

ソバゲノム：育種利用と異形花型自家不和合性の分子機構の探索

竹島 亮馬

農研機構 作物研究部門
〒305-8518 茨城県つくば市観音台 2-1-2

Buckwheat genome: usage for breeding and genetic analysis of heterostyly

Ryoma Takeshima

Institute of Crop Science, National Agriculture and Food Research Organization (NARO),
Kannondai 2-1-2, Tsukuba, Ibaraki, 305-8518, Japan

Keywords: Buckwheat, Breeding, Genome, Heterostyly self-incompatibility

DOI: 10.24480/bsj-review.16a7.00278

1. はじめに

"そば"と聞いて何を思い浮かべるだろうか？麺の"お蕎麦"ではなく、植物のソバの草姿や生育特性が思い浮かんだら、植物科学界のソバ通と言えるかもしれない。我々が一般に認識しているお蕎麦は、ナデシコ目タデ科ソバ属フツウソバ (*Fagopyrum esculentum* Moench) から作られる (図 1A-C)。ソバ属は乾燥や貧栄養、アルミニウム毒に耐性のある種が多く、栽培種であるフツウソバも作物の中では過酷環境に強い (Farooq et al. 2016; Zhou et al. 2016; Zhou et al. 2018; Joshi et al. 2019)。栄養面も優れ、その子実はグルテンフリーでデンプン含量が高く、ルチンなどの抗酸化作用の高い代謝物を多く含む (Bonafaccia et al. 2003; Kreft et al. 2020; Suzuki et al. 2020)。ソバは日本では古くから救荒作物として扱われ、代表的な日本食の一つとしてその地位を築いているが、実はアジアよりロシア・ヨーロッパ・アメリカなどで多く生産されているグローバルな作物でもある (FAOSTAT, 図 1D)。作物的な魅力の他、高いストレス耐性や後述するユニークな生殖様式など、植物科学的な魅力も多く持つ。本総説では、ソバ研究の魅力の共有を目指す。第二章ではフツウソバの特性を概説する。第三章ではフツウソバのゲノム解説、第四章では遺伝育種学的研究を総説する。第五章ではユニークな生殖様式-異形花型自家不和合性-に関する研究を総説する。本総説によりお蕎麦だけでなくソバにも興味を持ってくれる人が増える事を願う。

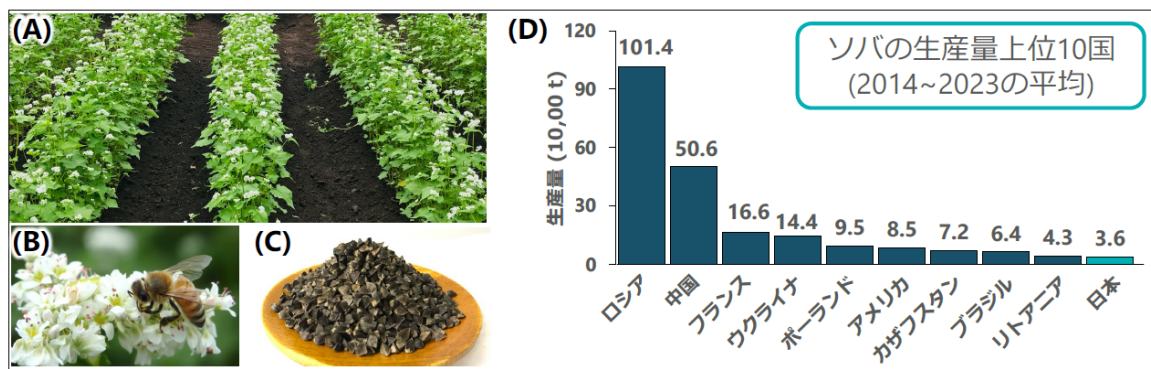


図1. フツウソバの形態と生産状況 (A-C) 草姿, 花, 種子。 (D) 生産量上位 10 国。

2. フツウソバの生育特性とストレス耐性

フツウソバは主要作物に比べ生育期間が短く、幅広い環境（冷涼・高山・砂質土壌・耕作限界地・貧栄養土壌・酸性土壌（ $\text{pH}<5$ ））で栽培可能である（Farooq et al. 2016; Zhou et al. 2016; Zhou et al. 2018; Joshi et al. 2019）。第二章では、生育期間・生殖様式・貧栄養耐性・乾湿耐性についての研究を紹介し、フツウソバの特性を概説したい。

2-1. 生育期間と生殖様式

フツウソバの生育期間は短く、好適環境では播種から 70～90 日で収穫期に到る。概ね播種後 5～7 週で開花し、結実を開始する。収穫期の品種間差異は開花の早晩性より、結実および種子登熟の早晩性に起因する（Takeshima et al. 2022）。無限伸育様の成長を示す系統が多く、結実・種子登熟中も新たに開花が見られる。全体の 70～80%の種子が黒化した段階で収穫期とみなす（Farooq et al. 2016）。

フツウソバは異形花型自家不和合性に起因する虫媒性の他殖性作物であり、種子の結実には訪花昆虫が必須である（図 2A; 異形花型自家不和合性は第五章で詳しく解説）。ハチ・チョウ・ハナムグリ・ハエ・アリの他、夜行性ガ類も送粉に貢献しており、訪花昆虫の減少は収量を著しく低下させる（Taki et al. 2009; Liu et al. 2020; Nagano & Miyashita 2025）。

訪花昆虫の増減による結実・収量変動の影響を受けにくく、かつ、育種を効率化できる自殖性のフツウソバ系統も開発されている。Matsui et al (2003) は、自殖性の近縁野生種 *F. homotropicum* とフツウソバとの種間雑種を作成し、その雑種後代をフツウソバと再度交配することで、フツウソバ背景に近い自殖性系統 "そば中間母本農 1 号 (九州 PL4, PL4)" を開発した。ただし、近交弱勢による影響か自殖性系統は収量性が低く、未だに自殖性品種は普及していない。実際に、フツウソバでは近親交配による弱勢形質の顕在化が報告されている（Ohnishi, 1979; Ohnishi & Katayama 1980）。筆者はフツウソバの近交弱勢に関わる遺伝解析を進めており、茎葉の奇形や生殖能力の低下に関わる遺伝子座を特定している（図 2B）。今後、近交弱勢を克服した自殖性フツウソバを開発し、収量の高位安定化を目指したい。



図 2. 訪花昆虫と近交弱勢 (A) ソバの訪花昆虫。 (B) 近親交配を繰り返した奇形個体。

2-2. 貧栄養耐性

ソバは主要作物と比較して貧栄養土壌でも生産性が落ちにくい（Kreft & Luthar, 1990; Joshi et al. 2019）。特に、低リン耐性に関する研究が進んでいる。

フツウソバの低リン耐性は、難溶性リンの効率的な取り込みが鍵となる。フツウソバの根は、酸性ホスファターゼ活性が高く、低リン条件に応答して酒石酸などの有機酸を多く分泌する (Amann & Amberger, 1989; Possinger et al. 2013)。これにより難溶性リンの可溶化や吸収が促進される。Zhu et al (2002) はフツウソバが根圏を酸性化することで、カルシウムと結合したリン酸からコムギと比較して 10 倍近くリンを吸収できることを報告している。また、低リン条件下では、葉の膜脂質組成が変化することが報告されている (Svietlova et al. 2017)。この膜脂質組成の変化は、低リン条件下における光合成能力の維持に貢献していると考えられている。さらに、近縁種のダッタンソバは、低窒素条件下において根圏でリンゴ酸や酒石酸などの有機酸の分泌を増加させ、土壌中の Ammonia-oxidizing microorganisms の微生物叢を改変する (Chen et al. 2023)。これにより、窒素変換効率が向上すると考えられている。上記以外にも、根圏から分泌されるシュウ酸はソバの優れたアルミニウム耐性・酸性土壌耐性に貢献し (Wang et al. 2015)、同じく根圏から分泌されるパルミチン酸や没食子酸はアレロケミカルとして振る舞い、ソバのアレロパシー効果に関与することが報告されている (Falquet et al. 2015)。以上のようなソバ根圏での特徴的な代謝物の分泌とそれによる生物/非生物のストレス耐性機構、および植物-微生物間相互作用は非常に興味深く、今後の研究の進展が期待される。

2-3. 乾湿耐性

乾燥ストレスはソバにおいても生育量の低下や稔性の低下などを引き起こすが、主要作物に比べその程度は低い (Slawinska & Obendorf 2001; Cawoy et al. 2006; Aubert et al. 2021)。

Martínez-Goni et al (2023) は、フツウソバはパンコムギ・スペルトコムギに比べ、乾燥条件における水利用効率が高く、気孔コンダクタンス・net photosynthetic CO₂ assimilation・carboxylation capacity などの減少が少ないと報告している。また、Rangappa et al (2023) は、フツウソバは乾燥条件において地上部の生育を抑える一方、根の生育を積極的に促進するとともに、葉の向背軸で気孔密度・stomatal index を減少させ、葉表面のクチクラ層の形態も変化させることで水分損失を防いでいると報告している。

乾燥に強い一方、フツウソバは過湿に弱い。特に、湿潤な気候のうえ水はけの悪い水田転換畑での作付けが多い日本では湿害が問題となる。過湿ストレスは、フツウソバの発芽阻害・葉や分枝の生育抑制・花房や花数の減少・千粒重の低下を引き起こし、減収に繋がる (Sugimoto & Sato 2000; Sakata & Ohsawa 2005; Koyama et al. 2019; Takeshima et al. 2023)。生産現場におけるフツウソバの湿害は、暗渠整備や畝立て播種などによる栽培技術で低減できるが (Takehsima et al. 2023)、抜本的な解決には耐湿性品種の開発が必要である。最近、Sugiyama et al (2023) が過湿条件に極めて強い宿根性の近縁種シャクチリソバ (*F. cymosum*) (図 3) とフツウソバとの種間雑種を作出した。今後、この種間雑種を用いた耐湿性育種の進展が期待される。



図 3. 宿根性で過湿に強く、根系が旺盛なシャクチリソバ

3. フツウソバのゲノム解読

高精度なゲノム情報は、精密な遺伝解析や効率的なゲノム育種の推進に必須であるとともに、その生物種の進化の過程を辿る足掛かりとなる。現在までのフツウソバの全ゲノム参照配列（リファレンスゲノム）の整備について、表 1 にまとめる。

表 1. フツウソバのリファレンスゲノムの進展

| Reference | Yasui et al. (2016) | Penin et al. (2021) | Lin et al. (2023) | Lin et al. (2023) | He et al. (2023) | Fawcett et al. (2023) |
|--------------------------------|---------------------|---------------------|-------------------|-------------------|------------------|-----------------------|
| 品種系統名 | XIF/dwE後代 | Dasha | Xinong9976_hap1 | Xinong9976_hap2 | Pintian4 | PL4 |
| Number of sequences | 387,594 | 85,178 | 282 | 246 | 1,206* | 3,041* |
| Total length (Mbp) | 1,177.7 | 1,211.3 | 1,234.3 | 1,193.8 | 1,219.3 | 1,266.8 |
| Number of pseudomolecules | - | - | - | - | 8 | 8 |
| N50 length (bp) | 25,109 | 188,278 | 9,830,627 | 12,384,143 | 4,538,185* | 28,714,069* |
| Number of protein-coding genes | 36,763 | 29,514 | 49,546 | 49,080 | 38,078 | 30,608 |
| Complete BUSCOs (%) | 84.2 | 98.6 | 95.1 | 92.6 | 95.0 | 96.9 |
| GC% (GC/ATGC) | 39.1 | - | 40.5 | 40.1 | 39.0 | 40.1 |

* Anchoring 前の Scaffold 数および N50 の値

Yasui et al (2016) は、きょうだい交配を繰り返しゲノムのホモ接合性を高めた系統のゲノムを解読し、フツウソバで初めてのドラフトゲノムを構築・データベースで公開した (<https://buckwheat.kazusa.or.jp>)。Penin et al (2021) は、ロシアの品種"Dasha"のドラフトゲノムを構築するとともに、組織・生育段階の異なる 46 の RNA-seq データから expression atlas を構築・データベースで公開した (<http://travadb.org/browse/Species=Fesc/>)。Lin et al (2023) は、中国の品種“Xinong9976”の Haplotype-resolved のドラフトゲノム (hap1, hap2) を構築・公開した。He et al (2023) は、中国の品種“Pintian4”の Pseudomolecule（染色体数と同じ 8 本に集約された擬似染色体）を構築し、近縁栽培種であるダッタンソバとの比較ゲノム解析を実施した。Fawcett et al (2023) は、日本の自殖性フツウソバ品種“PL4”, および自殖性の近縁野生種 *F. homotropicum* の Pseudomolecule を構築した。

Fawcett et al (2023) はまた、構築された“PL4”および *F. homotropicum* の高精度なゲノム情報を元に、ソバの進化学的解析にも取り組んだ。その結果、

- 1) ソバを含むタデ科植物の共通祖先では約 7,100 万年前と 8,500 万年前の 2 回にわたり全ゲノム重複が生じていたこと
- 2) フツウソバ（推定ゲノムサイズ:1,270 Mb）とダッタンソバ（推定ゲノムサイズ:489 Mb）のゲノムサイズの違いが、両者の祖先が分化した後の特定の *Gypsy* レトロトランスポゾン subfamily の増加率の差に起因すること
- 3) チベット南東部の祖先野生種集団がフツウソバ栽培種と最も遺伝的に近縁であること
- 4) 栽培種の第一染色体に明瞭な人為選抜の痕跡がみられ、チベット南東部の祖先野生種由来の遺伝子型が栽培種で固定されていること
- 5) 上記 3) と 4) から、これまで大西らのグループが報告したように（Konishi et al. 2005; Konishi & Ohnishi 2007; Ohnishi 2009），現在栽培されているフツウソバの起源がチベット南東部の祖先野生種集団に由来する可能性が高いこと、が明らかになった。

以上のようにフツウソバのゲノム情報の整備はこの 10 年で大きく進展し、ソバの進化・栽培化に関する知見も蓄積されてきた。第四章では、これらゲノム情報を活用したフツウソバの育種研究について紹介する。

4. ゲノム情報を活用したソバ育種

ゲノム情報を活用した品種育成・遺伝育種学的研究は主要作物で盛んに行われているが、フツウソバにおいてその成果は限られる。例えば, PubMed で量的形質遺伝子座 (QTL) について検索する。"Rice QTL"や"Wheat QTL"では, それぞれ 1511 件, 1323 件ヒットするが, "Buckwheat QTL"では僅か 10 件しかヒットしない (2025/3/1 時点)。第四章では少ないながらも興味深いゲノム情報を活用したフツウソバの品種育成・遺伝育種学的研究を紹介する。

4-1. もち性および低アミロースソバ

穀類では可食部の貯蔵デンプンのアミロース: アミロペクチン含有比率が食味や加工適性に影響し, アミロース含有率がほぼゼロとなったものをモチ性と呼ぶ (福永, 2019)。モチ性は, イネ・オオムギ・コムギ・アワ・キビ・モロコシ・ハトムギ・トウモロコシ・ヒエ・アマランサスで報告されていたが,モチ性を示すフツウソバはこれまで報告されていなかった (福永, 2019; Kreft et al. 2020)。モチ性は顆粒結合型デンプン合成酵素である *Granule bound starch synthase I* (*GBSSI*) 遺伝子の機能欠損により顕在化する (Tsai 1974)。Fawcett et al (2023) は, フツウソバのゲノムに 5 つ存在する *GBSSI* ホモログのうち, 胚乳で高発現している *FeGBSSI*・*FeGBSS2* の機能欠損変異体を Ethyl methanesulfonate (EMS) で変異を誘発したフツウソバ変異集団から選抜した。その後, 両変異体の交配から *fegbss1/fegbss2* の二重変異体を作成し, 二重変異体が期待通りモチ性を示す事を確認した。これにより世界初となるモチ性ソバが開発された。この変異体は非遺伝子組み換えであるため, 即時育種母本として利用可能である。現在, 京都大学が中心となりモチ性ソバの品種育成を進めている。従来のソバとは異なるお蕎麦, もしくはソバ加工品の普及/販売が待ち遠しい。

モチ性以外にも, アミロース: アミロペクチン含有比率の変異は穀類の品質面の育種に広く活用されている。フツウソバのアミロース含量は, 測定法により差はあるが, 21~36%程度と他の穀物より高く, これまで低アミロースソバは作出されてこなかった (Li et al. 1997; Noda et al. 1998; Yoshimoto et al. 2004; Hung et al. 2009; Kreft et al. 2020; Suzuki et al. 2020; Gao et al. 2023)。Suzuki et al (2023) は EMS 変異集団から *GBSSa* (*Fes_sc0005258*) 遺伝子の変異体を選抜し, 変異体が野生型と比較して 2%アミロース含量が低下し, 糊化粘土や麺の特性も改変された事を報告した。この育種素材や同様の逆遺伝学的手法を用いることで, これまで存在しなかったアミロース含量を変化させた新奇フツウソバ品種の育成が期待される。

4-2. 穂発芽耐性

収穫前の子実が植物体上で発芽する穂発芽 (図 4) は, 種子のデンプン含量・粗脂肪量を低下させ, ソバ粉の品質を大きく低下させる (Hara et al. 2007, 2009; Gao et al. 2019)。フツウソバは穂発芽耐性に幅広い品種間差異があり, これまで表現型選抜で難穂発芽品種が育成されてきた (Hara et al. 2012)。しかし, 自家不和合性のフツウソバにとって, 穂発芽耐性のような結実後 (=交雑後) に初めて



図 4. 穂発芽の様子

評価できる形質の育種は、交雑前に耐性強弱が判定できる遺伝子型選抜が育種年限の短縮に特に有効である。Hara et al (2020a) は、由来の異なる難穂発芽系統群を用いてその分離様式を推定し、顕性および潜性の主働遺伝子の存在を報告した。次いで Takeshima et al (2021) は、これら集団に対して QTL 解析を実施し、独立した 6 つの QTL を同定し、選抜マーカーを開発した。今後、開発した選抜マーカーの育種現場への活用が期待される。

4-3. 成熟期早晩性・日長応答性・生態型

フツウソバは短日植物であるが幅広い緯度（日長条件）で栽培されており、その日長応答性の違いから 3 つの生態型-感光性の強い秋型、弱い夏型、その中間型-に区分される（Onda & Takeuchi 1942; Morishita et al. 2020）。適した生態型品種の選択は、それぞれの栽培地域/作期における収量の最大化に重要である。一般に、長日条件となる高緯度地域または春まき栽培では夏型品種が、短日条件となる夏まき栽培では秋型品種が好ましい。

生態型はフツウソバの適地拡大の過程で分化した連続した変異であり、感光性の強い秋型から、感光性が弱まり長日条件に適応した夏型が派生したと考えられている（Iwata et al. 2005; Hara & Ohsawa, 2013）。Hara et al (2011, 2020b) は、日長に応答した開花始期の早晩性に着目し、フツウソバの生態型に関連する QTL を初めて検出した。また原因候補遺伝子として、シロイヌナズナで日長応答性や開花期に関わる *GIGANTEA* や *EARLY FLOWERING 3*, *CONSTANS* のホモログも検出した。Takeshima et al (2022) は、夏型-秋型系統間には、開花期の早晩性より結実の可否や種子成熟の早晩性が重要であることを示し、夏型系統の早期結実・成熟に関わる QTL を同定した。興味深いことに、成熟期と開花期の QTL はそれぞれ異なる遺伝子座に座乗していた。このことから、フツウソバの日長に応答した開花期・成熟期は、独立した遺伝的制御を受けていることが示唆された。上記研究では選抜マーカーが開発されており、これら選抜マーカーを活用した生態型改変育種の推進が期待される。

4-4. ゲノミックセレクション

全ゲノム情報もしくはゲノムワイドマーカーを用いたゲノミックセレクション（GS）は、効果の小さい多数の QTL を効率的に集積でき、育種年限の短縮に貢献し得る（Meuwissen et al. 2001; Heffner et al. 2010; Hayes et al 2013）。特に、集団内の遺伝的多様性が高く他殖性であるフツウソバは GS による選抜効果が高いことが期待される。Yabe et al (2013, 2014) は、フツウソバなどの他殖性作物の選抜を想定し、実際のコストを考慮した育種集団のサイズ・世代数・DNA マーカー数の最適化を試み、現実的な GS 工程を提案した。また、GS・表現型選抜・仮想の主要 QTL を対象とした遺伝子型選抜の 3 者をシミュレーション上で比較し、GS が表現型選抜・遺伝子型選抜より高い選抜効果を示す事を報告した。これに続き Yabe et al (2018) では、シミュレーションで提案された GS 工程による選抜効果を実証するため、フツウソバの収量性を対象に 3 年間の GS を実施した。その結果、GS が収量性において表現型選抜より高い選抜効果を示すことが実証できた。ゲノムワイドな多型情報取得の低価化・高速化が進む現在において、GS の活用とその効果を最大限発揮させるシミュレーション研究は、フツウソバのみならず作物育種効率化のため益々重要となると考えられる。

5. フツウソバの異形花型自家不和合性のゲノム構造と分子機構

自殖を避け、他殖を促す植物の繁殖様式に、自家不和合性がある。両性花における自家不和合性は、花の形態の多型の有無により、同形花型自家不和合性 (Homomorphic self-incompatibility) もしくは異形花型自家不和合性 (Heteromorphic self-incompatibility) に大別される (De Nettancourt 1997; Barrett 2002)。異形花型自家不和合性はさらに 2 つの花型からなる二型花柱性 (distyly) と 3 つの花型からなる三型花柱性 (tristyly) に分けられる。異型花柱性は、被子植物の 28 科 200 属あまりで報告されており、この生殖様式は少なくとも 23 回は独立に進化したと考えられている (Lloyd & Webb 1992, Barrett 2019)。第五章では、二型花柱性の古典遺伝学的知見から最近の研究成果までを総説し、その後フツウソバの二型花柱性に関わるゲノム構造・分子機構・進化学的考察の進展と展望をまとめる。

5-1. 二型花柱性の遺伝学的進展

二型花柱性は、花柱が長く葯の位置が低い長花柱花と、花柱が短く葯の位置が高い短花柱花からなり、異なる花型間の受粉でのみ交雑が成立する (図 5A, B)。この生殖様式は、花型を決定する因子と自家不和合性を引き起こす因子が密接に連鎖する単一遺伝子座 (*S* locus) に支配される (Garber & Quisenberry 1927; Lewis & Jones 1992)。古典遺伝学的に、次の 5 つの因子が座乗すると考えられていた (図 5C 上段); *G*, 花柱長; *I^s*, 雌蕊側不和合性; *I^p*, 雄蕊側不和合性; *P*, 花粉サイズ; *A*, 葯の高さ (Pamela & Dowrick 1956; Sharma & Boyes 1961)。ただし、アカネ科の *Mussaenda macrophylla* のように花粉サイズが花型間で同一の種も存在する (Wu et al. 2015)。短花柱花が顕性の *S* ハプロタイプ (*G, I^s, I^p, P, A*)、長花柱花が潜性の *s* ハプロタイプ (*g, i^s, i^p, p, a*) を持ち、短花柱花は *S/s* ヘテロ型、長花柱花は *s/s* 潜性ホモ型で、交雑後代では *S/s* (短花柱花) : *s/s* (長花柱花) = 1:1 に分離する (Pamela & Dowrick 1956)。この密接に連鎖する因子のうち、*G-I^s* と *I^p-P-A* の間で組み換えが起きると、同型花かつ自家和合の系統 (Homostyly) が出現すると考えられてきた (Lewis, 1954; Dowrick 1956)。これら古典遺伝学的な *S* locus のモデルは多くの二型花柱性の植物種によく適合し、長く支持されてきた。ところが、Li et al (2016) が二型花柱性の *S* locus のゲノム構造を初めて解明したことで、この *S* locus のモデルに大きな転換期が訪れた。



図 5. フツウソバの二型花柱性の概要 (A) 長花柱花と短花柱花。 (B) 花型間の和合/不和合反。 (C) *S* locus の構成。上段は古典遺伝学的に支持されてきたモデル。下段はフツウソバにおける新しいヘミザイガスモデル。

Li et al (2016) は、二型花柱性のサクラソウ属 *Primula vulgaris* の長花柱花 (*s/s*) および短花柱花 (*S/s*) の *S* locus をアセンブリし、*s* および *S* ハプロタイプのゲノム構造を比較した。その結果、*S* ハプロタイプは *s* ハプロタイプには無い 278-kb のゲノム配列を保持しており、この領域には 5 つの遺伝子が座乗していることが分かった。この *S* ハプロタイプ特異的遺伝子と花型間の連鎖解析などから、この 278-kb の領域が *P. vulgaris* の *S* locus の実態である可能性が示唆された。つまり、短花柱花 (*S/s*) はこの領域をヘミザイガスで持ち、長花柱花 (*s/s*) はこの領域を欠損していると考えられた。これにより、古典遺伝学的に *s* ハプロタイプが持つとされた潜性遺伝因子-*g*, *i*, *p*, *a*-は存在せず、*S* ハプロタイプ特異的なヘミザイガス領域の有無により、二型花柱性が成立しているという新しいモデルが提唱された (図 5C 下段)。これに続き、二型花柱性ターネラ属の *Turnera subulata*, アマ属の *Linum tenue*, ソバ属のフツウソバ, アサザ属の *Nymphoides indica*, *Chrysojasminum* 属の *C. fruticans* においても、*S* ハプロタイプ特異的なヘミザイガス領域が存在することが明らかになった (Shore et al. 2019; Gutiérrez-Valencia et al. 2022; Fawcett et al. 2023; Yang et al. 2023; Raimondeau et al. 2024)。各植物種のヘミザイガス領域に座乗する遺伝子については、機能解析により二型花柱性の各形質に関わる事が報告され始めている (Shang et al. 2025)。これらの結果も、二型花柱性の *S* locus の実態がヘミザイガス領域に存在することを強く示唆している。今後、ヘミザイガス領域の成立過程や座乗遺伝子のさらなる機能の解明を通して、二型花柱性が異なる植物種でどのように成立してきたか、その共通性と独自性の解明が期待される。

5-2. フツウソバの二型花柱性と *S* locus のゲノム構造

フツウソバの長花柱花と短花柱花では、花柱の長さ・葯の位置・花粉の大きさが明確に異なる (図 5A, 図 6A)。また、花粉数も異なり、長花柱花は花粉が小さい一方葯あたりの花粉数は短花柱花より多く、短花柱花は花粉が大きい花粉数は少ない (Ganders 1979; Namai & Fujita 1995; Cawoy et al. 2006)。花蜜は長花柱花より短花柱花が多く、花蜜中のスクロース含量も長花柱花より短花柱花が高い (Cawoy et al. 2006)。自家不和合反応は長花柱花と短花柱花で異なり、長花柱花同士の交配では発芽した花粉管が柱頭の 1/2~1/3 程度で停止するのに対し、短花柱花同士の交配では発芽・貫入する花粉が少なく、また貫入した花粉も柱頭の下で停止する (図 6B) (建部 1950, 1956; Matsui et al. 2004)。蕾授粉や老化授粉、もしくは未成熟花粉を用いた場合においても、この不和合反応は打破されない (建部 1958)。自家不和合反応には protein phosphatases と Ca signaling が関わる可能性も報告されているが、その生理的応答は十分に解明されていない (Miljuš-Đukić et al. 2004)。

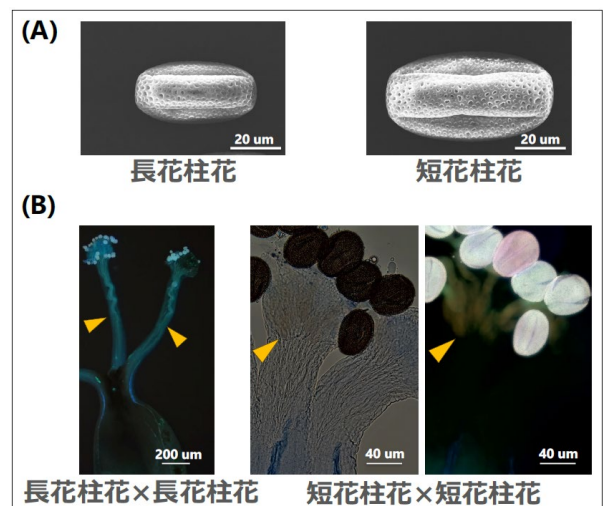


図 6. フツウソバの花粉形態と不和合反応
(A) 花型間の花粉形態。 (B) 長花柱花および短花柱花の不和合反応。

フツウソバの花型と自家不和合性を支配する *S* locus の探索は、

- 1) 形態およびアイソザイムをマーカーとして用いた連鎖解析 (Ohnishi & Ohta 1987)
- 2) DNA マーカーを用いた連鎖解析 (Aii et al. 1999; Nagano et al. 2001; Yasui et al. 2004; Matsui et al. 2020)
- 3) 二次元電気泳動を用いた花型特異的なタンパク質の検出 (Miljuš-Đukić et al. 2004; Takeshima et al. 2019)
- 4) Bacterial artificial chromosome ライブラリーを用いた解析 (Yasui et al. 2008)
- 5) 次世代シーケンサーを用いた解析 (Yasui et al. 2012, 2016; Fawcett et al. 2023; He et al. 2023) などにより進展してきた。

このうち Yasui et al (2012) は *S* locus のヘミザイガスの性質を世界に先駆け報告した。

Yasui et al (2012) は、RNA-seq および 1,373 個体を用いた連鎖解析から、*S* locus に完全連鎖する候補遺伝子 *S-ELF3* (シロイヌナズナの *Early flowering 3* ホモログ) を同定し、*S-ELF3* のゲノム領域は短花柱花のみに存在することを明らかにした。上述のように、現在では二型花柱性 *S* locus の実態は短花柱花のみに存在するヘミザイガス領域であることが分かってきているが、Yasui et al (2012) は Li et al (2016) の報告より前に、ヘミザイガス領域の原因遺伝子を同定していた。この後、Fawcett et al (2023) によりフツウソバ *S* locus のゲノム構造の全容が解明される。Fawcett et al (2023) は、長花柱花および短花柱花の *S* locus のアセンブル、変異体を用いた遺伝子機能解析、および RNA-seq 解析から、

- 1) 短花柱花の *S* ハプロタイプ特異的な ~2.8 Mb のヘミザイガス領域が存在する事
- 2) ヘミザイガス領域の 92% はトランスポゾン様配列であり組換えが強く抑制される事
- 3) ヘミザイガス領域に座乗する *S-ELF3* が花柱長と雌蕊の不和合性の 2 つを支配する事
- 4) 短花柱花/長花柱花が共に持つ、ヘミザイガス領域外の周辺領域には長花柱花特異的な発現遺伝子は存在しない事を明らかにした。

同時期に、He et al (2023) も “Pintian4” のリファレンスゲノムに 18 系統の長花柱花/短花柱花個体の genotyping-by-sequencing データから、*S* locus ヘミザイガス領域を特定した。これらの結果から、フツウソバにおいてもヘミザイガス領域の座乗因子により二型花柱性が成立しているというヘミザイガスモデルが提案された (図 5C) (Fawcett et al. 2023)。

5-3. 二型花柱性 *S* locus の成立過程

『どのように二型花柱性を司る *S* locus が発生したか?』その成立過程の探索が次の重要な質問である。Fawcett et al (2023) は、花柱長と雌蕊の不和合性を支配する *S-ELF3* が、ソバの二型花柱性の種が分化する前の時期における遺伝子重複によって発生した可能性を示した。大変興味深いことに、プリムラにおける花柱長と雌蕊の不和合性を支配する *CYP734A50* も、二型花柱性の分化前の遺伝子重複によって発生したと考えられている (Huu et al. 2020; Potente et al. 2022)。このように現在まで、*S* locus の関連遺伝子群は、遺伝子重複により二型花柱性への新規機能を獲得したと考えられている (Shang et al. 2025)。それでは、遺伝子重複により発生した関連遺伝子群がどのように *S* locus を形成したのだろうか? 2 つのモデルが考えられている。一つは、同一染色体上の近接する遺伝子群が 1 回の重複により *S* locus 化し

たという Segmental duplication。もう一つは、それぞれ独立した重複で生じた遺伝子が集まり *S* locus 化したという Stepwise duplication である。*Oleaceae* や *Gelsemium elegans* の *S* locus 座乗遺伝子のパラログは同一染色体上に座乗しているため、Segmental duplication のモデルが考えられる (Zhao et al. 2023 ; Raimondeau et al. 2024) 。プリムラ・ターネラ・アマ・*N. indica* の *S* locus 座乗遺伝子のパラログは異なる染色体上に座乗しているため、Stepwise duplication のモデルが考えられる (Shore et al. 2019; Gutiérrez-Valencia et al. 2022; Potente et al. 2022; Yang et al. 2023) 。フツウソバは未だ雄因子 (古典遺伝学的には I^P , P , A) が不明なため *S* locus 成立過程の十分な考察はできないが、今後、雄因子の同定とその起源の解明を目指したい。

S locus 上の遺伝子が花型と不和合性を共に制御する Dual function を持つことは、多くの植物種で二型花柱性が独立して進化した一因として考えられる。フツウソバの *S-ELF3* やプリムラの *CYP734A50* の他、ターネラの *TsBAHD* 遺伝子および *C. fruticans* の *GA2ox-S* 遺伝子も花柱長と雌蕊の不和合性の2つを制御する (Shore et al. 2019; Matzke et al. 2021; Raimondeau et al. 2024) 。二型花柱性の各形質 (花柱長・雌蕊側不和合性・雄蕊側不和合性・花粉サイズ・葯高さ) に対応する遺伝子が 1:1 で必要な場合、5 遺伝子の重複・集積が必要となるが、1 遺伝子で複数の形質を制御できれば、二型花柱性の成立頻度は高まると考えられる。今後は、どのように重複を起こした遺伝子が、そのパラログから機能を分化させ、二型花柱性に関わる (複数の) 新規機能を獲得し得たか、その検証が必要となる。

以上のように、フツウソバを含む二型花柱性の分子遺伝学研究は新局面を迎えている。現在、筆者らは *S* locus に座乗するオス側因子、特に花粉サイズと不和合性に関わる因子の解析を進めている。また、*S-ELF3* による花柱長と不和合性の制御機構の解明にむけて、*S-ELF3* と相互作用するタンパク質や下流の制御遺伝子の同定を進めている (図7) 。これらの解析を通して、フツウソバの二型花柱性成立過程を明らかにするとともに、『なぜ異型花柱性は多くの植物種で独立して発生・利用されているのか?』という問いに挑戦していきたい。

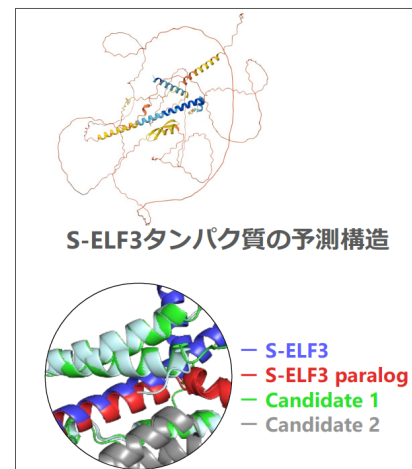


図7. S-ELF3 の構造と相互作用解析

謝辞

本総説は、農研機構の松井勝弘博士・矢部志央理博士・原尚資博士・土屋渉博士、京都大学の安井康夫博士、リージョナルフィッシュ株式会社の Fawcett Jeffrey 博士、総合研究大学院大学の大田竜也博士、東京大学の河鱈実之博士・角井宏行博士の手厚いご指導・ご協力のもと執筆できました。また、本稿の執筆やシンポジウムの開催は、JST ACT-X (JPMJAX20BA) のサポートを受けて実施されました。この場を借りて御礼申し上げます。

引用文献

- Aii J, Nagano M, Penner GA, Campbell CG, Adachi T (1999) Identification of RAPD markers linked to the homostylar (Ho) gene in buckwheat. *Breed Sci* 48: 59–62. doi: 10.1270/jsbbs1951.48.59
- Amann C, Amberger A (1989) Phosphorus Efficiency of Buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkd* 152: 181–189. doi: 10.1002/jpln.19891520208
- Aubert L, Konrádová D, Barris S, Quinet M (2021) Different drought resistance mechanisms between two buckwheat species *Fagopyrum esculentum* and *Fagopyrum tataricum*. *Physiol Plant* 172: 577–586. doi: 10.1111/ppl.13248
- Barrett SCH (2002) The evolution of plant sexual diversity. *Nat Rev Genet* 3: 274–284. doi: 10.1038/nrg776
- Barrett SCH (2019) ‘A most complex marriage arrangement’: recent advances on heterostyly and unresolved questions. *New Phytol* 224: 1051–1067. doi: 10.1111/nph.16026
- Bonafaccia G, Marocchini M, Kreft I (2003) Composition and technological properties of the flour and bran from common and tartary buckwheat. *Food Chem* 80: 9–15. doi: 10.1016/S0308-8146(02)00228-5
- Cawoy V, Lutts S, Kinet JM (2006) Osmotic stress at seedling stage impairs reproductive development in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Physiol Plant* 128: 689–700. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00801.x
- Chen W, Zhang Z, Sun C (2023) Different genotypes of tartary buckwheat can regulate the transformation of nitrogen through the secretion of organic acids under low nitrogen stress. *Eur J Soil Biol* 118: 103543. doi: 10.1016/j.ejsobi.2023.103543
- De Nettancourt D (1997) Incompatibility in angiosperms. *Sex Plant Reprod* 10: 185–199. doi: 10.1007/s004970050087
- Falquet B, Gfeller A, Pourcelot M, Tschuy F, Wirth J (2015) Weed suppression by common buckwheat: a review. *Environ Control Biol* 53: 1–6. doi: 10.2525/ecb.53.1
- FAOSTAT (2025). Crops and livestock products (Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Available online at: <https://www.fao.org/faostat/en/data/QCL> (Accessed March 1, 2025).
- Farooq S, Rehman RU, Pirzadah TB, Malik B, Ahmad Dar F, Tahir I (2016) Cultivation, agronomic practices, and growth performance of buckwheat. In: Zhou M, Kreft I, Woo S-H, et al (eds) *Molecular breeding and nutritional aspects of buckwheat*. Elsevier, London, pp 299–319. doi: 10.1016/B978-0-12-803692-1.00023-7
- Fawcett JA, Takeshima R, Kikuchi S, Yazaki E, Katsube-Tanaka T, Dong Y, Li M, Hunt H, Jones M, Lister D (2023) Genome sequencing reveals the genetic architecture of heterostyly, domestication history of common buckwheat. *Nat Plants* 9: 1236–1251. doi: 10.1038/s41477-023-01474-1
- Fukunaga K (2019) Origin of waxy cereals from a genetic point of view: From cultural history to genetic history of waxy cereals. *Breed Res* 21: 1–10. doi: 10.1270/jsbbr.18J12

- Ganders FR (1979) The biology of heterostyly. *New Zeal J Bot* 17: 607–635. doi: 10.1080/0028825X.1979.10432574
- Gao L, Van Bockstaele F, Lewille B, Haesaert G, Eeckhout M (2023) Characterization, comparative study on structural, physicochemical properties of buckwheat starch from 12 varieties. *Food Hydrocoll* 137: 108320. doi: 10.1016/j.foodhyd.2022.108320
- Gao L, Xia M, Li Z, Wang P, Wang M, Gao J (2019) Changes of physicochemical properties and correlation analysis of common buckwheat starch during germination. *Fagopyrum* 36: 43. doi: 10.3986/fag0010
- Garber RJ, Quisenberry KS (1927) Self-fertilization in buckwheat. *J Agric Res* 34: 185–90.
- Gutiérrez-Valencia J, Fracassetti M, Berdan EL, Bunikis I, Soler L, Dainat J, Kutschera VE, Losvik A, Désamuré A, Hughes PW, et al (2022) Genomic analyses of the *Linum* distyly supergene reveal convergent evolution at the molecular level. *Curr Biol* 32: 4360–4371. doi: 10.1016/j.cub.2022.08.042
- Hara T, Takeshima R, Matsui K (2020a) Genes with different modes of inheritance regulate seed germination in preharvest-sprouting-tolerant lines of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Japan Agric Res Q* 54: 137–143. doi: 10.6090/jarq.54.137
- Hara T, Matsui K, Noda T, Tetsuka T (2007) Effects of preharvest sprouting on flour pasting viscosity in common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Plant Prod Sci* 10: 361–366. doi: 10.1626/pps.10.361
- Hara T, Sasaki T, Tetsuka T, Ikoma H, Kohyama K (2009) Effects of sprouting on texture of cooked buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) noodles. *Plant Prod Sci* 12: 492–496. doi: 10.1626/pps.12.492
- Hara T, Takahisa T, Matsui K (2012) New buckwheat cultivar ‘*Harunoibuki*’. *Bull NARO Kyushu Okinawa Agric Res Cent* 58: 37–47. doi: 10.24514/00002088
- Hara T, Ohsawa R (2013) Accurate evaluation of photoperiodic sensitivity and genetic diversity in common buckwheat under a controlled environment. *Plant Prod Sci* 16: 247–254. doi: 10.1626/pps.16.247
- Hara T, Iwata H, Okuno K, Matsui K, Ohsawa R (2011) QTL analysis of photoperiod sensitivity in common buckwheat by using markers for expressed sequence tags and photoperiod-sensitivity candidate genes. *Breed Sci* 61: 394–404. doi: 10.1270/jsbbs.61.394
- Hara T, Shima T, Nagai H, Ohsawa R (2020b) Genetic analysis of photoperiod sensitivity associated with difference in ecotype in common buckwheat. *Breed Sci* 70: 101–111. doi: 10.1270/jsbbs.19118
- Hayes BJ, Cogan NOI, Pembleton LW, Goddard ME, Wang J, Spangenberg GC, Foster JW (2013) Prospects for genomic selection in forage plant species. *Plant Breed* 132: 133–143. doi: 10.1111/pbr.12037
- He Q, Ma D, Li W, Xing L, Zhang H, Wang Y, Du H (2023) High-quality *Fagopyrum esculentum* genome provides insights into the flavonoid accumulation among different tissues and self-incompatibility. *J Integr Plant Biol* 65: 1423–1441. doi: 10.1111/jipb.13459

- Heffner EL, Lorenz AJ, Jannink JL, Sorrells ME (2010) Plant breeding with genomic selection: gain per unit time and cost. *Crop Sci* 50: 1681–1690. doi: 10.2135/cropsci2009.11.0662
- Hung PV, Maeda T, Morita N (2009) Buckwheat starch: structure and characteristics—a review. *Eur J Plant Sci Biotechnol* 4: 23–28
- Huu CN, Keller B, Conti E, Kappel C, Lenhard M (2020) Supergene evolution via stepwise duplications and neofunctionalization of a floral-organ identity gene. *Proc Natl Acad Sci USA* 117: 23148–23157. doi: 10.1073/pnas.2006296117
- Iwata H, Imon K, Tsumura Y, Ohsawa R (2005) Genetic diversity among Japanese indigenous common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) cultivars as determined from amplified fragment length polymorphism, simple sequence repeat markers, and quantitative agronomic traits. *Genome* 48: 367–377. doi: 10.1139/g04-121
- Joshi DC, Chaudhari G V, Sood S, Kant L, Pattanayak A, Zhang K, Fan Y, Janovská D, Meglič V, Zhou M (2019) Revisiting the versatile buckwheat: reinvigorating genetic gains through integrated breeding, genomics approach. *Planta* 250: 783–801. doi: 10.1007/s00425-018-03080-4
- Konishi T, Yasui Y, Ohnishi O (2005) Original birthplace of cultivated common buckwheat inferred from genetic relationships among cultivated populations and natural populations of wild common buckwheat revealed by AFLP analysis. *Genes Genet Syst* 80: 113–119. doi: 10.1266/ggs.80.113
- Konishi T, Ohnishi O (2007) Close genetic relationship between cultivated and natural populations of common buckwheat in the Sanjiang area is not due to recent gene flow between them—an analysis using microsatellite markers. *Genes Genet Syst* 82: 53–64. doi: 10.1266/ggs.82.53
- Koyama T, Suenaga M, Takeshima R (2019) Growth, yield response of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) to waterlogging at different vegetative stages. *Plant Prod Sci* 22: 456–464. doi: 10.1080/1343943X.2019.1670682
- Kreft I, Zhou M, Golob A, Germ M, Likar M, Dziedzic K, Luthar Z (2020) Breeding buckwheat for nutritional quality. *Breed Sci* 70: 67–73. doi: 10.1270/jsbbs.19016
- Kreft I, Luthar Z (1990) Buckwheat—a low input plant. In: El Bassam N, Dambroth M, Loughman BC (eds) *Genetic aspects of plant mineral nutrition. Developments in Plant and Soil Sciences*, vol 42. Springer, Dordrecht doi: 10.1007/978-94-009-2053-8_70
- Lewis D, Jones DA (1992) The genetics of heterostyly. In: Barrett SCH (ed) *Evolution, function of heterostyly*. Springer, Berlin, p 129–50. doi: 10.1007/978-3-642-86656-2_5
- Lewis D (1954) Comparative incompatibility in angiosperms, fungi. *Adv Genet* 6: 235–285. doi: 10.1016/s0065-2660(08)60131-5
- Li J, Cocker JM, Wright J, Webster MA, McMullan M, Dyer S, Swarbreck D, Caccamo M, Oosterhout C, Gilmartin PM (2016) Genetic architecture, evolution of the S locus supergene in *Primula vulgaris*. *Nat Plants* 2: 1–7. doi: 10.1038/nplants.2016.188
- Li W, Lin R, Corke H (1997) Physicochemical properties of common and tartary buckwheat starch. *Cereal Chem* 74: 79–82. doi: 10.1094/CCHEM.1997.74.1.79

- Lin H, Yao Y, Sun P, Feng L, Wang S, Ren Y, Yu X, Xi Z, Liu J (2023) Haplotype-resolved genomes of two buckwheat crops provide insights into their contrasted rutin concentrations and reproductive systems. *BMC Biol* 21: 87. doi: 10.1186/s12915-023-01587-1
- Liu R, Chen D, Luo S, Xu S, Xu H, Shi X, Zou Y (2020) Quantifying pollination efficiency of flower-visiting insects, its application in estimating pollination services for common buckwheat. *Agric Ecosyst Environ* 301: 107011. doi: 10.1016/j.agee.2020.107011
- Lloyd DG, Webb CJ (1992) The evolution of heterostyly. In: Barrett SCH (ed) *Evolution and function of heterostyly*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp 151–178. doi: 10.1007/978-3-642-86656-2
- Martínez-Goñi XS, Miranda-Apodaca J, Pérez-López U (2023) Could buckwheat, spelt be alternatives to wheat under future environmental conditions? Study of their physiological response to drought. *Agric. Water Manag.* 278. doi: 10.1016/j.agwat.2023.108176
- Matsui K, Tetsuka T, Nishio T, Hara T (2003) Heteromorphic incompatibility retained in self-compatible plants produced by a cross between common and wild buckwheat. *New Phytol* 159: 701–708. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00840.x
- Matsui K, Nishio T, Tetsuka T (2004) Genes outside the S supergene suppress S functions in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Ann Bot* 94: 805–9. doi: 10.1093/aob/mch206
- Matsui K, Mizuno N, Ueno M, Takeshima R, Yasui Y (2020) Development of co-dominant markers linked to a hemizygous region that is related to the self-compatibility locus (S) in buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Breed Sci* 70(1): 112–117. doi: 10.1270/jsbbs.19129
- Matzke CM, Hamam HJ, Henning PM, Dougherty K, Shore JS, Neff MM, McCubbin AG (2021) Pistil mating type and morphology are mediated by the brassinosteroid inactivating activity of the S-locus gene *BAHD* in heterostylous *Turnera* species. *Int J Mol Sci* 22(19): 10603. doi: 10.3390/ijms221910603
- Meuwissen THE, Hayes BJ, Goddard ME (2001) Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics* 157: 1819–1829. doi: 10.1093/genetics/157.4.1819
- Miljus-Dukic J, Ninkovic S, Radovic S, Maksimovic V, Brkljacic J, Neskovic M (2004) Detection of proteins possibly involved in self-incompatibility response in distylous buckwheat. *Biol Plant* 48: 293–6. doi: 10.1023/B:BIOP.0000033459.48057.8b
- Morishita T, Hara T, Hara T (2020) Important agronomic characteristics of yielding ability in common buckwheat; ecotype, ecological differentiation, preharvest sprouting resistance, shattering resistance,, lodging resistance. *Breed Sci* 70: 39–47. doi: 10.1270/jsbbs.19020
- Nagano M, Aii J, Kuroda M, Campbell C, Adachi T. (2001) Conversion of AFLP markers linked to the Sh allele at the S locus in buckwheat to a simple PCR based marker form. *Plant Biotechnology* 18: 191–196. doi: 10.5511/plantbiotechnology.18.191
- Nagano Y, Miyashita T (2025) Contribution of nocturnal moth pollination to buckwheat seed set. *Arthropod-Plant Interact* 19: 11. doi: 10.1007/s11829-024-10117-x
- Namai H, Fujita Y (1995) Floral characteristics associated with seed productivity in common buckwheat, *Fagopyrum esculentum* Moench. In: *Current advances in buckwheat research*, 35: 425–435.

- Noda T, Takahata Y, Sato T, Suda I, Morishita T, Ishiguro K, Yamakawa O (1998) Relationships between chain length distribution of amylopectin and gelatinization properties within the same botanical origin for sweet potato and buckwheat. *Carbohydr Polym* 37: 153–158. doi: 10.1016/S0144-8617(98)00047-2
- Ohnishi O (2009) On the origin of cultivated common buckwheat based on allozyme analyses of cultivated and wild populations of common buckwheat. *Fagopyrum* 26: 3–9
- Ohnishi O (1979) Frequency of chlorophyll-deficient and other detrimental genes in Japanese populations of buckwheat, *Fagopyrum esculentum* Moench. *Jpn J Genet* 54: 259–270. doi: 10.1266/jjg.54.259
- Ohnishi O, Ohta T (1987) Construction of a linkage map in common buckwheat, *Fagopyrum esculentum* Moench. *Jpn J Genet* 62: 397–414. doi: 10.1266/jjg.62.397
- Ohnishi O, Katayama N (1980) Frequency of sterility mutants in Japanese populations of buckwheat, *Fagopyrum esculentum* Moench. In: Buckwheat Symp, Ljubljana, Sept, pp 51–59
- Onda S, Takeuchi T (1942) Ecotype of Japanese buckwheat varieties. *Nougyo Oyobi Engei* 17:971–974
- Pamela V, Dowrick J (1956) Heterostyly and homostyly in *Primula obconica*. *Heredity* 10: 219–236. doi: 10.1038/hdy.1956.19
- Penin AA, Kasianov AS, Klepikova AV, Kirov IV, Gerasimov ES, Fesenko AN, Logacheva MD (2021) High-resolution transcriptome atlas, improved genome assembly of common buckwheat, *Fagopyrum esculentum*. *Front Plant Sci* 12: 1–14. doi: 10.3389/fpls.2021.612382
- Possinger AR, Byrne LB, Breen NE (2013) Effect of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) on soil-phosphorus availability and organic acids. *J Plant Nutr Soil Sci* 176: 16–18. doi: 10.1002/jpln.201200337
- Potente G, Léveillé-Bourret É, Yousefi N, Choudhury RR, Keller B, Diop SI, Duijsings D, Pirovano W, Lenhard M, Szövényi P, et al (2022) Comparative genomics elucidates the origin of a supergene controlling floral heteromorphism. *Mol Biol Evol* 39: msac035. doi: 10.1093/molbev/msac035.
- Raimondeau P, Ksouda S, Marande W, Fuchs AL, Gryta H, Theron A, Puyooou A, Dupin J, Cheptou PO, Vautrin S, et al (2024) A hemizygous supergene controls homomorphic and heteromorphic self-incompatibility systems in Oleaceae. *Curr Biol* 34: 1977–1986. doi: 10.1016/j.cub.2024.03.029
- Rangappa K, Rajkhowa D, Layek J, Das A, Saikia U, Mahanta K, Sarma A, Moirangthem P, Mishra V, Deshmukh N et al (2023) Year-round growth potential, moisture stress tolerance of buckwheat (*Fagopyrum esculentum* L.) under fragile hill ecosystems of the Eastern Himalayas (India). *Front Sustain Food Syst* 7: 1–15. doi: 10.3389/fsufs.2023.1190807
- Sakata K, Ohsawa R (2005) Effect of flooding stress on the seedling emergence and growth of common buckwheat. *Jpn J Crop Sci* 73: 135–143. doi: 10.1626/jcs.74.23
- Shang L, Gad K, Lenhard M (2025) Converging on long, short: The genetics, molecular biology, evolution of heterostyly. *Curr Opin Plant Biol* 85: 102731. doi: 10.1016/j.pbi.2025.102731
- Sharma KD, Boyes JW (1961) Modified incompatibility of buckwheat following irradiation. *Can J Bot* 39: 1241–6. doi: 10.1139/b61-108

- Shore JS, Hamam HJ, Chafe PDJ, Labonne JDJ, Henning PM, McCubbin AG (2019) The long, short of the S-locus in *Turnera* (Passifloraceae). *New Phytol* 224: 1316–1329. doi: 10.1111/nph.15970
- Slawinska J, Obendorf RL (2001) Buckwheat seed set in planta during in vitro inflorescence culture: evaluation of temperature and water deficit stress. *Seed Sci Res* 11: 223–233. doi: 10.1079/SSR200178
- Sugimoto H, Sato T (2000) Effects of excessive soil moisture at different growth stages on seed yield of summer buckwheat. *Jpn J Crop Sci* 69: 189–193. doi: 10.1626/jcs.69.189, 1349-0990 0011-1848
- Sugiyama M, Norizuki M, Kikuchi S, Yasui Y, Matsui K (2023) Development, chromosomal characterization of interspecific hybrids between common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*), a related perennial species (*F. cymosum*). *Breed Sci* 73: 230–236. doi: 10.1270/jsbbs.22063
- Suzuki T, Noda T, Morishita T, Ishiguro K, Otsuka S, Aii J, Nakano A, Katsu K, Matsui K, Takeshima R, et al (2023) Characterisation of starch properties, physical characteristics in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench.) mutant lacking accumulation of ‘granule-bound starch synthase a.’ *Plant Breed* 142:711–720. doi: 10.1111/pbr.13135
- Suzuki T, Noda T, Morishita T, Ishiguro K, Otsuka S, Brunori A (2020) Present status, future perspectives of breeding for buckwheat quality. *Breed Sci* 70: 48–66. doi: 10.1270/jsbbs.19018
- Svietlova N, Sytar O, Volkogon M, Storozhenko V, Kalinichenko O, Ganchurin V, Taran N (2017) Remodeling of the composition of the membrane’s lipids of buckwheat plants (*Fagopyrum esculentum* Moench) under conditions of phosphorus deficiency and seed bacterization with phosphate solubilizing microorganisms. *J Cent Eur Agric* 18:879–888. doi: 10.5513/JCEA01/18.4.1980
- Takeshima R, Nishio T, Komatsu S, Kurauchi N, Matsui K (2019) Identification of a gene encoding polygalacturonase expressed specifically in short styles in distylous common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Heredity* (Edinb) 123: 492–502. doi: 10.1038/s41437-019-0227-x
- Takeshima R, Ogiso-Tanaka E, Yasui Y, Matsui K (2021) Targeted amplicon sequencing and next-generation sequencing–based bulked segregant analysis identified genetic loci associated with preharvest sprouting tolerance in common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *BMC Plant Biol* 21: 1–13. doi: 10.1186/s12870-020-02790-w
- Takeshima R, Yabe S, Matsui K (2022) Genetic basis of maturity time is independent from that of flowering time, contributes to ecotype differentiation in common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *BMC Plant Biol* 22: 1–14. doi: 10.1186/s12870-022-03722-6
- Takeshima R, Murakami S, Fujiwara Y, Nakano K, Fuchiyama R, Hara T, Shima T, Koyama T (2023) Subsurface drainage and raised-bed planting reduce excess water stress and increase yield in common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). *Field Crops Res* 297: 108935. doi: 10.1016/j.fcr.2023.108935
- Taki H, Okabe K, Yamaura Y, Sueyoshi M, Makino S (2009) Contribution of small insects to pollination of common buckwheat, a distylous crop. *Ann Appl Biol* 155:121–129. doi: 10.1111/j.1744-7348.2009.00326.x

- 建部民雄 (1950): ソバの受精力に関する生理学的研究 (2), 花粉管の生長速度について, 育種研究4: 71~74.
- Tatebe T. (1956) Physiological researches on the fertility of the buckwheat. (V) Further studies on the behavior of pollen and pollen-tube. Jpn J Breed 6: 156–162. doi: 10.1270/jsbbs1951.6.156
- Tatebe T. (1958) Physiological researches on the fertility of buckwheat. (VI) On the mechanism of heterostylism. Jpn J Breed 8:149–154. doi: 10.1270/jsbbs1951.8.149
- Tsai CY (1974) The function of the waxy locus in starch synthesis in maize endosperm. Biochem Genet 11: 83–96. doi: 10.1007/BF00485766
- Wang H, Chen R, Iwashita T, Shen R, Ma J (2015) Physiological characterization of aluminum tolerance and accumulation in tartary, wild buckwheat. New Phytol 205: 273–279. doi: 10.1111/nph.13011
- Wu XQ, Li PX, Deng XF, Zhang DX (2015) Distyly and cryptic heteromorphic self-incompatibility in *Mussaenda macrophylla* (Rubiaceae). J Syst Evol 53: 166–178. doi: 10.1111/jse.12142
- Yabe S, Ohsawa R, Iwata H (2014) Genomic selection for the traits expressed after pollination in allogamous plants. Crop Sci 54: 1448–1457. doi: 10.2135/cropsci2013.05.0319
- Yabe S, Ohsawa R, Iwata H (2013) Potential of genomic selection for mass selection breeding in annual allogamous crops. Crop Sci 53: 95–105. doi: 10.2135/cropsci2012.03.0167
- Yabe S, Hara T, Ueno M, Enoki H, Kimura T, Nishimura S, Yasui Y, Ohsawa R, Iwata H (2018) Potential of genomic selection in mass selection breeding of an allogamous crop: an empirical study to increase yield of common buckwheat. Front Plant Sci 9: 276. doi: 10.3389/fpls.2018.00276
- Yang J, Xue H, Li Z, Zhang Y, Shi T, He X, Barrett SCH, Wang Q, Chen J (2023) Haplotype-resolved genome assembly provides insights into the evolution of S-locus supergene in distylous *Nymphoides indica*. New Phytol 240: 2058–2071. doi: 10.1111/nph.19264
- Yasui Y, Mori M, Aii J, Abe T, Matsumoto D, Sato S, Hayashi Y, Ohnishi O, Ota T (2012) *S-LOCUS EARLY FLOWERING 3* is exclusively present in the genomes of short-styled buckwheat plants that exhibit heteromorphic self-incompatibility. PLoS One 7: 1–9. doi: 10.1371/journal.pone.0031264
- Yasui Y, Mori M, Matsumoto D, Ohnishi O, Campbell CG, Ota T (2008) Construction of a BAC library for buckwheat genome research - An application to positional cloning of agriculturally valuable traits-. Genes Genet Syst 83: 393–401. doi: 10.1266/ggs.83.393
- Yasui Y, Wang Y, Ohnishi O, Campbell CG (2004) Amplified fragment length polymorphism linkage analysis of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) and its wild self-pollinated relative *Fagopyrum homotropicum*. Genome 47: 345–351. doi: 10.1139/g03-126
- Yasui Y, Hirakawa H, Ueno M, Matsui K, Katsube-Tanaka T, Yang SJ, Aii J, Sato S, Mori M (2016) Assembly of the draft genome of buckwheat and its applications in identifying agronomically useful genes. DNA Res 23: 215–224. doi: 10.1093/dnares/dsw012
- Yoshimoto Y, Egashira T, Hanashiro I, Ohinata H, Takase Y, Takeda Y (2004) Molecular structure and some physicochemical properties of buckwheat starches. Cereal Chem 81: 515–520. doi: 10.1094/CCHEM.2004.81.4.515

- Zhao Z, Zhang Y, Shi M, Liu Z, Xu Y, Luo Z, Yuan S, Tu T, Sun Z, Zhang D, et al (2023) Genomic evidence supports the genetic convergence of a supergene controlling the distylous floral syndrome. *New Phytol* 237: 601–614. doi: 10.1111/nph.18540
- Zhou M, Kreft I, Suvorova G, Chrungoo N, Wieslander G, editors (2018) *Buckwheat Germplasm in the World*. London: Elsevier. doi: 10.1016/C2016-0-00602-2
- Zhou M, Kreft I, Woo SH, Chrungoo N, Wieslander G, editors (2016) *Molecular Breeding, Nutritional Aspects of Buckwheat*. London: Elsevier. doi: 10.1016/C2015-0-00352-5
- Zhu YG, He YQ, Smith SE, Smith FA (2002) Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) has high capacity to take up phosphorus (P) from a calcium (Ca)-bound source. *Plant Soil* 239: 1–8. doi: 10.1023/A:1014958029905