	0,76	2	0,12	1	3,78
SS-384	42,3	0,36	2	1,96	3	6,66
SS-385	45,5	3,50	1	0,09	1	7,19
SS-386	42,3	0,33	2	0,75	2	3,46
SS-387	45,4	3,43	1	1,72	3	0,85
SS-389	43,7	1,70	2	0,92	2	1,57
SS-390	39,4	-2,57	3	2,26	3	7,51
SS-566	38,6	-3,40	3	1,57	2	1,20
НІР _{0,05}	1,7	2,33	X	0,65	X	X

* Примітка: $G_{\text{факт.}} = 0,1806$; $G_{\text{табл.}} = 0,4450$.

У проаналізованих в дослідях носіїв мутації *su1* спостерігалися схожі закономірності мінливості вмісту лінолеату. Найбільш високі генотипові ефекти за цією ознакою було зареєстровано у ліній МС-73, МС-266 та МС-719, а найбільш низькі – МС-58, МС-375 та МС-713. Лінії МС-58, МС-266 та МС-381 продемонстрували широкий розмах мінливості ознаки

в різних кліматичних умовах вирощування, а лінії МС-73 та МС-713 – досить стабільний рівень вмісту лінолеату в цих умовах (табл. 4).

Таблиця 4

Оцінки генотипових ефектів та екологічної стабільності за вмістом лінолеату у ліній кукурудзи – носіїв мутації *su1*, результати трирічних випробувань

Лінії	Середнє	Генотиповий ефект, E_i	Ранг	Регресія, R_i	Ранг	Дисперсія ознаки по роках, S^2
МС-58	38,8	-3,49	3	1,50	3	0,03
МС-73	45,7	3,41	1	-0,48	1	2,62
МС-266	44,3	2,07	1	1,51	3	0,49
МС-270	43,2	0,91	2	1,29	2	0,12
МС-375	40,4	-1,83	3	0,90	2	1,52
МС-380	43,3	1,04	2	1,11	2	0,87
МС-381	41,8	-0,46	2	1,72	3	0,16
МС-401	42,1	-0,13	2	1,03	2	0,00
МС-713	39,2	-3,09	3	0,38	1	3,04
МС-719	43,8	1,57	1	1,02	2	0,01
НІР _{0,05}	1,7	1,08	X	0,33	X	X

* Примітка: $G_{\text{факт}} = 0,3431$; $G_{\text{табл.}} = 0,4450$.

В експериментальній вибірці носіїв мутації *su2* самий високий середній вміст лінолеату було встановлено у ліній АС-11, АС-28 та АС-52, а самий низький – у ліній АС-32 та АС-70. У ліній АС-16, АС-37 та АС-52 спостерігалася широка мінливість вмісту ліноленату в різних кліматичних умовах вирощування, тоді як лінії АС-32 та АС-43 в аналогічних умовах проявили значно вищу екологічну стабільність ознаки (табл. 5).

В кожній проаналізованій експериментальній вибірці ліній на основі однієї ендоспермової мутації зустрічалися, хоча і досить рідко, лінії, які поєднували високі або низькі генотипові ефекти з високою екологічною стабільністю ознаки. В наших досліджах до їх числа можна було віднести, зокрема, лінії – носії мутації *sh2* SS-385 та SS-53, лінії – носії мутації *su1* МС-73 та МС-713, а також лінії – носії мутації *sh2* АС-52 та АС-32.

Із суто практичного погляду такі лінії є дуже привабливими для селекції, оскільки забезпечують стабільний рівень вмісту лінолеату при коливаннях кліматичних умов вирощування.

Таблиця 5

Оцінки генотипових ефектів та екологічної стабільності за вмістом лінолеату у ліній кукурудзи – носіїв мутації *su2*, результати трирічних випробувань

Лінії	Середнє	Генотиповий ефект, E_i	Ранг	Регресія, R_i	Ранг	Дисперсія ознаки по роках, S^2
АС-11	48,5	1,43	1	0,58	2	0,63
АС-13	46,8	-0,23	2	0,89	2	0,19
АС-16	47,0	-0,03	2	1,55	3	2,62
АС-28	48,4	1,30	1	1,25	2	0,10
АС-32	44,8	-2,30	3	0,29	1	0,62
АС-37	47,7	0,63	2	1,50	3	0,63
АС-43	46,1	-0,93	2	0,20	1	1,26
АС-44	47,1	0,03	2	1,34	2	0,42
АС-52	48,9	1,87	1	1,62	3	0,00
АС-70	45,3	-1,77	3	0,78	2	1,29
НІР _{0,05}	1,3	1,01	X	0,47	X	X

* Примітка: $G_{\text{факт}} = 0,3372$; $G_{\text{табл.}} = 0,4450$.

Отримані в наших дослідках результати показали, що вміст лінолевої кислоти у носіїв кожної з проаналізованих мутацій вирізняється кількісною мінливістю, що підтверджує дані про полігенний тип регуляції цієї ознаки (Yang et al., 2010). Однак поряд з цим отримані результати свідчать про суттєві відмінності за вмістом лінолеату між носіями різних мутацій.

Відомо, що ліолева кислота утворюється в результаті одноетапної реакції десатурації олеїнової і ця реакція каталізується специфічною десатуразою FAD-2 (Vanhecke, Wood, Stymme, Singh, & Green, 2013). При цьому рецесивні алелі локусів FAD-2 викликають депресію активності цього фермента, підвищення вмісту олеїнової кислоти і зниження вмісту лінолевої (Dar, Choudhury, Arumugam, & Kancharla, 2017). Функціональний взаємозв'язок між вмістом цих компонентів жирнокислотного складу в наших дослідках було підтверджено і наявністю високосуттєвої негативної кореляції між вмістом олеату та лінолеату ($r = -0,92-0,96$).

Показано, що носії мутацій *su1* та *su2* відрізняються від кукурудзи звичайного типу значно підвищеним вмістом олеату (D. Tymchuk, Sadovnichenko, N. Tymchuk, Potapenko, & Torianik, 2021), тому зниження у них вмісту лінолеату уявляється цілком зрозумілим.

Однак нема ніяких підстав пов'язувати ці змінення жирнокислотного складу олії з безпосереднім біохімічним ефектом мутантних генів *su1* та *su2*. Відомо, що обидва ці гени регулюють активність окремих реакцій утворення крохмалю і регульовані ними ферменти не приймають участі в утворенні жирних кислот (Wang, Henry, Golbert, 2014; Zhuang, Zhang, Xiao, Zhang, & Fang, 2022).

Тому найбільш вірогідною причиною підвищення вмісту олеату і зниження вмісту лінолеату у носіїв цих мутацій є просторове зчеплення мутантних генів *su1* та *su2* з відповідними олеат – кодуєчими локусами.

На користь цього припущення свідчить ідентифікація найбільш експресивних олеат – кодуєчих локусів в 4 та 6 хромосомах (Belo et al., 2008; Wassom, Mikkelineni, Bohn, & Rocheford, 2008), тобто в тих самих хромосомах, в яких локалізовані і ендоспермові гени *su1* та *su2* (Coe, & Shaeffer, 2005).

Цілком можливо, що підвищення вмісту олеату і зниження вмісту лінолеату у носіїв мутації *sh2* теж викликає просторове зчеплення цього мутантного гену з олеат – кодуєчим локусом, однак наявність локусу з подібним ефектом в 3 хромосомі поки що не зареєстровано (Yang et al., 2010). Тому принципово не можна виключати можливості підвищення вмісту олеату і зниження вмісту лінолеату випадковою комбінацією полігенів, локалізованих в інших хромосомах.

Отримані в дослідках результати свідчать також про суттєвий вплив на вміст лінолевої кислоти кліматичного режиму періоду досягання і, зокрема, зниження вмісту лінолеату при підвищених температурах цього періоду.

Показано, що цей ефект пов'язаний з температурними умовами здійснення реакції десатурації олеїнової, кислоти внаслідок якої утворюється лінолеат. Біохімічний механізм цього явища полягає в в зниженні інтенсивності цього процесу через депресію активності десатурази FAD-2 (Li et al., 2015). Однією з найважливіших умов процесу десатурації є високий вміст молекулярного кисню в тканинах, які здійснюють синтез жирних кислот (Pelly, 2012). При підвищенні температури в період синтезу запасних ліпідів концентрація кисню в цих тканинах знижується і саме це вважається причиною зниження активності FAD-2 і, як наслідок, підвищення вмісту олеїнової кислоти і зниження вмісту лінолевої (Rolletschek et al., 2007).

Отримані в наших дослідках результати свідчать також, що норми реакції різних ліній – носіїв однієї мутації за вмістом лінолевої кислоти на односпрямовані змінення температурного режиму досягання дуже відмінні між собою. І найбільш вірогідними причинами існування цих відмінностей можна вважати нетотожні змінення активності різних ізоформ FAD-2 під впливом температур (Zhao et al., 2019) і різної експресивності локусів FAD-2 у

різних форм одного виду при схожому температурному режимі вирощування (Menard et al., 2017).

Висновки. Лнії – носії мутацій *sh2*, *su1* та *su2* вирізняються від кукурудзи звичайного типу суттєво зниженим вмісту лінолеату. Рівень цієї ознаки у носіїв кожної мутації, як правило, зростає в умовах більш низьких температур повітря в період досягання. У різних ліній на основі однієї мутації вміст лінолеату варіює в залежності від генотипу лінії і характеру взаємодій генотип : довкілля. У носіїв кожної ендоспермової мутації існують два типи ліній з різними нормами реакції на коливання кліматичних умов вирощування. У ліній одного типу спостерігаються суттєві змінення вмісту лінолеату при коливаннях температурного режиму вирощування, тоді як лінії іншого типу в таких же умовах проявляють стабільний рівень ознаки.

LINOLEIC ACID GLYCERIDE CONTENT IN OILS OF ENDOSPERM MUTANTS OF CORN AT DIFFERENT AIR TEMPERATURES DURING THE MATURATION PERIOD

Tymchuk D.¹, Tymchuk N.², Kharchenko L.³

^{1,2} Luhansk Taras Shevchenko National University

³Ustymivka Experimental Station of Plant Production of the PPI NAAS of Ukraine

*The results of the study of the dependence of the effects of endosperm mutations of corn *sh2*, *su1*, and *su2* on the content of linoleate on the temperature conditions of the maturation period are presented. The material for the study consisted of 10 unrelated lines based on each mutation, which were grown for three years in the Steppe zone of Ukraine. The fatty acid composition of the oil was analysed using a modified Peisker gas chromatography method. The assessment of genotype-environment interactions in terms of linoleate content was carried out using the Eberhard-Russell algorithm. It was established that lines carrying mutations *sh2*, *su1*, and *su2* differ from ordinary corn by significantly reduced linoleate content. The level of this trait in carriers of each mutation, as a rule, increased in conditions of lower air temperatures during the ripening period. In different lines based on one mutation, the linoleate content varied depending on the genotype of the line and the nature of the genotype: environment interactions. In carriers of each endosperm mutation, two types of lines with different reaction rates to fluctuations in climatic growing conditions were distinguished. In lines of one type, significant changes in linoleate content were observed with fluctuations in the temperature regime of growing, while lines of another type showed a fairly stable level of the trait under the same conditions.*

Key words: corn, endosperm mutants, linoleic acid, growing conditions

REFERENCES

- Baldin, M., Ying, Y., Fan, Y., Roth, G., Casper, D. P., & Harvatine, K. J. (2018). Characterization of linoleic acid (C18:2) concentration in commercial corn silage and grain hybrids. *Journal of Dairy Science*, 101 (1), 222-232. DOI: 10.3168/jds.2017-12972
- Barrera-Arellano, D., Badan-Ribeiro, A. P., & Serna-Saldivar, S. O. (2019). Corn oil: composition, processing, and utilization. In S. O. Serna-Saldivar (Ed.), *Corn: chemistry and technology: monography* (pp. 593-613). Duxford, UK: Woodhead Publ. DOI: 10.1016/B978-0-12-811971-6.00021-8.
- Belinato, G., Canale, L. C. F., & Totten, G. E. (2011). Effect of antioxidants on oxidative stability and quenching performance of soybean oil and palm oil quenchants. *Journal of ASTM International*, 8 (9), 1-14. DOI: 10.1520/JAI103376.
- Belo, A., Zheng, P., Luck, S., Shen, B., Meyer, D. J., Li, B. ... Rafalski, A. (2008). Whole genome scan detects an allelic variant of *fad2* associated with increased oleic acid levels in maize. *Molecular Genetics and Genomics*, 279 (1), 1-10. DOI: 10.1007/s00438-007-0289-y.
- Boyer, C. D., & Hannah, L. C. (2001). Kernel mutants of corn. In A. R. Hallauer (Ed.), *Specialty corns: monography* (pp. 8-40). Boca Raton, London, New York, Washington, DC: CRC Press. DOI: 10.1201/9781420038569.ch1.
- Canvin, D. T. (2011). The effect of temperature on the oil content and fatty acid composition of the oils from several oil seed crops. *Canadian Journal of Botany*, 43 (1), 63-69. DOI: 10.1139/b65-008.
- Changizi, M., Choucan, R., Heravan, E. M., Bihanta, M. R., & Darvish, F. (2014). Evaluation of genotype : environment interaction and stability of corn hybrids and relationship among univariate parametric methods. *Canadian Journal of Plant Sciences*, 94 (7), 1255-1267. DOI: 10.4141/CJPS2013-386.
- Coe, E. H., & Schaeffer, M. L. (2005). Genetic, physical, maps and database resources for maize. *Maydica*, 50 (3), 285-303.
- Dar, A. A., Choudhury, A. R., Arumugam, N., & Kancharla, P. K. (2017). The *FAD2* gene in plants: occurrence, regulation and role. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1789. DOI: 10.3389/fpls.2017.01789.
- Hartings, H., Fracasetti, M., & Motto, M. (2012). Genetic enhancement of grain quality-related traits in maize. In Y. O. Ciftci (Ed.), *Transgenic plants: advances and limitations: monography* (pp. 191-218). Rijeka: InTech. DOI: 10.13140/2.1.2561.5369.
- Horvat, A. A., Molnar, O. O., & Minkovych, V. V. (2019). *Metody obrobky eksperymentalnykh danykh z vykorystanniam MS Excel [Methods of processing experimental data using MS Excel]: navchalnyi posibnyk*. Uzhhorod: Hoverla [in Ukrainian].

- Hurieva, I. A., Riabchun, V. K., Litun, P. P., Stepanova, V. P., Vakulenko, S. M., Kuzmishyna, N. V. ... Belkin, O. O. (2003). *Metodychni rekomendatsii polovoho ta laboratornoho vvychnnia henetychnykh resursiv kukurudzy* [Methodological recommendations for field and laboratory studies of corn genetic resources]. (2 nd ed, supplemented). Kharkiv: National Center for Plant Genetic Resources of Ukraine [in Ukrainian].
- Imran, M., Lee, S.-G., Park, S.-Y., Park, H.-M., Kim, E.-H., Oh, S.-W. ... Kim, M.-J. (2024). Influence of environmental factors and genotype on natural variation in the chemical composition of maize seeds. *Sustainability*, 16, 10451. DOI: 10.3390/su162310451.
- Jandacek, R. (2017). Linoleic acid: a nutritional quandary. *Healthcare*, 5, 25. DOI: 10.3390/healthcare5020025.
- Larkins, B. A. (2019). Proteins of the kernel. In S. O. Serna-Saldivar (Ed.), *Corn: chemistry and technology*: monography (pp. 319-336). Duxford, UK: Woodhead Publ. DOI: 10.1016/B978-0-12-811971-6.00021-7.
- Li, Q., Zheng, Q., Shen, W., Cram, D., Fowler, B., Wei, Y., & Zou, J. (2015). Understanding the biochemical basis of temperature-induced lipid pathway adjustments in plants. *The Plant Cell*, 27 (1), 86-103. DOI: 10.1105/tpc.114.134338.
- Menard, G. N., Moreno, J. M., Bryan, F. M., Munoz-Azcarate, O., Kelly, A. A., Hassani-Pak, K. ... Eastmond, P. (2017). Genome wide analysis of fatty acid desaturation and its response to temperature. *Plant Physiology*, 173 (3), 1594-1605. DOI: 10.1104/pp.16.01907.
- Mercola, J., & D'Adamo, C. R. (2023). Linoleic acid: a narrative review of the effects of increased intake in the standard American diet and associations with chronic disease. *Nutrients*, 15, 3129. DOI: 10.3390/nu15143129.
- Pelly, J. W. (2012). Fatty acid and triglyceride metabolism. In J. W. Pelly (Ed.), *Elsevier's integrated review biochemistry*: monography (2nd ed.). (pp. 81-89). Philadelphia: Elsevier. DOI: 10.1016/B978-0-323-03410-4.50016-x.
- Rajendran, A., Chaudhary, D., & Mahajan, V. (2017). Corn oil research and improvement: a review. *Journal of Crop and Weed*, 13 (2), 247-252. Retrieved from <https://www.cropandweed.com/archives/2017/vol13issue2/13-2-44.pdf>
- Raven, J. A. (2005). Cellular location of starch synthesis and evolutionary origin of starch genes. *Journal of Phycology*, 41 (6), 1070-1072. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2005.00157.x.
- Rolletschek, H., Borisjuk, L., Sanchez-Garcia, A., Gotor, C., Romero, L. C., Martinez-Rivas, J. M., & Mancha, M. (2007). Temperature-dependent endogenous oxygen concentration regulates microsomal oleate desaturase in developing sunflower seeds. *Journal of Experimental Botany*, 58 (12), 3171-3181. DOI: 10.1093/jxb/erm154.
- Salimon, J., Salih, N., & Yousif, E. (2012). Industrial development and applications of plant oils and their biobased oleochemicals. *Arabian Journal of Chemistry*, 5 (2), 135-145. DOI: 10.1016/j.arabjoc.2010.08.007.
- Shannon, J. C., Garwood, D. L., & Boyer, C. D. (2009). Genetics and physiology of starch development. In J. BeMiller, & R. Whistler (Eds.), *Starch: chemistry and technology*: monography (3rd ed.). (pp. 23-82). Amsterdam, Boston, Heidelberg, London, New-York, Oxford, Paris, San Diego, San Francisco, Singapore, Sydney, Tokyo: Elsevier - Academic Press. DOI: 10.1016/B978-0-12-746275-2.00003-3.
- Tracy, W. F., Shuler, S. L., & Dodson-Swenson, H. (2019). The use of endosperm genes for sweet corn improvement. In I. Goldman (Ed.), *Plant breeding reviews: book of scientific papers* (Vol. 43, pp. 215-241). Hoboken, NJ: Wiley & Sons. DOI: 10.1002/9781119616801.ch6.
- Tymchuk, D. S., Sadovnichenko, I., Tymchuk, N., Potapenko, H., & Torianik, I. (2021). Oleic acid glycerides content in the oils of maize endospermic mutants and its dependence on temperature during ripening. In *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B. Natural, Exact and Applied Sciences*, 75, 5 (734), 403-410. DOI: 10.2478/prolas-2021-0059.
- Tymchuk, D. S. (2023). Palmitic acid glyceride content in maize lines - carriers of the *wx* and *sh1* mutations depending on the air temperature during the ripening period. *Acta Agrobotanica*, 76 (1), 169047. DOI: 10.5586/aa/169047.
- Vanhercke, T., Wood, C. C., Stymme, S., Singh, S. P., & Green, A. G. (2013). Metabolic engineering of plant oils and waxes for use as industrial feedstocks. *Plant Biotechnology Journal*, 11 (2), 197-210. DOI: 10.1111/pbi.12023.
- Wang, K., Henry, R. J., Golbert, R. G. (2014). Causal relations among starch biosynthesis, structure and properties. *Springer Science Review*, 2, 15-33. DOI: 10.1007/s40362-014-0016-0
- Wassom, J. J., Mikkelineni, V., Bohn, M. O., & Rocheford, T. R. (2008). QTL for fatty acid composition of maize kernel oil in Illinois High Oil x B73 backcross-derived lines. *Crop Science*, 48 (1), 69-78. DOI: 10.2135/cropsci2007.04.0208.
- Yang, X., Guo, Y., Yan, J., Zhang, J., Song, T., & Rocheford, T. (2010). Major and minor QTL and epistasis contribute to fatty acid compositions and oil concentration in high-oil maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 120 (3), 665-678. DOI: 10.1007/s00122-009-1184-1.
- Zhao, X., Wei, J., He, L., Zhang, Y., Zhao, Y., Xu, X. ... Xu, J. (2019). Identification of fatty acid desaturases in maize and their differential responses to low and high temperature. *Genes*, 10, 445. DOI: 10.3390/genes10060445.
- Zhuang, X.-Y., Zhang, Y.-H., Xiao, A.-F., Zhang, A.-H. & Fang, B.-S. (2022) Key enzymes in fatty acid synthesis pathway for bioactive lipids biosynthesis. *Frontiers in Nutrition*, 9, 851402. DOI: 10.3389/fnut.2022.851402.

Одержано 16.12.2025 р.
Прийнято до друку 23.12.2025 р.