特集記事

作物における葉の形態形成および juvenile-adult 相転換に関する分子育種学的研究

吉川貴徳

京都大学大学院農学研究科, 京都市左京区北白川追分町, 〒606-8502

The molecular-breeding study of leaf morphogenesis and juvenile-adult phase transition in crops

Takanori Yoshikawa

Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606-8502, Japan

キーワード

イネ, ダイズ, オオムギ, 葉, 形態形成, 変異体, 生育相転換

1. はじめに

植物において葉は主要な光合成器官であり, 葉の形態や角度, 葉序は光の利用効率に著しく影響する (Falster and Westoby 2003). 植物の生育に必要な炭水化物の大部分は光合成に由来するため, 光の利用効率を高めることは農作物の多収化において必要不可欠であり, 葉の形態形成を制御する遺伝的メカニズムに関する多くの研究が行われてきた.

葉は茎頂分裂組織 (SAM) の側方において発生した後, 基部–頂部, 向軸–背軸, 中央–側方の3軸が形成され, これらの軸に沿った発生および発達により, 複雑な器官を正確に形成することを可能にしている (Scarpella *et al.* 2010, Moon and Hake 2011). このうち, 基部–頂部および向軸–背軸の形成に関しては多くの研究が行われており, これらの軸を規定する種々の分子が同定されているのに対し, 中央–側方軸の形成に関しては知見が限られている. そこで, 筆者らはイネやオオムギの細葉変異体の解析を通じて中央–側方軸に沿った発生・発達機構の解明に取り組んできた (Yoshikawa *et al.* 2013a, 2014, 2016).

また, 高等植物では栄養成長期において juvenile phase から adult phase へと生育相の移行に伴い, 葉を含む様々な器官が成熟し, 形態が変化する. 生育相の転換に関してはモデル植物であるシロイヌナズナやイネを用いて多くの研究が行われており, 生育相の進行とともに葉身サイズおよび縦横比が増大し, 葉の形態は細長くなること

が知られている (Poethig 1990, Kerstetter and Poethig 1998, Itoh *et al.* 2005). 数多くのイネ品種を扱う中で, 筆者らは *indica* 品種の初生葉は *japonica* 品種と比較してより大きくて成熟した葉を着生することに着目し, *japonica* 品種と *indica* 品種間における生育相転換期の遺伝的制御機構の解明に取り組んできた. さらに, 生育相転換が未調査であった我が国の主要作物であるダイズに関しても相転換により葉の形態が大きく変化することを明らかにした (Yoshikawa *et al.* 2013b).

本稿では, これまで筆者らが取り組んできた細葉変異体および生育相転換の解析について紹介する.

2. 細葉変異体の解析

イネ品種「台中 65 号」の N-Methyl-N-nitrosourea (MNU) 処理後代より同定された *slender leaf 1* (*sle1*) 変異体は葉身幅が著しく減少した細葉変異体であり, 細葉以外にも巻葉, 濃緑色, 矮性などの特徴が認められる. 葉身幅は野生型の約 60% に減少している一方, 葉身長においては約 80% の減少にとどまり, 幅方向と長さ方向で減少程度が異なっていた. 細葉表現型の原因を解明するため, 葉身の表皮細胞を可視化して細胞の大きさを定量した結果, 横幅については野生型と同等であった一方, 細胞の長さは約 20% 増加していた. そこで葉身の幅方向および長さ方向の細胞数を算出したところ, 両方向ともに細胞数が野生型の 60% 程度に減少していることが明らかになった. 植物では細胞のサイズを増大することで細胞数の減少を補償する作用が報告されている (Horiguchi and Tsukaya 2011). *sle1* では葉身の長さ方向において明確な補償効果が認められたものの, 幅方向には補償効果が認められなかったことから, 補償効果には一定の指向性が

あると考えられる。したがって、*sle1* の細葉表現型は細胞数の減少と不均一な補償効果の相乗効果に起因すると考えられた。

葉原基の発生過程を調査するため、*sle1* 変異体の第3葉の発生をイネの葉の発生ステージ P1~P6 のうち P2~P5 ステージにかけて野生型と比較した結果、特に P2~P3 にかけての未熟な葉原基における細胞数の増加が野生型より劣ることが明らかとなった。そこで同ステージの葉原基を用いて細胞周期の S 期特異的に発現する histone *H4* の *in situ* hybridization を行った結果、発現シグナルは野生型より減少し、細胞分裂活性が低いことが示唆された。この結果はリアルタイム RT-PCR による histone *H4* の発現解析によっても支持された。これらの結果から、*SLE1* 遺伝子は細胞分裂活性の維持に主要な役割を担うことが推察された。

原因遺伝子を同定するためマップベースクローニングを行った結果、*SLE1* は cellulose synthase-like D4 (*OsCSLD4*) をコードしていることが明らかになった。Cellulose synthase (CesA) は N 末端に zinc finger ドメインを有し、8 個の膜貫通ドメインと保存性の高い触媒ドメインを中央に有する (Taylor 2008)。このような CesA と類似した構造を有する *CesA-like* (*CSL*) 遺伝子は巨大なファミリーを構築しており、配列の相同性から 9 サブファミリー (*CSLA-H, J*) に分類されている。CesA 同様

の膜貫通ドメインや触媒ドメインを有することから CSL も何らかの β グルカン生合成に関与すると考えられるが、N 末端の zinc finger ドメインが欠失していることから cellulose のような巨大分子ではなく、主に hemicellulose の合成に関与すると考えられている (Richmond and Somerville 2000)。これらサブファミリーは植物種特異的なものもある一方、*CSLD* サブファミリーはこれまで調べられた全ての陸上植物において高く保存されていることから、最も古い *CSL* ファミリーのひとつであり、植物において普遍的な機能を担うと考えられている。配列の相同性から *CSLD* サブファミリーはさらに 3 クレードに分けることができ (図 1)、これらの分類は変異体の表現型の分類と一致する (Hunter *et al.* 2012)。AtCSLD1 や AtCSLD4 が含まれるクレード 1 は花粉特異的に発現し、それらの変異は花粉管の伸長不良を引き起こす (Bernal *et al.* 2008)。AtCSLD3 や OsCSLD1 が含まれるクレード 2 は根において強く発現し、それらの変異は根毛の発達不良を引き起こす (Favery *et al.* 2001, Kim *et al.* 2007)。これら 2 つのクレードはいずれも花粉管や根毛などの “tip growth” に関与する一方、クレード 3 に属する *CSLD* 遺伝子の変異体は植物体全体が縮小することから、他の 2 クレードとは異なる機能を担うことが示唆される (Bernal *et al.* 2007, Li *et al.* 2009, Hu *et al.* 2010, Wu *et al.* 2010, Hunter *et al.* 2012, Yoshikawa and Taketa 2017)。SLE1 が

図 1. イネ (Os), トウモロコシ (Zm), オオムギ (Hv), ソルガム (Sb), ブラキポディウム (Bd), シロイヌナズナ (At) における *CSLD* 関連遺伝子の系統樹。

コードする *OsCSLD4* はこのクレード 3 に属しており、その発現パターンも未調査であったことから *in situ* hybridization による発現解析を行った。その結果、*SLE1/OsCSLD4* は茎頂や根端などの細胞分裂活性の高い組織において細胞周期の M 期特異的に発現しており、組織特異性は認められなかった。以上の結果から、*SLE1* 遺伝子は M 期特異的に生合成される β グルカンの合成に関与しており、正常な細胞分裂活性の維持に重要な役割を担うと考えられた。

このようなイネ研究を通じて得られた知見を活用すべく、オオムギ細葉変異体 *narrow leafed dwarf 1* (*nld1*) の解析に取り組んだ。*nld1* も *sle1* 同様に細葉かつ矮性の表現型を呈し、葉身長は野生型と大差ない一方、葉身幅が 60% 程度に減少していた。表皮細胞の幅は野生型と同程度であったことから、細葉表現型は細胞数の減少によるものと考えられた。そこで、茎頂の横断切片を用いて P1～P4 ステージの葉原基幅を比較したところ、P1 ステージからすでに葉原基幅が野生型の 80% 程度に減少していた。*sle1* 変異体において明確な葉原基幅の減少が認められるのが P3 ステージ以降であることを鑑みると、*nld1* では *sle1* より早い段階から細葉表現型を呈しており、*NLD1* 遺伝子は葉原基の発生に関与すると推察された。

nld1 の葉は細葉以外にも葉耳が著しく欠損する特徴を有していた。葉耳はラミナジョイントの側方末端に形成される器官であることから、葉耳の欠損や葉身幅の減少は共通して側方領域の欠失を示唆するものと考えられる。そこで葉縁構造を詳細に比較したところ、*nld1* では葉縁特異的な鋸歯および厚壁組織が欠失していることが明らかになり、葉縁における横走維管束の形成異常なども認められた。同様の側方領域の欠失や異常は生殖器官においても認められ、外穎および内穎末端の欠失により内側の穎果が高頻度で露出していた。以上の結果から、*NLD1* は栄養および生殖側生器官の側方領域の発生や発達に主要な役割を担うと考えられた。

先行研究により *NLD1* は 5H 染色体上にマッピングさ

れており (Hayashi *et al.* 1983, Takahashi *et al.* 1972), さらなるファインマッピングの結果、*NLD1* は WUSCHEL-RELATED HOMEODOMAIN (WOX) をコードすることが明らかになった。*WOX* 遺伝子は配列の相同性から 3 クレードに分類され、これらの分類は遺伝子が誕生した時代と一致すると考えられる (van der Graaff *et al.* 2009)。最も古いと考えられる ancient clade には緑藻やヒメツリガネゴケの *WOX* 遺伝子が含まれ、その次に誕生したと考えられる intermediate clade には顕花植物以外にもヒカゲノカズラ植物である *Selaginella moellendorffii* などが含まれている。最も新しい WUS clade には顕花植物のみが含まれ、*WUS* や *WOX3* ファミリーもこのクレードに属する。様々な変異体を用いた解析から *WOX3* は葉の側方領域の形成に主要な役割を担うことが示唆されており、配列の相同性から *WOX3A*, *WOX3B* の 2 クレードに大別される (図 2)。*WOX3A* にはトウモロコシの *NARROW SHEATH1* (*NS1*) や *NS2*, イネの *NARROW LEAF2* (*NAL2*) や *NAL3* が含まれており、*ns1 ns2* または *nal2 nal3* 二重変異によって葉の側方領域が欠失した細葉表現型を生じる (Scanlon *et al.* 1996, Nardmann *et al.* 2004, Cho *et al.* 2013, Ishiwata *et al.* 2013)。これら *WOX3A* 遺伝子は SAM の葉原基形成予定領域の側方末端において発現することで *KNOX* をダウンレギュレートし、始原細胞を獲得して葉の側方方向への成長を促進すると考えられている。オオムギにおいて *WOX3A* 遺伝子は *NLD1* 一遺伝子しか存在せず、変異体の表現型は *ns1 ns2* や *nal2 nal3* と類似することから同様の機能が保存されているものと推察される。そこで発現パターンを調査するため、*NLD1* の *in situ* hybridization を行った結果、SAM の葉原基形成予定領域の側方末端において発現が認められ、オオムギにおいても側方領域の確立に主要な役割を担うことが示唆された。興味深いことに、*NLD1* の発現は葉原基の発生時のみならず、P4 ステージに到るまで側方末端の数細胞で発現が維持されていたため、*NLD1* は側方領域の発達や葉縁の維持においても主要な役割を担うと考えられる。また、

図 2. イネ (Os), トウモロコシ (Zm), オオムギ (Hv), ソルガム (Sb), ブラキポディウム (Bd), シロイヌナズナ (At) における *WOX3* 関連遺伝子の系統樹。

葉縁以外にも P3 葉原基の表皮細胞で部分的に発現シグナルが認められ、このような細胞はトライコームの発生する位置と相通的であった。実際に、*nld1* 変異体ではトライコームのサイズや密度が野生型より減少傾向にあるため、*NLD1* はトライコーム形成にも関与する可能性がある。*Oryza glaberrima* を用いた研究により、イネ *WOX3B* 遺伝子である *DEPILOUS* (*DEP*) は葉や穎におけるトライコーム形成に主要な役割を担うことが報告されているため (Angeles-Shim *et al.* 2012), *WOX3A* が同様の機能を保存していても驚くべきことではない。特に、オオムギでは *WOX3A* 遺伝子は *NLD1* のみであるため、イネやトウモロコシとは機能分担が異なっている可能性は十分考えられる。したがって、オオムギにおける *WOX3A* と *WOX3B* の機能分担については今後さらなる研究が必要であると考えられる。

3. 生育相転換の解析

イネ *japonica-indica* 品種間では発芽後の初期生育が明確に異なり、*indica* 品種の第 2 葉は *japonica* 品種より顕著に長く、葉耳も発達している。*japonica* 品種の場合、栄養成長期間において第 2 葉期までが juvenile phase, 第 3~5 葉期が transition phase, 第 6 葉期以降が adult phase に相当すると考えられており、葉の長さや縦横比、葉耳といった形質は juvenile phase から adult phase へ移行するにつれて変化することが知られている (Itoh *et al.* 2005)。したがって、*japonica-indica* 品種間における初期生育の差異は juvenile-adult 相転換期の違いに起因する可能性がある

あると考えられる。そこで、*japonica* 品種 (「日本晴」, 「コシヒカリ」, 「台中 65 号」) と *indica* 品種 (「Kasalath」) を用いて第 2 葉および第 3 葉の葉身長、中肋形成頻度を比較したところ、*indica* 品種は *japonica* 品種より明確に増大していた。また、*japonica* 品種では発芽後 13 日頃より出葉速度が減少するのに対し、*indica* 品種では発芽後 10 日頃から減少傾向を示した。これら相転換を制御する主要な分子として 2 つの miRNA (*miR156*, *miR172*) が知られており、*miR156* は juvenile phase で、*miR172* は adult phase で高発現する。そこで、「日本晴」と「Kasalath」を用いて *miR156* および *miR172* の発現量を比較した結果、「Kasalath」は「日本晴」より早期に *miR156* および *miR172* の発現変化が生じた。これらの結果から、「Kasalath」は *japonica* 品種よりも形態的および分子的両面で相転換が早期化していることが明らかになった。

相転換期の差異を支配する遺伝的要因を解明するため、「日本晴」×「Kasalath」BIL 集団 (NK-BILs) 98 系統および「コシヒカリ」×「Kasalath」BIL 集団 (KK-BILs) 182 系統を供試して相転換形質 (第 2 葉葉身長、第 3 葉葉身長、第 2 葉葉耳形成頻度) に関する QTL 解析を行った。その結果、第 1 染色体の 100 cM 近辺および第 6 染色体の 60 cM 近辺に NK-BILs および KK-BILs の第 2 葉および第 3 葉葉身長、第 2 葉葉耳形成頻度に関する主要な QTL が共通して検出され (図 3)、いずれも「Kasalath」型アレルを有する場合に形質値を増大させる効果を示した。したがって、これらの領域は「Kasalath」の早期相転換の要因となる主要な QTL であると考えられ、*qJA1* および *qJA2* と命名した。これらの QTL の普遍性を確認す

図 3. 「日本晴」×「Kasalath」(NK-BILs) 98 系統および「コシヒカリ」×「Kasalath」(KK-BILs) 182 系統において第 2 葉葉身長 (SL), 第 3 葉葉身長 (TL), 第 2 葉葉耳形成頻度 (AU) に関与する QTLs。図中の矢頭は各 QTL の LOD 値ピークの位置を示しており、連鎖地図左側に NK-BILs の、右側に KK-BILs の QTLs を表す。各 QTLs 後ろの数値は寄与率の高さに準じて番号を付した。

るため NIAS Global Rice Core Collection を用いてこれら 2 つの QTLs の遺伝子型を調査したところ、 $qJA1^{Jap}$, $qJA2^{Jap}$ 型, $qJA1^{Ind}$, $qJA2^{Jap}$ 型, $qJA1^{Ind}$, $qJA2^{Ind}$ 型の 3 タイプが存在し、興味深いことに $qJA1^{Jap}$, $qJA2^{Ind}$ 型を見出すことはできなかった (注: *Jap* は *japonica* アリル, *Ind* は *indica* アリルを示す)。これら各グループにおける相転換形質を調査したところ、第 2 葉葉身長の平均値は 19.9 mm ($qJA1^{Jap}$, $qJA2^{Jap}$), 59.6 mm ($qJA1^{Ind}$, $qJA2^{Jap}$), 57 mm ($qJA1^{Ind}$, $qJA2^{Ind}$) となり、第 2 葉葉耳形成頻度は 0% ($qJA1^{Jap}$, $qJA2^{Jap}$), 65.8% ($qJA1^{Ind}$, $qJA2^{Jap}$), 79.9% ($qJA1^{Ind}$, $qJA2^{Ind}$) となった。また、 $qJA1^{Jap}$, $qJA2^{Jap}$ グループに含まれる品種は全て *japonica* 品種であり、 $qJA1^{Ind}$, $qJA2^{Ind}$ は全て *indica* 品種であった。以上の結果から、これら 2 つの QTLs は *japonica* 品種および *indica* 品種の相転換期の分化に関与する主要な QTL であることが明らかになったが、これらの QTL がそれぞれの品種群の形成において選択的に選ばれた理由やその生理的メカニズムについてはさらなる研究が必要である。

前述のような生育相転換はイネやトウモロコシといった作物に関しては研究が進んでいる一方、わが国の主要作物であるダイズに関しては未着手である。しかし、*miR156* の過剰発現により分枝数や莢数、粒重が増加し、収量を顕著に高められる可能性が示唆されるなど (Sun *et al.* 2019)、ダイズにおいても生育相転換は育種学的に重要な形質である。そこで、ダイズの生育相転換に関する基礎的な知見を得るため、発芽後の植物体における形態解析を行った。双子葉植物であるダイズは一对の子葉を展開した後、子葉と垂直に交わるように十字対生で初生葉を展開する (図 4a, b)。しかし、第 3 葉以降は開度 = 180° で葉を展開させる二列互生へと転換する。また、子葉および初生葉の形態は単葉であるのに対し、第 3 葉以降は 3 枚の小葉から構成される複葉が一般的である。したがって、初生葉から第 3 葉にかけて、葉序は十字対生から二列互生へ、形態は単葉から複葉へとダイナミックに変化し、これらは生育相の進行に伴う変化であると考えられる。

葉身のサイズは長さ・幅ともに葉位の進行とともに増大し、第 5 葉で最大値に達する。葉身の縦横比を算出したところ、第 8 葉に到るまではほぼ一貫して増大する傾向があり、ダイズにおいても葉位の進行とともに葉が細長くなることが明らかになった。葉身の表面 5 mm 四方における毛茸の密度を調査したところ、初生葉から第 7 葉に到るまで一貫して増大し、全ての葉位において表側より裏側の方が高い密度を示した。托葉に関しては、葉位の進行とともに幅が増大する一方、長さは逆に減少する傾向を示し、縦横比は葉位の進行により著しく減少して第 5 葉で最小値に達した。縦横比に関して葉身と托葉が異なる挙動を示した点は非常に興味深い。SAM の形態は完成胚 (発芽前) の時点では小さく、平らであったのに対し、生育とともにサイズが増大し、ドーム状に突出す

図 4. ダイズ植物体の構造および各葉位における miRNA の発現変化。

- (a) 発芽後 2 週間におけるダイズ品種「エンレイ」の幼苗。
 (b) 子葉～第 5 葉にかけての「エンレイ」の葉序。
 (c, d) 「エンレイ」の初生葉～第 6 葉葉身における *miR156* (c) および *miR172* (d) の発現変化。 *miR156* および *miR172* の発現レベルは *ACTIN* (*ACT*) で補正した相対値を示す。図中の“C”は子葉を、数字は葉位を示す。また、“1L”および“1R”は第 3 葉を奥側に配置した際の左側および右側の初生葉を示す。

る形態変化を示した。生育相転換のキーファクターである *miR156* および *miR172* の発現変化を調査したところ、初生葉から第 3 葉にかけて *miR156* の発現量が顕著に減少し、*miR172* の発現量は葉位の進行とともに上昇して第 5 葉で最大値に達した (図 4c, d)。以上の結果から、ダイズにおいては初生葉期までが juvenile phase, 第 3～4 葉期が transition phase, 第 5 葉期以降が adult phase に相当すると考えられた。

4. おわりに

本稿で紹介できた細葉変異体はいずれも「細葉」という共通点はあるものの、原因遺伝子を特定すると全て様式の異なる変異体であった。しかし、側方末端のアイデンティティであり、側方領域の発達を促す *WOX3A* は細胞非自律的な作用をすると考えられ、二次的なシグナル因子の存在が示唆される。興味深いことに *nld1* 変異体では横走維管束の形成に異常が認められ、このような維管束の配向はオーキシンの極性輸送によって決定される。したがって、*WOX3A* とオーキシンのどのように関連づけられるのかは非常に興味深い。細胞レベルではオーキシンは細胞分裂の制御に関わっており、その制御下において *OsCSLD4* が細胞分裂の進行に関与している。今後はこのような分子間の相互作用を解明していくことが植物の

形態形成機構を紐解く要であると考えられる。また、遺伝情報は不変でも葉の形態は生育相転換により大きく変化し、ダイズでは単葉から複葉へ、対生から互生へとダイナミックな変化を伴うことが明らかになった。さらに生育相転換はイネ *japonica-indica* 種の分化とも関連を示唆しており、このような分化に関与した遺伝的要因を解明することで今後の品種改良により広い遺伝資源の有効活用が期待される。

謝 辞

本研究の遂行に際し、東京大学の長戸康郎名誉教授をはじめ育種学研究室の皆様にご多大なご指導、ご支援を賜りましたことを心より感謝申し上げます。また、オオムギ細葉変異体の解析では武田真教授（岡山大学）にオオムギのことを一から教えていただき、ダイズの生育相転換では横井修司教授（大阪府立大学）をはじめ岩手大学植物育種学研究室の皆様にご多大なご協力を賜りましたことをお礼申し上げます。最後に、研究室のドアを叩いた日から今日に至るまで、研究者としてのありようを示して下さった京都大学の谷坂隆俊名誉教授、奥本裕教授をはじめ、日々共に研究に取り組んで下さった京都大学および吉備国際大学育種学研究室の皆様にご心より感謝申し上げます。

引用文献

- Angeles-Shim, R.B., K. Asano, T. Takashi, J. Shim, T. Kuroha, M. Ayano and M. Ashikari (2012) *Rice* 5: 28.
- Bernal, A.J., J.K. Jensen, J. Harholt, S. Sørensen, I. Møller, C. Blaukopf, B. Johansen, R. de Lotto, M. Pauly, H.V. Scheller *et al.* (2007) *Plant J.* 52: 791–802.
- Bernal, A.J., C.M. Yoo, M. Mutwil, J.K. Jensen, G. Hou, C. Blaukopf, I. Sørensen, E.B. Blancaflor, H.V. Scheller and W.G.T. Willats (2008) *Plant Physiol.* 148: 1238–1253.
- Cho, S.H., S.C. Yoo, H. Zhang, D. Pandeya, H.J. Koh, J.Y. Hwang, G.T. Kim and N.C. Paek (2013) *New Phytol.* 198: 1071–1084.
- Falster, D.S. and M. Westoby (2003) *New Phytol.* 158: 509–525.
- Favery, B., E. Ryan, J. Foreman, P. Linstead, K. Boundonck, M. Steer, P. Shaw and L. Dolan (2001) *Genes Dev.* 15: 79–89.
- Hayashi, J., I. Moriya and R. Takahashi (1983) *Barley Genet. Newslet.* 13: 42–44.
- Horiguchi, G. and H. Tsukaya (2011) *Front. Plant Sci.* 2: 1–6.
- Hu, J., L. Zhu, D. Zeng, Z. Gao, L. Guo, Y. Fang, G. Zhang, G. Dong, M. Yan, J. Liu *et al.* (2010) *Plant Mol. Biol.* 73: 283–292.
- Hunter, C.T., D.H. Kirienko, A.W. Sylvester, G.F. Peter, D.R. McCarty and K.E. Koch (2012) *Plant Physiol.* 158: 708–724.
- Ishiwata, A., M. Ozawa, H. Nagasaki, M. Kato, Y. Noda, T. Yamaguchi, M. Nosaka, S. Shimizu-Sato, A. Nagasaki, M. Maekawa *et al.* (2013) *Plant Cell Physiol.* 54: 779–792.
- Itoh, J., K. Nonomura, K. Ikeda, S. Yamaki, Y. Inukai, H. Yamagishi, H. Kitano and Y. Nagato (2005) *Plant Cell Physiol.* 46: 23–47.
- Kerstetter, R.A. and R.S. Poethig (1998) *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 14: 373–398.
- Kim, C.M., S.H. Park, B.I. Je, S.H. Park, S.J. Park, H.L. Piao, M.Y. Eun, L. Dolan and C. Han (2007) *Plant Physiol.* 143: 1220–1230.
- Li, M., G. Xiong, R. Li, J. Cui, D. Tang, B. Zhang, M. Pauly, Z. Cheng and Y. Zhou (2009) *Plant J.* 60: 1055–1069.
- Moon, J. and S. Hake (2011) *Curr. Opin. Plant Biol.* 14: 24–30.
- Nardmann, J., J. Ji, W. Werr and M.J. Scanlon (2004) *Development* 131: 2827–2839.
- Poethig, R.S. (1990) *Science* 250: 923–930.
- Richmond, T.A. and C.R. Somerville (2000) *Plant Physiol.* 124: 495–498.
- Scanlon, M.J., R.G. Schneeberger and M. Freeling (1996) *Development* 122: 1683–1691.
- Scarpella, E., M. Barkoulas and M. Tsiantis (2010) *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2.a001511.
- Sun, Z., C. Su, J. Yun, Q. Jiang, L. Wang, Y. Wang, D. Cao, F. Zhao, Q. Zhao, M. Zhang *et al.* (2019) *Plant Biotechnol. J.* 17: 50–62.
- Takahashi, R., J. Hayashi, T. Konishi and I. Moriya (1972) *Ber. Ohara Inst. landw. Biol., Okayama Univ.* 15: 147–168.
- Taylor, N.G. (2008) *New Phytol.* 178: 239–252.
- van der Graaff, E., T. Laux and S.A. Rensing (2009) *Genome Biol.* 10: 248.
- Wu, C., Y. Fu, G. Hu, H. Si, S. Cheng and W. Liu (2010) *Planta* 232: 313–324.
- Yoshikawa, T., M. Eiguchi, K. Hibara, J. Ito and Y. Nagato (2013a) *J. Exp. Bot.* 64: 2049–2061.
- Yoshikawa, T., S. Ozawa, N. Sentoku, J. Itoh, Y. Nagato and S. Yokoi (2013b) *Planta* 238: 229–237.
- Yoshikawa, T., M. Ito, T. Sumikura, A. Nakayama, T. Nishimura, H. Kitano, I. Yamaguchi, T. Koshiba, K. Hibara, Y. Nagato *et al.* (2014) *Plant J.* 78: 927–936.
- Yoshikawa, T., S.Y. Tanaka, Y. Masumoto, N. Nobori, H. Ishii, K. Hibara, J. Itoh, T. Tanisaka and S. Taketa (2016) *Breed. Sci.* 66: 416–424.
- Yoshikawa, T. and S. Taketa (2017) *Brewing Technology*, INTECH press, pp. 3–28.