

УДК 633.15 : 631.523

## НЕАЛЕЛЬНІ ВЗАЄМОДІЇ МУТАНТНИХ ГЕНІВ СТРУКТУРИ ЕНДОСПЕРМУ КУКУРУДЗИ ЗА ФЕНОТИПОМ ЗЕРНА

<sup>1</sup>Чуб Л.М., <sup>1</sup>Ібрагімова Ш.Б., <sup>2</sup>Тимчук Н.Ф., <sup>3</sup>Потапенко Г.С., <sup>4</sup>Тимчук С.М.,  
<sup>5</sup>Ніколенко І.А., <sup>6</sup>Тимчук Д.С.

<sup>1</sup> Гімназія №13 м. Харкова

<sup>2</sup> Харківський національний медичний університет

<sup>3</sup> Харківський національний педагогічний університет ім. Г.С. Сковороди

<sup>4</sup> Інженерна академія України

<sup>5</sup> Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН

<sup>6</sup> Національний фармацевтичний університет

Визначалися неалельні взаємодії між мутантними генами структури ендосперму кукурудзи  $o_2$ ,  $sh_2$ ,  $su_1$ ,  $su_2$  та  $wx$  за фенотипом зерна. Ці взаємодії у всіх випадках здійснювалися за типом рецесивного епістазу. Мутантний ген  $sh_2$  був епістатичний до мутантних генів  $su_1$ ,  $su_2$ ,  $o_2$  та  $wx$ , мутантний ген  $su_1$ - до мутантних генів  $su_2$ ,  $o_2$  та  $wx$ , мутантний ген  $su_2$ - до мутантних генів  $o_2$  та  $wx$ , а мутантний ген  $wx$  - до мутантного гену  $o_2$ . Такий тип неалельних взаємодій між різними генами структури ендосперму проявлявся в результаті схрещувань будь-яких носіїв ендоспермових мутацій, незалежно від їх походження.

Розроблено спосіб отримання носіїв комбінацій мутантних генів структури ендосперму для використання в практичній селекції кукурудзи і створено репрезентативну колекцію ліній на основі цих комбінацій.

**Ключові слова:** кукурудза, ендоспермові мутанти, неалельні взаємодії, фенотип зерна.

**Non-allelic interactions between the mutant genes of maize endosperm structure on the kernel phenotypes. Chub L.M., Ibragimova Sh.B., Tymchuk N.F., Potapenko G.S., Tymchuk S.M., Nikolenko I.A., Tymchuk D.S.**— It have been determined the non – allelic interactions between the maize mutant genes of endosperm structure  $o_2$ ,  $sh_2$ ,  $su_1$ ,  $su_2$  and  $wx$  on the kernel phenotypes. These interactions in all cases were carried out as the type of recessive epistasis. Mutant gene  $sh_2$  was epistatic to the mutant genes  $su_1$ ,  $su_2$ ,  $o_2$  and  $wx$ , mutant gene  $su_1$ - to the mutant genes  $su_2$ ,  $o_2$  and  $wx$ , mutant gene  $su_2$ - to the mutant genes  $o_2$  та  $wx$  and mutant gene  $wx$  – to the mutant gene  $o_2$ . Such type of non – allelic interactions between different genes of endosperm structure was exhibited in the result of hybridization of any endospermic mutants, independently from their origin.

The method for obtaining the carriers of the maize endosperm structure mutant genes' combinations for the use in practical corn breeding was developed and the representative collection of inbreds based on these combinations was created.

**Key words:** maize, endospermic mutants, non-allelic interactions, kernel phenotype.

### ВСТУП

В селекції кукурудзи на якість зерна активно використовується біохімічний ефект мутантних генів структури ендосперму [15]. Вони регулюють інтенсивність окремих реакцій утворення крохмалю і викликають

корисний ефект за вмістом і складом вуглеводів [13]. Поряд з цим відомо, що мутантні гени структури ендосперму кукурудзи в ряді випадків викликають і сприятливий ефект за вмістом і амінокислотним складом білка і вмістом та жирнокислотним складом олії [8; 18].

Використання цього ефекту здійснюється шляхом отримання ізогенних мутантних аналогів кращих гібридів традиційного типу [7], однак цей метод не є виключним. Встановлено, що поліпшення якості зерна кукурудзи може проводитися також шляхом використання взаємодій мутантних генів структури ендосперму з полігенними комплексами, які викликають власну дисперсію за ознаками якості зерна і можуть модифікувати біохімічний ефект моногенних ендоспермових мутацій [10; 12; 17; 20].

Іншим перспективним способом поліпшення якості зерна є використання неалельних взаємодій між мутантними генами структури ендосперму, причому в ряді випадків носії комбінацій цих генів за якістю зерна перевищують не тільки кукурудзу традиційного типу, але й носіїв моногенних мутацій [6; 16; 19]. Однак практичне використання неалельних взаємодій між різними мутантними генами структури ендосперму стримується відсутністю технології створення носіїв комбінацій цих генів, яку в спеціальній літературі по цій проблемі досі не наведено.

Найбільш зручною ознакою для ідентифікації комбінацій ендоспермових мутацій слід визнати фенотип зерна, оскільки він піддаваний візуальним оцінкам і кожна ендоспермова мутація викликає утворення специфічного фенотипу, незалежного від умов вирощування [14].

Показано, що фенотипи зерна у носіїв комбінацій мутантних генів структури ендосперму залежать від того, які саме ендоспермові мутації є партнерами цих комбінацій [9], і, можливо, від того, які саме алелі локусів з множинним алелізмом входять до складу комбінацій. У всякому разі є докази відмінностей комбінацій різних рецесивних алелів одного гену з іншим геном за характеристиками крохмалю [5], які значною мірою визначають фенотип зерна [11]. Існують і прямі вказівки на залежність фенотипу зерна комбінацій мутантних генів структури ендосперму від ефектів множинного алелізму у одного з партнерів комбінації [4].

Зазначені особливості неалельних взаємодій між мутантними генами структури ендосперму ускладнюють практичне створення носіїв їх комбінацій, але не зменшують його практичної значущості. Ці розуміння і створили передумови для виконання наших досліджень, які здійснювалися в рамках діяльності кількох наукових установ, а також Малої академії наук України.

Метою досліджень була розробка технології отримання комбінацій мутантних генів структури ендосперму з використанням для цієї мети фенотипу зерна.

Конкретні завдання досліджень передбачали:

- визначення особливостей морфолого-анатомічної структури зерна у різних моногенних ендоспермових мутантів кукурудзи;

- встановлення характеру неалельних взаємодій між генами структури ендосперму за фенотипом насіння;
- відпрацювання основних операцій, необхідних для отримання носіїв комбінацій генів структури ендосперму за фенотипом насіння.

### МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріалом для досліджень слугували інбредні лінії кукурудзи – носії ендоспермових мутацій  $o_2$ ,  $sh_2$ ,  $su_1$ ,  $su_2$  та  $wx$ , які серед відомих мутацій цього типу вирізняються найбільш специфічними для кожної мутації фенотипами зерна і найбільш суттєвим біохімічним ефектом [4; 13]. До дослідів було залучено по 3 інбредні лінії на основі кожної мутації. Контролями слугували 3 лінії традиційного типу, які належали до зубовидного підвиду і не були носіями жодної ендоспермової мутації.

Генетичний аналіз фенотипу зерна проводився в трьох системах діалельних схрещувань другого методу Гріфінга. Батьківськими формами кожної з них було 5 неспоріднених за походженням ліній – носіїв мутацій  $o_2$ ,  $sh_2$ ,  $su_1$ ,  $su_2$  та  $wx$ .

Лінії та гібриди експериментальної сукупності вирощували в 2012-2013 рр. згідно офіційної методики польового експерименту [1]. Для досліджень використовували матеріал виключно від контрольованого запилення. Визначення алельного стану генів структури ендосперму здійснювали за фенотипом їх зерна [14], який встановлювали шляхом візуальної оцінки зерна в звичайному та проминаючому світлі.

Експериментальні результати піддавали статистичній обробці шляхом визначення критерію Пірсона ( $\chi^2$ ) [1].

### РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Отримані результати підтвердили високу специфічність фенотипів зерна кожної ендоспермової мутації, їх суттєві відмінності від кукурудзи традиційного типу та між собою і незалежність фенотипів зерна, утворених різними ендоспермовими мутаціями, від погодних умов вирощування (табл. 1). Ці оцінки цілком підтверджують висновки інших авторів [4; 14] і свідчать, що фенотипи зерна можуть розглядатися як надійний візуально діагностований критерій для визначення алельного стану генів структури ендосперму.

З іншого боку є всі підстави вважати, що утворення різними ендоспермовими мутаціями змінених в порівнянні із звичайною кукурудзою фенотипів зерна є наслідком змінення його біохімічного складу і, насамперед, ступеня зниження вмісту крохмалю. Дійсно, мутанти з найменшим ступенем зниження вмісту крохмалю ( $o_2$ ,  $wx$ ) [3] мають непрозоре зерно з гладкою поверхнею, тоді як мутанти з сильною депресією утворення крохмалю ( $sh_2$ ,  $su_1$ ) – скловидне сильно зморщуване або здавлене зерно. В той же час мутант кукурудзи  $su_2$ , який вирізняється більш високим ніж мутанти  $sh_2$  та  $su_1$  і більшим низьким ніж мутанти  $o_2$ ,  $wx$  вмістом крохмалю, але перевищує всі ці

мутанти за вмістом амілози в крохмалі, утворює слабо зморшкувате скловидне зерно.

У всіх трьох діалельних схемах схрещувань різних носіїв ендоспермових мутацій фенотипи зерна гібридів  $F_1$ ,  $F_2$  та  $F_3$  залежали лише від комбінації мутантних генів, які входили до їх складу і не залежали від родоводів джерел мутантних генів.

Таблиця 1

**Фенотипи зерна основних моногенних ендоспермових мутантів кукурудзи (узагальнені результати оцінок серії ліній та гібридів за 2012-2013 рр.)**

Мутанти	Зовнішній вигляд та структура зерна	Прозорість
<i>Традиційний тип (зубоподібна кукурудза)</i>	Гладке по всій поверхні з зубоподібною западиною на верхівці, ендосперм борошністий в центральній частині зерна і рогоподібний з боків	Скловидне з боків і непрозоре в центральній частині зерна
$o_2$	Гладке по всій поверхні з зубоподібною западиною на верхівці, ендосперм борошністий	Непрозоре
$sh_2$	Дуже здавлене по всій поверхні, ендосперм рогоподібний, інколи борошністий	Скловидне, інколи непрозоре
$su_1$	Сильно зморшкувате по всій поверхні, злегка здавлене на верхівці і з боків, ендосперм рогоподібний	Скловидне
$su_2$	Слабо зморшкувате по всій поверхні, інколи слабо здавлене на верхівці і з боків, ендосперм рогоподібний з невеликою борошністою ділянкою у внутрішній частині.	Скловидне
$Wx$	Гладке по всій поверхні з зубоподібною западиною на верхівці, ендосперм рогоподібний по периферії і борошністий у внутрішній частині.	Непрозоре

І, хоча в кожній схемі схрещувань використовувалися неспоріднені за походженням лінії – носії кожної мутації і випробування гібридів молодших поколінь здійснювалося у відмінних погодних умовах вирощування, взаємодії ген : генотип і генотип : довкілля за фенотипами зерна моногенних мутацій структури ендосперму та їх комбінацій виявилися несуттєвими.

У всіх випадках схрещування між собою джерел різних моногенних мутацій структури ендосперму приводили до появи гібридного насіння  $F_1$  із звичайним фенотипом зерна, різко відмінним за фенотипом від обох партнерів схрещування і близьким до фенотипу зерна кукурудзи традиційного типу. Це

може розглядатися як доказ неалельної природи різних ендоспермових мутацій і свідчить, що при гібридизації між собою обидва гени структури ендосперму переходять в гетерозиготний стан.

У  $F_2$  від схрещування носіїв різних ендоспермових мутацій спостерігалось відхилення від розподілу фенотипових класів при дігібридному схрещуванні, типового для менделювання – 9 : 3 : 3 : 1. Оцінка цього розподілу за допомогою критерію Пірсона ( $\chi^2$ ) свідчить, що при схрещуванні між собою носіїв п'яти мутацій структури ендосперму –  $o_2$ ,  $sh_2$ ,  $su_1$ ,  $su_2$  та  $wx$  воно статистично наближається до співвідношення 9 : 3 : 4 (табл. 2).

Таблиця 2

**Розподіл особин за фенотипом зерна у гібридів  $F_2$  від схрещування між собою джерел різних ендоспермових мутацій кукурудзи (середнє за оцінками 3 гібридів кожного типу)**

Комбінація мутантних генів	Кількість особин із звичайним фенотипом		Кількість особин з фенотипом одного мутантного гену		Кількість особин з фенотипом іншого мутантного гену		$\chi^2$
	емпірична	теоретично очікувана	емпірична	теоретично очікувана	емпірична	теоретично очікувана	
$o_2 \times sh_2$	261	242	99	108	70	80	3,49
$o_2 \times su_1$	307	284	109	126	89	95	4,53
$o_2 \times su_2$	314	290	112	129	90	97	4,74
$o_2 \times wx$	338	317	132	137	94	106	2,93
$sh_2 \times su_1$	223	206	83	92	60	68	3,22
$sh_2 \times su_2$	238	222	93	99	63	73	2,88
$sh_2 \times wx$	253	230	92	102	68	77	4,33
$su_1 \times su_2$	274	257	105	114	77	85	2,56
$su_1 \times wx$	281	263	108	117	78	87	2,85
$su_2 \times wx$	292	268	107	119	77	89	4,98

Примітка:  $\chi^2_{\text{табл.}} = 5,99$

Відомо, що такий тип розподілу фенотипових класів в  $F_2$  можливий у двох випадках [2]. Це, по перше, один з типів комплементарної взаємодії генів, яка виникає, коли домінантний алель одного з двох комплементарних генів викликає самостійний фенотиповий ефект, а другий ген діє лише в присутності першого гену. Другим випадком є рецесивний епістаз, при якому рецесивний алель одного гену повністю подавляє активність рецесивного алелю другого гену.

Однак комплементарна взаємодія генів за фенотипом зерна в  $F_2$  від схрещувань джерел проаналізованих моногенних мутацій мало ймовірна хоча б тому, що ендоспермові мутації  $o_2$ ,  $sh_2$ ,  $su_1$ ,  $su_2$  та  $wx$  є рецесивними і кожна з них викликає самостійний ефект за фенотипом зерна. Тому отримані результати не лишають сумніву в тому, що розподіл фенотипових класів при схрещуванні носіїв проаналізованих ендоспермових мутацій в  $F_2$  проходить за типом рецесивного епістазу.

В дослідях встановлено, що при розподілі в  $F_2$  фенотипових класів в співвідношенні 9 : 3 : 4 мутантний ген  $sh_2$  епістатичний до мутантних генів  $su_1$ ,  $su_2$ ,  $o_2$  та  $wx$ , мутантний ген  $su_1$  – до мутантних генів  $su_2$ ,  $o_2$  та  $wx$ , мутантний ген  $su_2$  – до мутантних генів  $o_2$  та  $wx$ , а мутантний ген  $wx$  – до мутантного гену  $o_2$  (табл. 3).

Таблиця 3

**Узагальнені результати розщеплення гібридів  $F_2$  від схрещування між собою джерел різних ендоспермових мутацій кукурудзи за фенотипом зерна (середнє за оцінками 3 гібридів кожного типу)**

Комбінація мутантних генів	Розподіл фенотипових класів в $F_2$	Епістатичний ген комбінації	Гіпостатичний ген комбінації
$o_2 \times sh_2$	9 звичайних: 3 $o_2$ : 4 $sh_2$	$sh_2$	$o_2$
$o_2 \times su_1$	9 звичайних: 3 $o_2$ : 4 $su_1$	$su_1$	$o_2$
$o_2 \times su_2$	9 звичайних: 3 $o_2$ : 4 $su_2$	$su_2$	$o_2$
$o_2 \times wx$	9 звичайних: 3 $wx$ : 4 $o_2$	$o_2$	$Wx$
$sh_2 \times su_1$	9 звичайних: 3 $su_1$ : 4 $sh_2$	$sh_2$	$su_1$
$sh_2 \times su_2$	9 звичайних: 3 $su_2$ : 4 $sh_2$	$sh_2$	$su_2$
$sh_2 \times wx$	9 звичайних: 3 $wx$ : 4 $sh_2$	$sh_2$	$Wx$
$su_1 \times su_2$	9 звичайних: 3 $su_2$ : 4 $su_1$	$su_1$	$su_2$
$su_1 \times wx$	9 звичайних: 3 $wx$ : 4 $su_1$	$su_1$	$Wx$
$su_2 \times wx$	9 звичайних: 3 $wx$ : 4 $su_2$	$su_2$	$Wx$

Такий тип неалельних взаємодій між мутантними генами структури ендосперму створює можливість розробки достатньо простої і зручної методики отримання носіїв комбінацій мутантних ендоспермових генів.

Вона передбачає гібридизацію джерел неалельних генів структури ендосперму, отримання та самозапилення гібридних рослин  $F_1$ , виділення серед насіння  $F_2$  такого, що має фенотип гіпостатичного гену, отримання з нього

рослин  $F_2$ , їх самозапилення і виділення у розщеплюваних за фенотипом насіння рослин насіння  $F_3$  з фенотипом епістатичного гену.

Тести на алельність з джерелами ендоспермових мутацій, що входять до складу їх парних комбінацій, підтвердили наявність у рослин, які було вирощено з насіння  $F_3$ , отриманого згідно наведеної вище процедури, обох мутантних генів структури ендосперму у всіх випадках.

Отримані в наших дослідах оцінки свідчать про високу результативність цієї методики, оскільки кількість гетерозигот за епістатичним геном у особин, що мають фенотип гіпостатичного гену у насіння  $F_2$  складає дві третини від загальної кількості насіння з таким фенотипом. Тому застосування цього способу не потребує значної кількості рослин для самозапилення.

Пропонований спосіб гарантує гомозиготність за обома генами-партнерами комбінації і виключає необхідність проведення тестів на алельність з джерелами моногенних рецесивних мутацій, що, як мінімум, на 1 рік скорочує термін отримання носіїв комбінацій ендоспермових генів кукурудзи. На цей спосіб Державним департаментом інтелектуальної власності України видано патент. З його використанням створено представну колекцію інбредних ліній – носіїв комбінацій мутантних генів структури ендосперму кукурудзи.

## ВИСНОВКИ

Встановлено, що неалельні взаємодії між мутантними генами структури ендосперму кукурудзи  $o_2$ ,  $sh_2$ ,  $su_1$ ,  $su_2$  та  $wx$  за фенотипом зерна здійснюються за типом рецесивного епістазу, причому мутантний ген  $sh_2$  епістатичний до мутантних генів  $su_1$ ,  $su_2$ ,  $o_2$  та  $wx$ , мутантний ген  $su_1$  – до мутантних генів  $su_2$ ,  $o_2$  та  $wx$ , мутантний ген  $su_2$  – до мутантних генів  $o_2$  та  $wx$ , а мутантний ген  $o_2$  – до мутантного гену  $wx$ .

На цій основі розроблено спосіб отримання носіїв комбінацій мутантних генів структури ендосперму для використання в практичній селекції кукурудзи. З його застосуванням створено представну колекцію ліній – носіїв комбінацій мутантних генів структури ендосперму кукурудзи.

## Література

1. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта/ Б.А. Доспехов. – М. Агропромиздат, 1985.– 351 с.
2. Гуляев Г. В. Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению/ Г.В. Гуляев, В.В. Мальченко. – М. : Россельхозиздат, 1975. – 215 с.
3. Тимчук Д.С. Вміст крохмалю і амілози в зерні ліній кукурудзи – носіїв ендоспермальних мутацій/ Д.С. Тимчук, В.В. Жмурко, С.М. Тимчук // Вісник Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна, серія «Біологія». – 2007. – Вип. 5, № 768. – С.174 –180.

4. Boyer C.D. Kernel mutants of corn/ C.D. Boyer, L.C. Hannah // Specialty Corns; A.R. Hallauer Ed. – Boca Raton – London – New –York – Washington, D.C. : CRC Press, 2001. – P. 10–40.
5. Campbell M.R. Interaction of two sugary-1 alleles ( $su_1$  and  $su_{1st}$ ) with sugary-2 ( $su_2$ ) on characteristics of maize starch/ M. R. Campbell, M. O. Kirksville, D. V. Glover // Starch.– 1996.– V.48.– P.391–395.
6. Dang N.C. Composition of starch and protein in the endosperm of newly generated double recessive waxy and opaque-2 maize (*Zea mays* L.) genotypes/ N.C. Dang, M. Munsch, I. Aulinger [et al.] // J. Agric. Sci.Technol.– 2011.– V. 1. – P. 631–637.
7. Dumanovic J. Specificni tipovi kukuruza / J. Dumanovic, Z. Pajic. – Beograd-Zemun : Institut za kukuruz "Zemun Polje", 1998. – 207 s.
8. Flora L.F. Effect of various endosperm mutants on oil content and fatty acid composition of whole kernel corn (*Zea mays* L.) / L.F. Flora, R.C. Wiley // J. Amer. Soc. Hortic. Sci.– 1972.– V.97.– P. 604–607.
9. Garwood D.L. Kernel phenotypes of *Zea mays* L. genotypes possessing one to four mutated genes/ D.L.Garwood,R. G.Creech,1972 // Crop Sci.– 1972. – V.12. – P.119–121.
10. Genetic control of the opaque-2 gene and background polygenes over some kernel traits in maize (*Zea mays* L.) / [Lou X., Zhu J., Zhang Q. et al.]// Genetica. – 2005. – V. 124. – P. 291 – 300.
11. Lopes M.A. Endosperm origin, development and function/ M.A. Lopes, B.A. Larkins // Plant Cell.– V.5.– P.1383–1399.
12. Major and minor QTL and epistasis contribute to fatty acid compositions and oil concentration in high-oil maize / [Yang X., Guo Y., Yan J. et al.] // Theoret. Appl. Genet. – 2010. – V.120. – P.665–678.
13. Nelson O.E. Starch synthesis in maize endosperm / O.E. Nelson, D. Pan // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1995. – V. 46. – P. 475-496.
14. Neuffer M.G. Mutants of maize / M.G. Neuffer, E.H. Coe, S.R. Wessler. – Cold Spring Harbor, NY : Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1997. – 468 p.
15. Pollak L. M. Breeding for grain quality traits / L.M. Pollak, M.P. Scott // Maydica. – 1995. – V. 50. – P. 247-257.
16. Quality protein maize/ B.M. Prasanna, S.K. Vasal, B. Kassahun, N.N. Singh// Curr. Sci.- 2001.- V.81.- P.1308 -1319.
17. Quantitative trait loci affecting amylose, amylopectin and starch content in maize recombinant inbred lines / [ M. Sene, M.Causse, C. Damerval et al.] // Plant Physiol. Biochem. – 2000. – V. 38. – P. 459–472.
18. Seed Proteins: Biochemistry, Genetics, Nutritive Value/ W.Gottshalk, H.P.Muller Eds.- Dordrecht : Kluwer Acad. Publ., 1983 – 531p.
19. Starch chemistry and technology, 3<sup>rd</sup> ed. / J. Be Miller, R. Whistler Eds.- Amsterdam – Boston – Heidelberg – London - New York – Oxford – Paris – San – Diego – San Francisco – Singapore : Acad. Press, Elsevier Publ., 2009 – 900 p.



20. Yousef G.G. Comparison of phenotypic and marker-assistant selection for quantitative traits in sweet corn / G.G. Yousef, J.A. Juvic // Crop Sci. – 2001. – V. 41. – P. 645–655.

**Неаллельные взаимодействия мутантных генов структуры эндосперма кукурузы по фенотипу зерна.** Чуб Л.Н., Ибрагимова Ш.Б., Тымчук Н.Ф., Потапенко Г.С., Тымчук С.М., Николенко И.А., Тымчук Д.С. – Изучались неаллельные взаимодействия между мутантными генами структуры эндосперма кукурузы  $o_2$ ,  $sh_2$ ,  $su_1$ ,  $su_2$  и  $wx$  по фенотипу зерна. Эти взаимодействия во всех случаях осуществлялись по типу рецессивного эпистаза. Мутантный ген  $sh_2$  был эпистатичен к мутантным генам  $su_1$ ,  $su_2$ ,  $o_2$  и  $wx$ , мутантный ген  $su_1$  – к мутантным генам  $su_2$ ,  $o_2$  и  $wx$ , мутантный ген  $su_2$  – к мутантным генам  $o_2$  и  $wx$ , а мутантный ген  $wx$  – к мутантному гену  $o_2$ . Такой тип неаллельных взаимодействий между различными генами структуры эндосперма проявлялся в результате скрещиваний любых носителей эндоспермовых мутаций, независимо от их происхождения.

Разработан способ получения носителей комбинаций мутантных генов структуры эндосперма для использования в практической селекции кукурузы и создана представительная коллекция линий на основе этих комбинаций.

**Ключевые слова:** кукуруза, эндоспермовые мутанты, неаллельные взаимодействия, фенотип зерна.