

甜荞等花柱资源与栽培甜荞杂交初步研究

陈稳良¹, 李秀莲¹, 史兴海¹, 梁改梅², 刘龙龙³, 赵建栋³, 秦秀珍¹

(¹ 山西农业大学农学院, 太原 030031; ² 山西农业大学山西有机旱作农业研究院, 太原 030031;

³ 山西农业大学农业基因资源研究中心, 太原 030031)

摘要: 探讨等花柱资源在甜荞资源创新中有效利用的方法, 为今后甜荞资源创新及新品种选育提供更好的技术支持。利用甜荞等花柱资源与栽培种不同花型进行正反交杂交试验, 在此基础上对等花柱花器 × 栽培种花器、等花柱花器 × 长花柱短雄蕊花器、等花柱花器 × 短花柱长雄蕊花器、栽培种花器 × 等花柱花器、长花柱短雄蕊花器 × 等花柱花器、短花柱长雄蕊花器 × 等花柱花器 6 个杂交组合后代结籽状况及遗传分离进行观察和分析。结果表明, 等花柱甜荞资源本身结实率达 22.6%, 明显高于普通甜荞, 对于等花柱新纯系的筛选以长花柱短雄蕊花器 × 等花柱花器杂交模式最佳, 新品系筛选是等花柱花器 × 栽培种花器最佳。本研究结果说明, 根据资源创新的目的不同, 利用等花柱资源采用不同的杂交技术是可行的, 后代都产生了明显的遗传变异, 能有效解决甜荞杂交育种的瓶颈问题。

关键词: 甜荞; 等花柱资源; 杂交; 资源创新

A Preliminary Study on the Hybridization of Common Buckwheat Isostyle Resources and Cultivated Buckwheat

CHEN Wen-liang¹, LI Xiu-lian¹, SHI Xing-hai¹, LIANG Gai-mei², LIU long-long³,
ZHAO Jian-dong³, QIN Xiu-zhen¹

(¹ School of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031; ² Shanxi Institute of Organic Dry-farming Agriculture, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031; ³ Center for Agricultural Genetic Resources Research, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031)

Abstract: In order to provide better guarantee on technical support for the future innovation of common buckwheat resources and new variety breeding, this study investigated the effective method of isostyle resources in innovation of common buckwheat. The positive and negative hybridization tests by using isostyle germplasm resource crossing with common buckwheat cultivars showing different flower types were carried out. Six hybridization combinations (isostyle × cultivar, isostyle × long style, isostyle × short style, cultivar × isostyle, long style × isostyle, short style × isostyle) were achieved, and they were subjected for analyzing the seed-fertility and the inheritance segregation. The results showed that the fertility rate of isostyle common buckwheat resources was observed up to 22.6%, significantly higher than that of common buckwheat. Regarding to the hybrids for

收稿日期: 2019-12-19 修回日期: 2020-01-08 网络出版日期: 2020-02-18

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20191219002>

第一作者研究方向为作物育种及栽培, E-mail: cwliang128@163.com

通信作者: 李秀莲, 研究方向为荞麦育种及栽培, E-mail: lixiulian128@163.com

基金项目: 国家燕麦荞麦现代农业产业技术体系专项资金 (CARS-07-A-2); 山西省科技攻关项目 (201903D221096); 山西省科技成果转化项目 (201804D131053, 201904D131059); 山西省农业科学院特色农业技术攻关项目 (YGG17128); 山西省农业科学院育种工程项目 (17yzgc092); 山西省杂粮产业技术体系 (sxzljstx-1)

Foundation project: China Agricultural Research System on Oat and Buckwheat (CARS-07-A-2), Science and Technology Attack Plan of Shanxi Province (201903D221096), Science and Technology Achievements Transformation Project of Shanxi Province (201804D131053, 201904D131059), Key Project of Characteristic Agricultural Technology of Shanxi Academy of Agricultural Sciences (YGG17128), Breeding Project of Shanxi Academy of Agricultural Sciences (17yzgc092), Technical System on Minor Grain Crops Industry of Shanxi Province (sxzljstx-1)

selecting the new isostyle pure lines, the "long style $\times$ isostyle" hybrid pattern was the best pattern. Otherwise, the "isostyle $\times$ cultivar" was optimal for the selection of new strains. Taken together, this study suggested the feasibility on hybridization techniques in order to meet the demand of the resource innovation. The offspring plants were observed with obvious phenotypic variation, which might suggest a possibility to effectively solve the bottleneck problem in common buckwheat cross breeding.

Key words: common buckwheat; isostyle resource; hybridization; resource innovation

甜荞 (*Fagopyrum esculentum* Moench) 是目前我国荞麦栽培种之一, 其具有丰富的营养价值和保健功能^[1-3], 是很好的绿色加工原料, 是农业重要的填闲作物^[4-5]。甜荞是自交不亲和的虫媒传粉作物^[6-8], 天然结实率低, 仅为 4%~20%, 导致甜荞亩产偏低而且不稳定。截止 2015 年底, 据不完全统计^[9], 我国先后育成并通过国(省)审(鉴、认)定的甜荞品种有 44 个, 其中, 选择育种占 72.7%, 诱变育种占 20.4%, 杂交品种仅 3 个。目前研究人员在甜荞杂交上也做了初步探索但进展缓慢^[10-13], 全世界甜荞育种都遇到了瓶颈^[13]。栽培甜荞均为雌雄蕊不等长的植株, 一个甜荞群体(品种)中长花柱和短花柱两种类型各约占 50%^[14-15], 甜荞品种都没有摆脱因花柱异长、虫媒传粉所导致的天然结实率低、产量不稳定, 使杂交育种无法有序进行。自 1998 年, 齐蕊野荞麦 (*F. homotropicum* Ohnishi)^[16] 资源(即花柱和雄蕊等长)相继在西藏、云南、四川等地被发现^[17-21], 该类型资源自交可育, 有较高的天然结实率, 为选育高结实率甜荞品种和杂交育种技术突破提供了可能^[22]。

为了有效利用等花柱甜荞资源和栽培种甜荞进行有性杂交, 打破甜荞育种瓶颈, 实现甜荞资源创新, 加快甜荞品种选育速度, 本研究从栽培种和等花柱资源花器结构和授粉特性入手, 有针对性地进行

杂交组合试验设计, 通过试验筛选最优的资源创新模式, 寻求最佳等花柱新资源创新手段和新品系筛选方法, 为甜荞育种目标的制定提供更多的思路, 为科研育种工作提供更有力的手段。

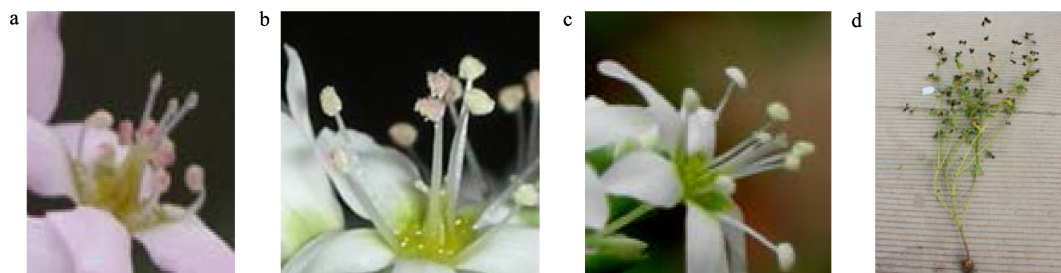
1 材料与方法

1.1 材料

供试材料晋荞麦 3 号、HDX-1 均来自山西省农业科学院作物科学研究所, 晋荞麦 3 号是钴 60 (γ 射线) 诱变处理甜荞 83-230 于 2006 年审定的甜荞品种, 该品种花型主要有长花柱短雄蕊(图 1a)和短花柱长雄蕊(图 1b)两种类型, 以下对栽培种的花器简称“M”花型; HDX-1 是山西省农业科学院作物科学研究所荞麦课题组, 在新品系培育圃中发现的等花柱资源, 可能是齐蕊野荞麦传粉产生的后代材料, 此材料花型只有一种花柱和雄蕊等长的类型(图 1c), 以下对等花柱花器简称“D”花型。课题组经过在混选材料中株选纯化得到等花柱可育新品系(图 1d)。

1.2 方法

1.2.1 结实率统计 2017 年于山西农科院榆次东阳试验基地大田种植晋荞麦 3 号和 HDX-1, 待成熟后, 分别随机选取 5 株植株取主茎, 统计主茎花、秕籽和饱满籽粒数, 计算结实率。



a: 长花柱短雄蕊花器; b: 短花柱长雄蕊花器; c: 等花柱花器; d: 等花柱植株
a: long styled flower with short anther type, b: short-styled flower with long anther type,
c: long homostyle type, d: long homostyle plant

图 1 甜荞花器和植株

Fig.1 Flower morphology and plant in buckwheat

1.2.2 杂交试验 于2017年在山西农科院作物所进行盆栽隔离试验,以晋荞麦3号和HDX-1互做父母本进行正反交,将晋荞麦3号和HDX-1按1:1进行盆栽间隔种植。试验主要分两部分,共6种杂交模式,一方面以晋荞麦3号(M花型)为母本,HDX-1(D花型)为父本,初花期设计3组杂交模式:拔除母本长花柱植株(L花型)保留短花柱植株(S花型),即“S×D”杂交模式;拔除母本短花柱植株(S花型)保留长花柱植株(L花型),即“L×D”杂交模式;母本不做处理,即“M×D”杂交模式。另一方面以HDX-1(D花型)为母本,建立“D×S”“D×L”和“D×M”3种杂交模式。成熟期分别收获母本上结实的杂交F₁种子,并做结籽数统计。

1.2.3 F₁、F₂ 后代花型分离试验 于2018年7月在山西农科院作物所进行盆栽隔离试验,分别隔离种植“L×D”“S×D”和“M×D”杂交模式的F₁种子,初花期拔除异型花植株(长花柱或短花柱)并做观察记载,统计分析后代花型分离规律;2019年7月继续种植2018年后代保留的等花柱资源,并做记载统计。

1.2.4 田间试验 分别对“L×D”和“D×M”杂交筛选的F₂进行田间隔离种植,“D×M”后代主要筛选农艺性状综合表现好的10个株系进行新品系筛选,“L×D”后代筛选20个株系进行田间保纯筛查,对田间材料进行株高测量和综合农艺性状考察。

2 结果与分析

2.1 栽培甜荞和等花柱甜荞结实率差异

通过对普通栽培种甜荞晋荞麦3号和等花柱品系HDX-1结实率进行记载和统计,晋荞麦3号的结实率是11.1%,等花柱品系HDX-1结实率达22.6%(表1)。结实率差异主要是由于普通栽培种甜荞都具有长花柱短雄蕊和短花柱长雄蕊2种花型,2种花型比例接近1:1,单一花型自交不亲和,2种花型只能交叉授粉才可授精结实,等花柱甜荞既可以自交结实,同时也可以接受外来花粉授精结实。

2.2 不同杂交模式后代结籽表现

不同杂交模式下,通过杂交收获的单株平均结籽数统计可以看出,以等花柱(D花型)做母本的杂交模式下单株结籽数普遍高于以栽培种(M花型)或单一花型做母本的杂交模式(表2),其中以

表1 普通栽培种甜荞(M花型)和等花柱甜荞(D花型)结籽数

Table 1 Seed numbers (No.) of common cultivated common buckwheat (M flower type) and isostyled common buckwheat (D flower type)

品种 Cultivar	总花数 Total flowers No.	饱籽数 Filled seeds No.	结实率(%) Seed setting rate
晋荞麦3号	519.2 Aa	57.6 Bb	11.1 Bb
HDX-1	418.9 Aa	95.0 Aa	22.6 Aa

同一列大小写字母分别代表不同处理在1%和5%水平上差异显著。下同

The upper and lower case letters in the same column represent significant differences at the 1% and 5% levels among different treatments, respectively. The same as below

“D×L”杂交模式后代单株平均结籽状况最高,达54.7粒,进一步验证了等花柱甜荞花器授粉结实特点。虽然“D×L”后代结籽最好且与其他模式后代结籽数存在显著差异,但“D×M”后代从遗传角度产生变异的几率更大,因此新品系筛选以“D×M”模式最佳。

2.3 不同杂交模式后代花型分离表现

本试验设计的6种杂交模式中,等花柱做母本的3种模式,由于母本的花粉可能来源于父本的花粉,也可能来源于等花柱资源本身,虽然等花柱做母本3种模式下后代结籽率普遍高于等花柱做父本的3种杂交模式,但不能确保后代的纯合性,因此后代花型的分离试验采用以等花柱为父本的杂交模式。

在3种杂交模式F₁种子后代都分离出L型和S型资源,仅“S×D”模式后代没有分离出D花型后代,“L×D”模式下后代等花柱分离比例最高,达23.75%(表3);F₂种子后代“L×D”模式下等花柱仍表现最高分离比例,达47.62%(表3),因此对于等花柱纯系资源的筛选以“L×D”杂交模式最佳。

2.4 杂交后代遗传分化

通过对大田F₂后代材料农艺性状的观察和记载,后代材料在数量性状如株高、主茎节数、一级分枝、二级分枝出现了不同的分离差异变化。在质量性状上也出现不同程度的遗传变异,后代植株分高大阔叶型(图2a)、紧凑型(图2b)、离散型等不同株型;落粒性上也出现了轻触整株落粒、普通落粒的分化;后代花型也出现了团状败育材料(图2c)。

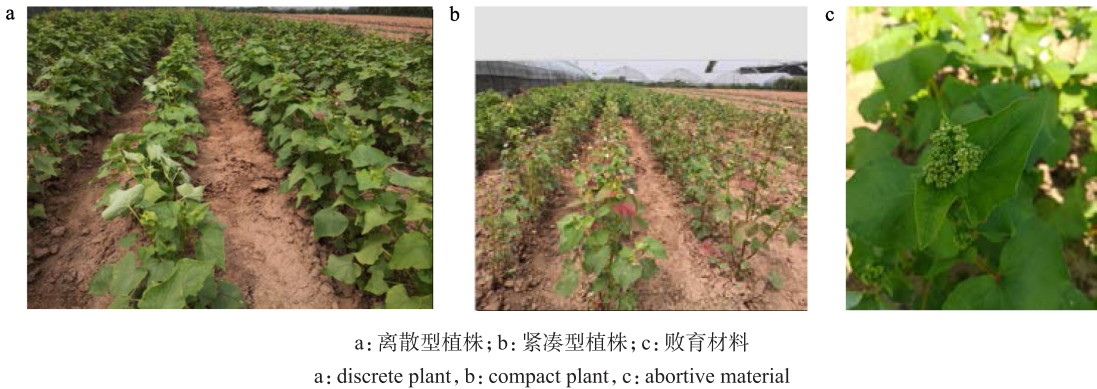
表 2 不同杂交模式下 F₀ 结籽数
Table 2 Seed numbers of F₀ generation under the different hybrid patterns

结实 Seeding	等花柱花器 × 栽培种花器 D × M	等花柱花器 × 长花柱短雄蕊 花器 D × L	等花柱花器 × 短花柱长雄蕊 花器 D × S	栽培种花器 × 等花柱花器 M × D	长花柱短雄蕊 花器 × 等花柱 花器 L × D	短花柱长雄蕊 花器 × 等花柱 花器 S × D
单株结籽数 Seed No. per plant	49.3Bb	54.7Aa	37.4Cc	31.5Cc	14.4Dd	8.0Ee

D × M: long homostyle type × cultivated species type, D × L: long homostyle type × long styled fower with short anther type, D × S: long homostyle type × short-styled fower with long anther type, M × D: cultivated species type × long homostyle type, L × D: long styled fower with short anther type × long homostyle type, S × D: short-styled fower with long anther type × long homostyle type. The same as below

表 3 不同杂交模式下 F₁ 和 F₂ 花型的分离特征
Table 3 Separation feature of flower types in F₁ and F₂ generation under the different hybrid patterns

杂交模式 Cross mode	总株数 Total flowers No.		等花柱数 Isostyle No.		长花柱数 Long style No.		短花柱数 Short style No.		等花柱比例(%) The ratio of isostyle	
	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂	F ₁	F ₂
长花柱短雄蕊花器 × 等花柱花器 L × D	80	63	19	30	24	14	37	19	23.75	47.62
短花柱长雄蕊花器 × 等花柱花器 S × D	112	50	0	0	27	7	85	43	0	0
栽培种花器 × 等花柱花器 M × D	112	90	12	30	19	22	81	38	10.71	33.33



a: 离散型植株; b: 紧凑型植株; c: 败育材料
a: discrete plant, b: compact plant, c: abortive material

图 2 分离后代类型

Fig.2 Separation type of F₂ generation

3 讨论

3.1 杂交模式后代分离的分子机理

Woo 等^[23]、Matsui 等^[24]和 Ueno 等^[25]研究表明,甜荞的花型和形态内的自交不亲和性受单一的基因位点(S 位点)控制,短花柱长雄蕊型(S 型)植株处于杂合状态(Ss),而长花柱短雄蕊型(L 型)植株处于 S 等位基因纯合状态(SS),等花柱型(D 型)植株是由于 S 位点的基因重组引起(SH)的,3 种类型花中短花柱长雄蕊(S 型)表现显性,三者的显隐性顺序为短花柱长雄蕊花器类型 > 等花柱花器类型 > 长花柱短雄蕊花器类型。本试验 F₁ 分离中,3 种杂交模式后代短花柱长雄蕊花型分离比率都比

长花柱短雄蕊花型多,其中短花柱长雄蕊花器 × 等花柱花器模式后代无等花柱分离,这跟前人对分子机理的研究结果相一致,因此有理由推断这些表型分离现象的产生是由 S 位点的显隐性强弱引起。

3.2 等花柱纯系创制的最佳杂交模式

本研究发现,在配置的 6 种杂交模式中以等花柱花器 × 长花柱短雄蕊花器后代的结实状况最好,但对于后代筛选等花柱纯系时,由于等花柱资源自交亲和特点,后代结实的等花柱材料无法区分是自交结实后代还是杂交结实后代,给后代纯系的筛选增加了难度,因此对于后代纯系的筛选最好选择以等花柱为父本的杂交模式。以等花柱为父本的 3 种

杂交模式,虽然栽培种花器 × 等花柱花器模式杂交结实相对高于其他 2 种模式,结合 F_1 、 F_2 后代等花柱资源的筛选比率,尤其 F_2 长花柱短雄蕊花器 × 等花柱花器模式后代等花柱保有率达 47.62%,接近半数,因此纯系的筛选最佳杂交模式是长花柱短雄蕊花器 × 等花柱花器杂交模式。

3.3 利用等花柱资源筛选甜荞新品系的最佳杂交模式

新品系筛选最佳杂交模式是等花柱花器 × 栽培种花器杂交模式,原因主要有以下几点:(1)虽然 6 种杂交模式下后代都可以结实,其中以等花柱为父本收获的 F_1 材料后代结籽率普遍低于以等花柱为母本收获的 F_1 材料;(2)以栽培种一种花柱类型(长花柱或短花柱)为父本, F_0 必须做去除一种花柱类型处理,工作量偏大;(3)以等花柱为母本的 3 种杂交模式相比较,以栽培种为父本所得后代材料,后代产生遗传变异最大,增加了新品系筛选的几率。

3.4 利用等花柱资源培育甜荞新品系的方向

根据本试验认为,利用等花柱资源进行甜荞资源创新,对于甜荞新品系的筛选可有 3 个方向:一是培育稳定一致的纯等花柱新品系,该类型品系对纯度要求高而且容易混杂,一粒花粉就会破坏该品系的原种,不利于连年推广;二是培育 3 种花型(长花柱短雄蕊、短花柱长雄蕊和花柱雄蕊等长)混杂的品系,该类型品种筛选难度较大,必须考虑普通栽培种和等花柱花期、生育期、农艺性状的一致性,但有利于甜荞资源结实率的提高;三是通过定向有性杂交培育新的栽培种甜荞品系,这类品种栽培技术成熟,更适宜推广应用。

3.5 杂交后代分离规律探索

从杂交组合后代可以看出,长花柱短雄蕊花器 × 等花柱花器和栽培种花器 × 等花柱花器模式后代 3 种花型分离规律没有表现孟德尔分离规律,笔者认为原因主要有:(1)由于群体量偏小无法有效表现出分离规律;(2)对于等花柱资源的界定存在争议,甜荞资源遗传背景比较复杂^[26-27],甜荞资源按照雌雄蕊间长度的差异可分为 5 种,分别是完全等花柱型、稍长花柱型、长花柱型、稍短花柱型、短花柱型。对于各种类型的授粉结实遗传特性不明确;(3)等花柱花型虽然表现出自交亲和性,但其仍保留有异质自交不亲和性的基因^[28],而且对于控制花型的 S 位点基因的作用机理比较复杂,目前研究表明该位点表达至少包括 5 个以上亚基因^[24],其表达连锁关系有待探索;(4)隔离条件不严格,花型和

授粉规律的复杂性,给规模性甜荞杂交育种隔离区的设定造成了很大的限制。

参考文献

- [1] 任长忠,赵钢. 中国荞麦学. 北京: 中国农业出版社, 2015: 1
Ren C Z, Zhao G. Chinese buckwheat science. Beijing: China Agricultural Publishing House, 2015: 1
- [2] 范昱,丁梦琦,张凯旋,杨克理,唐宇,张宗文,方涛,严俊,周美亮. 荞麦种质资源概况. 植物遗传资源学报, 2019, 20(4): 813-828
Fan Y, Ding M Q, Zhang K X, Yang K L, Tang Y, Zhang Z W, Fang W, Yan J, Zhou M L. Germplasm resource of the genus *Fagopyrum* Mill.. Journal of Plant Genetic Resources, 2019, 20(4): 813-828
- [3] Awatsuhara R, Harada K, Maeda T. Antioxidative activity of the buckwheat polyphenol rutin in combination with ovalbumin. Molecular Medicine Reports, 2010, 3: 121-125
- [4] Wieslander G, Fabjan N, Vogrincic M, Kreft I, Janson C, Spetz-Nystrom U. Eating buckwheat cookies is associated with the reduction in serum levels of myeloperoxidase and cholesterol: a double blind crossover study in day-care centre staffs. Tohoku Journal of Experimental Medicine, 2011, 225: 123-130
- [5] Koyama M, Nakamura C, Nakamura K. Changes in phenols contents from buckwheat sprouts during growth stage. Journal of Food Science and Technology, 2013, 50: 86-93
- [6] Samimy C. Barrier to interspecific crossing of *Fagopyrum esculentum* with *F.tataricum*: I. site of pollen tube arrest. II. organogenesis from immature embryos of *F.tataricum*. Euphytica, 1991, 54: 215-219
- [7] Kin S K, Choi B H, Moon H G, Lee Y H, Jong S K. Differential cross compatibility of homomorphic self-compatible buckwheat lines developed in Korea. Advances in Buckwheat Research, 2001: 431-435
- [8] Ujihara A Y, Nakamura Y, Minami M. Interspecific hybridization in genus *Fagopyrum*. Properties of hybrids (*F. esculentum* × *F. cymosum*) through ovule culture. Gamma Field Symposia, 1990, 29: 33-45
- [9] 陈庆富. 荞麦生产状况及新类型栽培荞麦育种研究的最新进展. 贵州师范大学学报: 自然科学版, 2018, 36(3): 1-8
Chen Q F. The status of buckwheat production and recent progresses of breeding on new type of cultivated buckwheat. Journal of Guizhou Normal University: Natural Sciences, 2018, 36(3): 1-8
- [10] Chen Q F. A study of resource of *Fagopyrum* (Polygonaceae) native to China. Botanical Journal of the Linnean Society, 1999, 130: 53-64
- [11] Chen Q F. Hybridization between *Fagopyrum* (Polygonaceae) species native to China. Botanical Journal of the Linnean Society, 1999, 131: 177-185
- [12] Woo S H, Wang Y J, Campbell C. Interspecific hybrids with *Fagopyrum cymosum* in the genus *Fagopyrum*. Fagopyrum, 1999, 16: 13-18
- [13] 陈稳良,李秀莲,史兴海,梁改梅,赵建栋. 荞麦杂交育种的研究进展. 贵州农业科学, 2017, 45(4): 4-6
Chen W L, Li X L, Shi X H, Liang G M, Zhao J D. Reserch

- progress and prospect in crossbreeding of buckwheat. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2017, 45 (4): 4-6
- [14] 李淑久, 张惠珍, 袁庆军. 四种荞麦生殖器官的形态学研究. *贵州农业科学*, 1992 (6): 32-36
- Li S J, Zhang H Z, Yuan Q J. Morphological study on the reproductive organs of four buckwheat species. *Guizhou Agricultural Sciences*, 1992 (6): 32-36
- [15] 王忠景, 冯佰利, 柴岩, 胡银岗. 甜荞品种内与品种间的遗传多样性研究. *西北植物学报*, 2009 (7): 30-35
- Wang Z J, Feng B L, Chai Y, Hu Y G. Genetic diversity within cultivar population and among different cultivars of common buckwheat. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009 (7): 30-35
- [16] 唐宇, 邵继荣, 周美亮. 中国荞麦属植物分类学的修订. *植物遗传资源学报*, 2019, 20 (3): 646-653
- Tang Y, Shao J R, Zhou M L. A taxonomic revision of *Fagopyrum* Mill from China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20 (3): 646-653
- [17] Ohnishi O. Discovery of new *Fagopyrum* species and its implication for the studies of evolution of *Fagopyrum* and of the origin of cultivated buckwheat. Japan: Shinshu University Press, 1995: 175-190
- [18] Ohnishi O. Search for the wild ancestor of buckwheat. I. Description of new *Fagopyrum* (Polygonaceae) species and their distribution in China and Himalayan hills. *Fagopyrum*, 1998, 15: 18-28
- [19] Ohsako T, Ohnishi O. New *Fagopyrum* species revealed by morphological and molecular analyses. *Genes & Genetic Systems*, 1998, 73: 85-94
- [20] Ohsako T, Yamane K, Ohnishi O. Two new *Fagopyrum* (polygonaceae) species *F. gracilipedoides* and *F. jinshaense* from Yunnan. *Genes & Genetic Systems*, 2002, 77: 399-408
- [21] 杨丽娟, 陈庆富. 荞麦属植物遗传育种的最新研究进展. 种子, 2018, 37 (4): 52-58
- Yang L J, Chen Q F. Recent advance in genetic breeding of buckwheat. *Seed*, 2018, 37 (4): 52-58
- [22] Chen Q F. Recent progresses on interspecific crossbreeding of genus *Fagopyrum* Mill. Korea: The 13 th International Symposium on Buckwheat, 2016: 285-292
- [23] Woo S H, Adachi T, Jong S K, Campbell C G. Inheritance of self-compatibility and flower morphology in an inter-specific buckwheat hybrid. *Canadian Journal of Plant Science*, 1999, 79: 483-490
- [24] Matsui K, Tetsuka T, Nishio T, Hara T. Heteromorphic incompatibility retained in self-compatible plants produced by a cross between common and wild buckwheat. *New Phytologist*, 2003, 159 (3): 701-708
- [25] Ueno M, Yasui Y, Aii J, Matsui K, Sato S, Ota T. Genetic analyses of the heteromorphic self-incompatibility (S) Locus in buckwheat. *Molecular Breeding and Nutritional Aspects of Buckwheat*, 2012, 3: 411-421
- [26] Nomura Y, Hatahita M, Inoue M. Production of self-compatible common buckwheat by ion exposure. *Fagopyrum*, 2002, 19: 6-8
- [27] 南成虎, 穆志新, 张晋, 刘思辰, 田翔, 康国帅. 甜荞种质资源创新方法的研究. *植物遗传资源学报*, 2016, 17 (4): 781-785
- Nan C H, Mu Z X, Zhang J, Liu S C, Tian X, Kang G S. Study on the methods of germplasm resources innovation in the common buckwheat. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2016, 17 (4): 781-785
- [28] Yasui Y, Mori M, Aii J, Abe T, Matsumoto D, Sato S, Hayashi Y, Ohnishi O, Ota T. S-locus early flowering 3 is exclusively present in the genomes of short-styled buckwheat plants that exhibit heteromorphic self-incompatibility. *PLoS ONE*, 2012, 7 (2): e31264