

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ГОМОСТИЛИИ ЦВЕТКА ДВУХ ЛИНИЙ АВТОГАМНОГО ВИДА *FAGOPYRUM HOMOTROPICUM* OHNISHI

Н.Н. ФЕСЕНКО, кандидат биологических наук

И.Н. ФЕСЕНКО, доктор биологических наук, ORCID ID 0000-0002-3612-422x

ФГБНУ ФНЦ ЗЕРНОБОБОВЫХ И КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР

E-mail: ivanfesenko@rambler.ru

Посредством межвидовой гибридизации изучена генетическая структура репродуктивной системы *Fagopyrum homotropicum* Ohnishi в общей генетической системе с *F. esculentum* Moench. Гомостилия цветка двух морфологически различных образцов (С9139 и С9606) *F. homotropicum* определяется супергеном S4 (группа сцепления № 4), гипостатичным по отношению к доминантному аллелю супергена гетеростилии S (группа сцепления № 1) и эпистатичным по отношению к рецессивному аллелю s *F. esculentum* Moench. Ген S4 тесно сцеплен с геном SHT (облигатное опадение семян). S4 обоих образцов включает в себя доминантный аллель субгена A (длинные тычинки) и рецессивный аллель субгена G (длинный пестик). По субгену P, определяющему изменчивость размера пыльцы выявлен мультиаллелизм: помимо аллелей P (крупная пыльца) и p (мелкая пыльца) обнаружен аллель P_{С9139}, определяющий промежуточный размер пыльцы линии С9139 *F. homotropicum*. Транслокация фрагмента генома, включающего S-локус, в другую хромосому, возникшая в процессе формирования вида *F. homotropicum*, могла иметь определенное значение для формирования устойчивости к продолжительному инбридингу. Поскольку S-локус функциональной системы самонесовместимости всегда находится в гетерозиготном состоянии, сцепленные с ним фрагменты генома могут подвергаться отбору на комбинационную способность. Даже если это не универсальное явление, транслокация любого фрагмента может создать ситуацию, когда этот фрагмент будет представлен двумя копиями. И если эти копии немного различаются, будут возникать предпосылки для повышения устойчивости таких генотипов к инбредной депрессии.

Ключевые слова: гречиха, S-локус, множественный аллелизм, гетеростилия, гомостилия.

Для цитирования: Фесенко Н.Н., Фесенко И.Н. Генетический контроль гомостилии цветка двух линий автогамного вида *Fagopyrum homotropicum* Ohnishi. Зернобобовые и крупяные культуры. 2022; 3(43):50-56. DOI: 10.24412/2309-348X-2022-3-50-56

GENETIC CONTROL OF FLOWER HOMOSTYLY OF TWO ACCESSIONS OF THE AUTOGAMOUS SPECIES *FAGOPYRUM HOMOTROPICUM* OHNISHI

N.N. Fesenko, I.N. Fesenko

FSBSI «FEDERAL SCIENTIFIC CENTER OF LEGUMES AND GROAT CROPS»

Abstract: Using interspecific hybridization the genetic structure of the reproductive system of *Fagopyrum homotropicum* Ohnishi has been studied as a part of a common genetic system with *F. esculentum* Moench. Flower homostyly of two morphologically different accessions (C9139 and C9606) of *F. homotropicum* is determined by single “switch” gene S4 (linkage group #4), which is hypostatic to dominant allele of the heterostyly supergene S (linkage group #1) and epistatic to recessive allele s of *F. esculentum* Moench. S4 gene is tightly linked to SHT gene (seed shattering

habit). S4 of both samples includes the dominant allele of subgene A (long stamens) and the recessive allele of subgene G (long pistil). The P subgene determining pollen size variability was found to be multiallelic: in addition to the P (large pollen) and p (small pollen) alleles, the PC9139 allele was found, which determines the intermediate pollen size of the C9139 accession of F. homotropicum. The translocation of the genome fragment, including the S locus, into another chromosome, which arose during the formation of F. homotropicum, could have a certain significance for the formation of resistance to long-termed inbreeding. Since the S-locus of a functional self-incompatibility system is always heterozygous, genome fragments linked to it can be subjected to selection for combination ability. Even if it is not an universal phenomenon, the translocation of any genome fragment can create a situation where this fragment will be represented by two copies. And if these copies are different, there will be preadaptation for increasing the resistance of such genotypes to inbreeding depression.

Keywords: buckwheat, S-locus, multiallelism, heterostyly, homostyly.

Введение

Fagopyrum homotropicum Ohnishi – самосовместимый вид, произрастающий в Южном Китае [1]. В настоящее время известно несколько форм, объединяемых под этим видовым названием в основном по двум признакам: гомостилия цветка, определяющая самосовместимость и морфологическое сходство с диким подвидом гречихи обыкновенной *F. esculentum* ssp. *ancestrale* [2]. Эти формы различаются уровнем ploидности ($2n=16$ или 32), размером цветка и степенью репродуктивной изоляции от *F. esculentum* [3; 4]. Их эволюционный и таксономический статус уточняется, возможно, некоторые из них являются самостоятельными видами.

Перекрестное опыление в роде *Fagopyrum* Mill. связано с диморфной гетеростилией. Гетеростильный синдром включает альтернативы по длине столбика, длине тычинок и размеру пыльца. Короткостолбчатый тип цветка (короткий пестик, длинные тычинки, крупная пыльца) определяется доминантным аллелем локуса гетеростилии (*S*). Растения с длинностолбчатыми цветками (длинный пестик, короткие тычинки, мелкая пыльца) – рецессивные гомозиготы *ss*. Впервые было выяснено на *Primula* L. [5] и подтверждено на *F. esculentum* [6], что *S*-локус у гетеростильных видов является супергеном, включающим не менее трех тесно сцепленных диаллельных субгенов, контролирующих длину пестика (*G*), длину тычинок (*A*) и размер пыльца (*P*). Мутации субгенов в пределах доминантного супераллеля *GPA* приводят к появлению aberrантных форм цветка, иногда гомостильных и самофертильных [6].

Было показано, что гомостилия цветка одного из образцов *F. homotropicum* определяется одним геном и ведет себя как доминантный признак по отношению к длинностолбчатости *F. esculentum*: расщепление в F_2 соответствуют соотношению 3 гомостилия : 1 длинностолбчатость [7]. Позже с помощью рекомбинационного теста показано, что ген гомостилии образца C9139 *F. homotropicum* неаллелен локусу гетеростилии *F. esculentum*: в F_2 и потомстве анализирующего скрещивания короткостолбчатых гибридов F_1 (*F. esculentum* × C9139) в дополнение к ожидаемым короткостолбчатым и гомостильным растениям появился третий фенотипический класс – длинностолбчатость. Также было показано тесное сцепление локуса гомостилии с доминантным геном *SHT* (SHATTERING) *F. homotropicum*. Локус гетеростилии дикой гречихи обыкновенной *F. esculentum* ssp. *ancestrale* Ohnishi оказался аллельным локусу гетеростилии возделываемого *F. esculentum*, и не был сцеплен с геном *SHT* [8].

Сравнение двух образцов *F. homotropicum* (C9139 и C9606) показывает существенные различия между ними по размеру цветка, размеру пыльца и совместимости в межвидовых скрещиваниях [3]. Образец C9139 выглядел как вид, репродуктивно изолированный от *F. esculentum* в естественных условиях: изоляция может быть преодолена в эксперименте. Образец C9606 формирует крупные цветки, совместим в качестве опылителя с

длинностолбчатыми растениями *F. esculentum* и абсолютно несовместим с короткостолбчатыми [3].

Целью данной работы являлось дальнейшее изучение доминантных генов диких видов, включая проверку их аллелизма и картирование.

Материал и методика исследований

Растительный материал

F. homotropicum: образцы С9139 (с мелкими цветками) и С9606 (с крупными цветками), оба с опадающими семенами;

F. esculentum: гетеростильные сорта и линии с неоппадающими семенами, созданные в ФНЦ ЗБК: сорта Скороспелая 86 (индетерминантный тип роста) и Дождик (детерминантный тип роста); мутантная форма с узкими листьями, гомозиготная по рецессиву *wl(nr1)* - маркер группы сцепления № 4 [9].

Межвидовые гибриды F₁ (*F. esculentum* × С9139), гомостильные и короткостолбчатые; гомостильные гибриды F₁ (*F. esculentum* × С9606).

Методика

Скрещивания проведены в помещении, свободном от насекомых-опылителей. Анализ расщеплений проведен в полевых условиях. Пыльца измерена с помощью микроскопа, объем пыльцевого зерна рассчитан по формуле эллипсоида вращения $V=(\pi d^2 D)/6$, где d - короткий и D - длинный диаметры эллипса.

Обозначения типов цветка

К - короткостолбчатость

Д - длинностолбчатость

Г - гомостилия (длинный пестик и длинные тычинки)

Результаты

Гомостилия С9606 определяется геном, аллельным гену гомостилии С9139.

Наследование гомостилии С9606 в скрещивании с длинностолбчатой формой *F. esculentum*.

Гомостилия линии С9606 контролируется моногенно: расщепление в F₂ гомостильного межвидового гибрида *F. esculentum* × С9606 соответствовало 3:1, расщепление в популяции BC₁F₁ (*F. esculentum* × С9606) соответствовало 1:1 (табл. 1).

Таблица 1

Расщепление по типу цветка в F₂ и BC₁F₁ гомостильных гибридов

F. esculentum × С9606 *F. homotropicum*

Гибриды	Тип цветка		Ожидаемое соотношение	χ^2	Р
	Г	Д			
BC ₁ F ₁	78	86	1:1	0,39	0,53
F ₂	512	169	3:1	0,01	0,91

Сцепление гена гомостилии образца С9606 с локусом *SHT*.

Все сорта гречихи обыкновенной, созданные в Орловской области, несут одну рецессивную мутацию (*sht*), определяющую устойчивость к опадению семян. Дикие формы гречихи несут доминантный аллель *SHT*, определяющий облигатное опадение семян по разделительному слою. Ранее было установлено, что доминантный аллель *SHT* сцеплен с геном, определяющим гомостилию цветка образца С9139 of *F. homotropicum* [8]. Такие же результаты получены в экспериментах с образцом С9606 (см. табл. 1 и подробности ниже).

Все гомостильные гибриды F₂ (*F. esculentum* × С9606) формировали функциональный разделительный слой на плодоножке, все длинностолбчатые растения были устойчивы к опадению. Среди гибридов BC₁F₁ (*F. esculentum*, Д × Г, F₁) наблюдалось следующее расщепление: 78 растений с гомостильными цветками (75 опадающих : 3 устойчивых к опадению) и 86 растений с длинностолбчатыми цветками (1 опадающее : 85 устойчивых к опадению). Таким образом, частота рекомбинации между этими генами составила от 0 до 2,4%.

Гибриды между С9139 и С9606 не расщепляются по типу цветка и опадению семян.

Гибриды F₁ между образцами С9139 и С9606 ожидаемо были гомостильными с опадающими семенами и, в отличие от линии С9139, были эффективными опылителями для длинностолбчатой формы *F. esculentum*. В комбинации *F. esculentum*, Д × F₁ (С9139 × С9606) получен 61 гибрид, все гомостильные и опадающие. Таким образом, локусы, определяющие гомостилию цветка и развитие функционального разделительного слоя у С9139 и С9606, идентичны.

Ген *SHT F. esculentum* сцеплен с локусом *NR1 (WL)* (группа сцепления № 4).

Узколистная (рецессивная гомозигота по *NR1*) устойчивая к опадению (рецессивная гомозигота по *SHT*) линия скрещена с образцом С9015 с нормальными листьями и опадающими семенами. Скрещивание рецессивной гомозиготы по обоим генам с гибридом F₁ дало следующие результаты: 38 растений с опадающими семенами (соотношение по фенотипу листа 36 нормальных : 2 узких) и 42 устойчивых к опадению растения (4 с нормальными листьями : 38 узколистных). Таким образом, расстояние между этими локусами составляет 7,5% рекомбинации.

Поскольку *S*-ген, определяющий гомостилию цветка *F. homotropicum*, сцеплен с локусом *SHT*, он также относится к группе сцепления №4, и может быть обозначен *S4*.

Анализ расщеплений в потомстве короткостолбчатых межвидовых гибридов *F. esculentum* × С9139.

Прямые данные о том, что гомостилия *F. homotropicum* и гетеростилия *F. esculentum* определяются разными локусами, были получены при сегрегационном анализе потомства F₂ короткостолбчатых межвидовых гибридов *F. esculentum* × С9139: помимо ожидаемых короткостолбчатых и гомостильных растений наблюдался третий фенотипический класс – длинностолбчатые растения (табл. 2).

Таблица 2

Анализ потомств F₂ и BC₁ короткостолбчатых гибридов F₁ (*F. esculentum* (F.e.) × С9139 *F. homotropicum*)

Hybrid generation	Тип цветка			Ожидаемое соотношение	χ ²	P	Число генов
	К	Г	Д				
F ₂	136	24	5	12:3:1	5,51	0,05	2
BC ₁ (F.e., pin × F ₁)	63	21	30	2:1:1	2,68	0,25	2

Поскольку короткостолбчатый межвидовой гибрид, несущий доминантный аллель локуса гетеростилии *F. esculentum*, не мог одновременно нести рецессивный аллель того же локуса от одного и того же родителя, рецессивный аллель *s* может происходить здесь только от *F. homotropicum*.

Тип взаимодействия двух локусов объясняет различия в количестве генов, выявленные при анализе потомства, с одной стороны, гомостильных, а с другой - короткостолбчатых межвидовых гибридов. Потомство F₂ гомостильных гибридов сегрегирует только по локусу *S4* и показывает соотношение 3:1. Гетеростильный локус здесь представлен рецессивной гомозиготой *ss*. В потомстве F₂ короткостолбчатых гибридов наблюдается расщепление по двум локусам: кроме расщепления по локусу *S4* (гомостилия) здесь присутствует расщепление по локусу *S* (гетеростилия). Функциональный аллель локуса *S4* в геноме *F. esculentum* отсутствует.

Мультиаллелизм по субгену *P*, определяющему размер пыльцы.

Линии С9139 и С9606 *F. homotropicum* отличаются размером пыльцы. Размер (объем) пыльцы С9606 немного уступает таковому короткостолбчатой формы *F. esculentum*; пыльца С9139 значительно мельче (табл. 3).

Также линии различаются по размеру цветков. По этому признаку среди гибридов F₂ наблюдается полигенное расщепление [10]. Количественное изменение всех частей цветка могло быть обусловлено только накоплением полимерных генов. Однако наследование

размера пыльца гибридами F₁ (*F. esculentum* × C9139 *F. homotropicum*) не вполне соответствует этой схеме.

Таблица 3

Размер пыльца (объем) родительских видов и гибридов F₁, мкм³ × 10³

Вид, гибрид	Тип цветка	Размер пыльца
<i>F. esculentum</i>	К	52,2±1,0
<i>F. esculentum</i>	Д	21,7±0,6
<i>F. homotropicum</i> , C9139	Г	27,2±0,8
F ₁ (<i>F. esculentum</i> × C9139)	К	44,7±0,8
F ₁ (<i>F. esculentum</i> × C9139)	Г	34,3±1,1
<i>F. homotropicum</i> , C9606	Г	48,0±0,6
F ₁ (<i>F. esculentum</i> × C9606)	Г	57,9±0,9

Если оба доминантных гена (*S* от *F. esculentum* и *S4* от линии C9139 *F. homotropicum*) содержат один и тот же доминантный аллель субгена *P*, гомостильные и короткостолбчатые гибриды F₁ (*F. esculentum* × C9139) должны формировать пыльцу одинакового размера. Однако пыльца короткостолбчатых гибридов крупнее пыльцы гомостильных (табл. 3).

Таким образом, аллель субгена *P*, определяющий размер пыльцы линии C9139 *F. homotropicum*, отличается как от доминантного, так и от рецессивного аллелей этого субгена у *F. esculentum*. Он был обозначен как *P*_{C9139}. Количественный эффект замены *P* на *P*_{C9139} можно рассчитать как разность объемов пыльцы короткостолбчатых и гомостильных гибридов F₁ (44,7 – 34,3 = 10,4 мкм³ × 10³). Эффект полимерных генов в контроле изменчивости признака эквивалентен фенотипическому различию между растениями, несущими одинаковые аллели основных локусов. Его можно измерить как разность между короткостолбчатыми растениями *F. esculentum* и короткостолбчатыми гибридами F₁ (*F. esculentum* × C9139 *F. homotropicum*) (52,2 – 44,7 = 7,5 мкм³ × 10³), или между гомостильными гибридами F₁ (*F. esculentum* × C9139 *F. homotropicum*) и гомостильными растениями образца C9139 (34,3 – 27,2=7,1 мкм³ × 10³). Линия C9606 несет доминантный аллель *P* (крупная пыльца) в составе супергена *S4*.

Обсуждение

Открытие самоопыляющегося вида *F. homotropicum*, близкородственного *F. esculentum* [1], породило надежду создать самоопыляющиеся коммерческие сорта гречихи на основе гибридов этих видов, которые вполне жизнеспособны и фертильны в F₁. Ранее для этой цели пытались использовать самофертильные мутации *F. esculentum* (устные сообщения ряда исследователей). Ближе других к этой цели были Ф.Е. Замяткин (1971) и В.И. Коваленко и др. (1980), которые формировали гомостильные популяции из наиболее адаптированных к самоопылению гомостильных линий. Однако эта работа не получила логического завершения в виде районированных сортов, занимающих заметные площади. Причиной этому явилась высокая степень инбредной депрессии, которую демонстрируют при самоопылении возделываемые сорта гречихи обыкновенной. Об этом свидетельствует и опыт нашей работы в этом направлении. Механизм гетеростилии, обеспечивающий облигатное перекрестное опыление, работает здесь достаточно эффективно, а урожай семян с поля перемешивается при уборке, что обеспечивает ситуацию, близкую к панмиксии. Поэтому за многие десятки поколений сорта гречихи успели накопить изрядный внутривидовой запас рецессивных генов (в том числе неблагоприятных), которые немедленно проявляются после однократного самоопыления.

Иная ситуация в горах Китая, где сохранились популяции дикой гречихи, самосев которых обеспечивается механизмом облигатного опадения созревших плодов. Здесь у новых всходов повышенные сложности с закреплением и выживанием на каменистых склонах, но по этой же причине почти отсутствует межвидовая и внутривидовая

конкуренция. Все выжившие растения демонстрируют альпийский (горный) тип роста, когда надземная часть всходов сначала растет медленно, чтобы растение могло за это время успеть сформировать достаточную корневую систему для закрепления на камнях. Семена, опавшие с одного растения, дают всходы в непосредственной близости друг от друга, за счет чего создается перманентная ситуация "сестринских" скрещиваний. Хотя это более "мягкий" вариант инбридинга, чем самоопыление, такая популяция достаточно эффективно избавляется от рецессивных мутаций с нежелательными эффектами. Кроме того, происходит естественный отбор на устойчивость к инбредной депрессии, то есть преадаптация к возможному переходу к самоопылению в случае появления самофертильной (гомостильной) мутации.

В процессе формирования вида *F. homotropicum* имела место транслокация фрагмента генома, включающего *S*-локус, в другую хромосому. Поскольку *S*-локус функциональной системы самонесовместимости всегда находится в гетерозиготном состоянии, сцепленные с ним фрагменты генома могут подвергаться отбору на комбинационную способность [11]. Даже если это не универсальное явление, транслокация любого фрагмента может создать ситуацию, когда этот фрагмент будет представлен двумя копиями. И если эти копии немного различаются, будут возникать предпосылки для повышения устойчивости таких генотипов к продолжительному инбридингу. Возможно, такая транслокация имела определенное значения для формирования автогамного вида *F. homotropicum*. Однако этого оказалось недостаточно, чтобы самофертильная гречиха смогла спуститься с гор на равнины, где намного выше конкуренция и биологические стрессы (инфекции, вредители), и для выживания необходим гетерозис, как правило, связанный с перекрестным опылением.

Выводы

Гомостилия цветка двух морфологически различных образцов автогамного вида *F. homotropicum* контролируется одним супергеном, локализованным в четвертой группе сцепления, что, вероятно, является результатом транслокации *S*-локуса в другую хромосому, поскольку локус гетеростилии *F. esculentum* относится к первой группе сцепления. Аллели этого супергена различаются. Каждый из них включает рецессивный аллель субгена *G* и доминантный аллель субгена *A*. Образец С9606 несет доминантный аллель *P*, образец С9139 – аллель *P_{С9139}*, отличающийся от обоих ранее известных вариантов этого субгена и определяющий промежуточный размер пыльцевых зерен. Автогамный вид *F. homotropicum* возник в горных районах Китая, то есть в условиях минимальной конкуренции и заметно сниженного биогенного стресса (болезни). Устойчивость к инбредной депрессии формировалась за счет скрещиваний в пределах популяций, имеющих достаточно узкую генетическую основу. В этих условиях мутации, делающие возможным эффективное самоопыление, имеют высокие шансы закрепиться и фактически привести к возникновению нового вида. Однако самофертильная гречиха не смогла спуститься с гор на равнины, где намного выше конкуренция и биологические стрессы, и для выживания необходим гетерозис, как правило связанный с перекрестным опылением.

Литература

1. Ohnishi, O. Discovery of new *Fagopyrum* species and its implication for the studies of evolution of *Fagopyrum* and of the origin of cultivated buckwheat // Proc. 6th Intl. Symp. Buckwheat at Ina. - 1995. - P. 175-190.
2. Ohnishi O., Asano N. Genetic diversity of *Fagopyrum homotropicum*, a wild species related to common buckwheat // Genetic Resources and Crop Evolution. – 1999. – V.46. – P. 389-398.
3. Fesenko I.N., Fesenko N.N., Ohnishi O. Compatibility and congruity of interspecific crosses in *Fagopyrum* // Proc. 8th Intl. Symp. Buckwheat at Chunchon. - 2001. - V.1. - P. 404-410.
4. Wang, Y., Scarth R., Campbell C. Comparison between diploid and tetraploid forms of *Fagopyrum homotropicum* in intraspecific and interspecific crossability and cytological characteristics // *Fagopyrum*. - 2002. -V.19. - P.23-29.
5. Ernst A. Heterostylie-Forschung Versuche zur genetischen Analyse eine organisatins und "Anpassung" merkmale // Zeitschrift fur induktive abstammungs- und vererbungslehre. Leipzig. - 1936. - B.71. - No.8. - P. 156-230.
6. Fesenko N.N. The system of buckwheat reproduction: three types of flower homostyly inheritance // Proc. 4th Intl. Symp. Buckwheat at Orel. - 1989. - V.1. - P. 193-201.
7. Campbell C. Interspecific hybridization in the genus *Fagopyrum* // Proc. 6th Intl. Symp. Buckwheat at Ina. -1995. - V.1. -P. 255-263.

8. Fesenko N.N., Fesenko A.N., Ohnishi O. Some genetic peculiarities of reproductive system of wild relatives of common buckwheat *Fagopyrum esculentum* // Proc. 7th Intl. Symp. Buckwheat at Winnipeg. -1998. - Part 6. - P. 32-35.
9. Ohnishi O. Analyses of genetic variants in common buckwheat, *Fagopyrum esculentum* Moench: A review // *Fagopyrum*. - 1990. - V.10. - P. 12-22.
10. Fesenko I.N., Fesenko A.N. Genetic basis of interspecific diversity of floral display size between cultivated outcrosser *Fagopyrum esculentum* Moench. and wild selfer *F. homotropicum* Ohnishi // *Fagopyrum*. - 2011. - V.28. - P.17-21.
11. Stone J. Sheltered load associated with *S*-alleles in *Solanum carolinense* // *Heredity*. - 2004. - V.92. - P. 335-342. doi.org/10.1038/sj.hdy.6800425

References

1. Ohnishi O. Discovery of new *Fagopyrum* species and its implication for the studies of evolution of *Fagopyrum* and of the origin of cultivated buckwheat. *Proc. 6th Intl. Symp. Buckwheat at Ina*, 1995, pp. 175-190.
2. Ohnishi O., Asano N. Genetic diversity of *Fagopyrum homotropicum*, a wild species related to common buckwheat. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1999, V.46, pp. 389-398.
3. Fesenko I.N., Fesenko N.N., Ohnishi O. Compatibility and congruity of interspecific crosses in *Fagopyrum*. *Proc. 8th Intl. Symp. Buckwheat at Chunchon*, 2001, V.1, pp. 404-410.
4. Wang, Y., Scarth R., Campbell C. Comparison between diploid and tetraploid forms of *Fagopyrum homotropicum* in intraspecific and interspecific crossability and cytological characteristics. *Fagopyrum*, 2002, V.19, pp. 23-29.
5. Ernst A. Heterostylie-Forschung Versuche zur genetischen Analyse eine organisatins und “Anpassung” merkmals. *Zeitschrift fur induktive abstammungs- und vererbungslehre. Leipzig*, 1936, B.71, No.8, pp. 156-230.
6. Fesenko N.N. The system of buckwheat reproduction: three types of flower homostyly inheritance. *Proc. 4th Intl. Symp. Buckwheat at Orel*, 1989, V.1, pp. 193-201.
7. Campbell C. Interspecific hybridization in the genus *Fagopyrum*. *Proc. 6th Intl. Symp. Buckwheat at Ina*, 1995, V.1, pp. 255-263.
8. Fesenko N.N., Fesenko A.N., Ohnishi O. Some genetic peculiarities of reproductive system of wild relatives of common buckwheat *Fagopyrum esculentum*. *Proc. 7th Intl. Symp. Buckwheat at Winnipeg*, 1998, Part 6, pp. 32-35.
9. Ohnishi O. Analyses of genetic variants in common buckwheat, *Fagopyrum esculentum* Moench: A review. *Fagopyrum*, 1990, V.10, pp. 12-22.
10. Fesenko I.N., Fesenko A.N. Genetic basis of interspecific diversity of floral display size between cultivated outcrosser *Fagopyrum esculentum* Moench. and wild selfer *F. homotropicum* Ohnishi. *Fagopyrum*, 2011, V.28, pp.17-21.
11. Stone J. Sheltered load associated with *S*-alleles in *Solanum carolinense*. *Heredity*, 2004, V.92, pp. 335-342. doi.org/10.1038/sj.hdy.6800425.