

麦の穂の形を決める分子機構

Molecular mechanism of inflorescence architecture in Triticeae

佐久間 俊

(横浜市立大学木原生物学研究所)

1. はじめに

麦類 (Triticeae) はイネ科 (Poaceae) イチゴツナギ亜科 (Pooideae) に属す約 350 種から構成され, コムギ (*Triticum aestivum*), オオムギ (*Hordeum vulgare*), ライムギ (*Secale cereal*) のような主要穀物や *Agropyron*, *Elymus*, *Leymus* のような多年生の牧草を含む. コムギは主に粉に加工され, パン, パスタなどに利用される. オオムギは主に飼料用あるいは醸造用のモルトとして利用されている. コムギ, オオムギともにチグリス・ユーフラテス川流域北にあるザクロス山脈のふもとから地中海に沿ったレバント回廊の一帯, いわゆる「肥沃な三日月地帯」と呼ばれる地域に起源し, その後ヨーロッパ, 北アフリカ, アメリカそしてアジアに伝播し, 現在では世界で最も広く栽培されている植物種のひとつである (FAO 統計; <http://www.fao.org>).

麦類の栽培化は約一万年前に始まり, 不安定な狩猟採集生活から安定な農耕生活への転換に貢献し, メソポタミア文明, インダス文明, エジプト文明, 地中海文明などを興した. 植物の栽培化過程では“栽培化シンドローム”と呼ばれる共通の形質変化が見られ, 大きく分けて次の三つが挙げられる. (1) 脱粒性の喪失: 野生植物は成熟後に種子がばらばらになり地面に落ちてしまうが栽培植物は種子が地面に落ちないため容易に収穫できる; (2) 種子休眠性の喪失: 野生植物は種子の成熟後, 休眠状態に入るが栽培植物は休眠性が浅くすぐに播種できる; (3) 可食部の増加: 栽培植物は種子数が多く, 種子サイズが大きくなっている (Sakuma et al. 2011). 麦類の穂は遺伝的に多様な形態を示し (図 1), 最終的な穀粒収量に直結するため現在も改良が進められている. 穂形態を制御する遺伝的基礎を理解することは学術的な興味だけにとどまらず育種上も重要である (Sreenivasulu & Schnurbusch 2011). 本稿では, 遺伝子単離が行なわれ, 機能解明の進んでいるオオムギを中心に穂の形態を制御する遺伝的なメカニズムについて紹介する.

麦類の穂形態

花序構造は側生シュートメリステムの発生運命によって種ごとに決まった形になるよう制御されている (Ward & Leyser 2004). イネ科作物の場合, 花序構造は最終的な穀粒



図1. 麦類の穂形態

a-d: オオムギ (*Hordeum vulgare*); a. Bonus (二条野生型, *Vrs1*), b. *hex-v.3* (六条変異体, *vrs1*), c. Morex (六条品種, ゲノム解読に使用), d. Arlington Awnless (六条品種, 無芒性), e-g: パンコムギ祖先二倍体種; e. KU-199-12 (*Triticum urartu*, Aゲノム), f. KU-2-5 (*Aegilops speltoides*, S (≈B) ゲノム), g. KU-20-9 (*Aegilops tauschii*, Dゲノム), h-k: パンコムギ (*Triticum aestivum*, ABDゲノム); h. Chinese Spring (ゲノム解読に使用), i. きたほなみ (北海道秋播き品種), j. KU-161 (*T. aestivum* ssp. *sphaerococcum*, インド矮性コムギ), k. Cltr 17600 (分枝穂変異体).

収量に繋がる最重要形質である。イネ科植物は一对の護穎の中に小花が含まれる小穂 (spikelet) と呼ばれる単位の連続によって花序が構成される。麦類の花序は穂状花序 (spike) と呼ばれ、小穂が軸に直接付き分枝のないシンプルな構造を取る。一方、イネやソルガムのような植物は分枝が生じる総状花序 (panicle) をもつ。進化的には総状花序から穂状花序が生まれてきたという説が有力である (Vegetti & Anton 1995)。

麦類において一穂軸節当たりの小穂数は種分類に使われる重要な形質の一つである (表 1)。大部分の属は一穂節に一つの小穂を付けるが、*Crithopsis* や *Taeniatherum* のように二小穂を付けるタイプ、*Elymus* や *Leymus* のように節によって数が変動し、一から五個の小穂を付けるものもある (図 2; Sakuma et al. 2011)。コムギ属は一穂節に一小穂が付き、小穂内には複数の小花が形成される一般的な形態を示す。一方、オオムギ属は一穂節

表 1 麦類における穂節当たり小穂数と小花数

Genus	Genome symbol	No. of spikelets per node	No. of florets per spikelet	References
<i>Agropyron</i>	P	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Heteranthellum</i>	Q	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Crithopsis</i>	K	2	2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Taeniatherum</i>	Ta	2	1 or 2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Hordeilymus</i>	Ns	2-3	1	Mizianly et al. (2007), Barkworth & Bothmer (2009)
<i>Festucopsis</i>	L	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Australopyrum</i>	W	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Pseudoroegneria</i>	St	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Elymus</i>	St, H, Y, P, W	1-4	> 2	Frederiksen & Seberg (1992), Jarvie & Barkworth (1992)
<i>Elytrigia</i>	St, E, P	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992), Jarvie & Barkworth (1992)
<i>Thinopyrum</i>	E	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992), Jarvie & Barkworth (1992)
<i>Lophopyrum</i>	E	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992), Jarvie & Barkworth (1992)
<i>Trichopyrum</i>	Est, EEst	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992), Jarvie & Barkworth (1992)
<i>Psammopyrum</i>	ESIP, ELP	1	> 2	Jarvie & Barkworth (1992), Sakuma et al. (2011)
<i>Roegneria</i>	StY	1	> 2	Sakuma et al. (2011)
<i>Psathyrostachys</i>	Ns	2-3	1 or 2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Leymus</i>	NsXm	1-5	> 2	Barkworth & Atkins (1984), Barkworth & Bothmer (2009)
<i>Pascopyrum</i>	SHNSXm	1	> 2	Barkworth & Bothmer (2009)
<i>Amblyopyrum</i>	T	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Hordeum</i>	H, Xa, Xu, I	3	1	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Aegilops</i>	S, C, D, M, N, U, X	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Triticum</i>	A, AB, AAB, ABD	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Secale</i>	R	1	2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Dasyphyrum</i>	V	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Eremopyrum</i>	FXe	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Henrardia</i>	O	1	1 or 2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Kengyilia</i>	StYP	1	> 2	Barkworth & Bothmer (2009)
<i>Peridicyon</i>	Xp	1	> 2	Frederiksen & Seberg (1992)
<i>Eremium</i>	N	1-2	1-3	Seberg & Lindelaursen (1996), Barkworth & Bothmer (2009)
<i>Stenosachys</i>	HW	1-3	1-3	Connor (1994), Barkworth & Bothmer (2009)
<i>Hystrix</i>	SH, Ns	2 to many	1 or 2	Baden et al. (1997), Barkworth & Bothmer (2009)
<i>Sitanion</i>	SH	≥2	2-3	Wilson (1963), Barkworth & Bothmer (2009)

に必ず三小穂を付けるユニークな形態を示す (図3). 三小穂のうち真ん中の小穂を主列小穂と呼び, 両側の二つを側列小穂と呼ぶ. 主列小穂のみ稔実して粒を付けるオオムギを二条オオムギ, 三小穂すべてに種子を付けるタイプを六条オオムギと定義しており, 三条性, 四条性, 五条性は存在しない. 野生オオムギ (*H. vulgare ssp. spontaneum*) は二条性で栽培オオムギには二条性と六条性が存在する. 最も古い考古学的な記録によると,

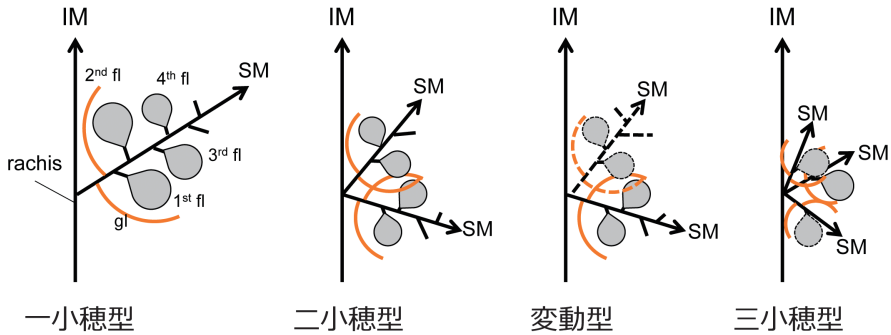


図2. 麦類における穂軸節当たり小穂数の模式図

Triticum (コムギ属) を含む22属が一小穂型 (複数小花) を示す. *Crithopsis*と*Taeniatherum*は二小穂 (複数小花) が分化する. *Elymus*や*Leymus*を含む8属は節によって小穂数が変動し, 複数小花を形成する. オオムギ属は必ず一穂軸節に三小穂を形成し, 一小花しか発達しない. IM; inflorescence meristem, SM; spikelet meristem, gl; glume, fl; floret.



図3. オオムギとコムギの小穂構造

オオムギ (左) は一穂軸節に三小穂がつき, 一小穂に一小花が形成される. 二つの側列小穂が稔実すると六条性, 不稔になると二条性を示す. コムギ (右) は一穂軸節に一小穂がつき, 一小穂に3~5個の小花が発達する. 小穂 (spikelet) は二つの護穎 (glume) に包まれた小花 (floret) を含む単位のこと, 小花は内穎 (palea) と外穎 (lemma) に包まれた雄蕊, 雌蕊, 鱗被を含む単位を指す. 芒 (awn) は外穎の先端から生じる棘状の突起. ra: rachis node (穂軸節); gl: glume (護穎); le: lemma (外穎); pa: palea (内穎); aw: awn (芒); sp: spikelet (小穂); fl: floret (小花)

約 19,000 年前に出土したオオムギの穂は全て二条性で小穂脱落性を示し, 8400–9500 年前の遺跡からは二条性で小穂非脱落性のものが見つかっている. 六条性は約 8000–8800 年前の遺跡で初めて見つかっており, 全て小穂非脱落性を示した. さらに, 6000–7000 年前の遺跡からは六条性が優先的に見つかっており, 六条性は初期の栽培化に貢献したと考えられている.

穂の形態を決める分子機構

これまでに麦類で単離された穂の形態形成に関わる遺伝子について表 2 にまとめた. 形態形成遺伝子は高い割合で転写因子をコードしているというが麦類においても同様である. オオムギの小穂脱落性遺伝子 *Btr1/Btr2* は機能未知のタンパク質をコードしており, 麦類に特有の遺伝子であることが示唆された (Pourkheirandish et al. 2015). 本稿では, 筆者が遺伝子単離, 機能解析に関わった六条性遺伝子と分枝穂遺伝子について詳しく紹介する.

表 2 麦類の穂の形態形成遺伝子

Gene (s)	Crop	Traits	Protein	Class	References
<i>Kap</i>	オオムギ	三叉芒	転写因子	Knox	Müller et al., 1995
<i>Q</i>	コムギ	易脱穀性, 穂長	転写因子	AP2-like	Simons et al., 2006
<i>vrs1</i>	オオムギ	六条性	転写因子	HD-Zip I	Komatsuda et al. 2007
<i>nud1</i>	オオムギ	裸性	転写因子	ERF	Taketa et al., 2008
<i>cly1 (zeo1)</i>	オオムギ	閉花性, 穂長	転写因子	AP2	Nair et al., 2009, Houston et al., 2013
<i>int-c</i>	オオムギ	六条性	転写因子	TCP	Ramsay et al., 2011
<i>lks2</i>	オオムギ	短芒性	転写因子	SHI	Yuo et al., 2012
<i>trd1</i>	オオムギ	護穎サイズ	転写因子	GATA	Houston et al., 2012
<i>vrs4</i>	オオムギ	六条性, 小穂数	転写因子	RAMOSA2	Koppolu et al., 2013
<i>mrs1</i>	コムギ	分枝穂	転写因子	AP2/ERF	Dobrovolskaya et al., 2014
<i>com2</i>	オオムギ	分枝穂	転写因子	AP2/ERF	Poursarebani et al., 2015
<i>bh¹</i>	コムギ	分枝穂	転写因子	AP2/ERF	Poursarebani et al., 2015
<i>Btr1</i>	オオムギ	脱落性	未知	未知	Pourkheirandish et al., 2015
<i>Btr2</i>	オオムギ	脱落性	未知	未知	Pourkheirandish et al., 2015

一六条性遺伝子

六条性は二条性に比べて三倍量の穀粒を生産するため, 収量が約三割増加する多収化遺伝子の一つである. 野生オオムギ (*H. vulgare ssp. spontaneum*) はすべて二条性で, 側列小穂は不稔になる. 栽培オオムギには二条性と六条性が存在する. 二条オオムギの側列小穂は外穎, 内穎, 雄蕊, 雌蕊の分化が正常に起こるが, それぞれの器官の発達が抑制され, 特に雌蕊が極端に退化するため不稔になる. 六条性は第 2 染色体長腕に座乗する単

一の劣性遺伝子 *Six-rowed spike1 (vrs1)* によって制御される (*vrs1* の "v" は元来 *vulgare* の v を指している). *vrs1* 遺伝子はポジショナルクローニングによって単離され, ホメオドメインロイジンジッパー I 型 (HD-Zip I) の転写因子をコードすることが明らかになった (Komatsuda et al. 2007). 六条性はこの HD-Zip I 転写因子の機能欠損によって二条性から生じたことが示された. イネ科植物における比較ゲノム解析の結果, *Vrs1* 遺伝子は麦類に特有の遺伝子重複によって生じたコピー遺伝子の機能分化によって誕生したことがわかった (Sakuma et al. 2010). イネ, ブラキポディウム, ソルガム, トウモロコシ等には *Vrs1* 相同遺伝子は存在せず, 比較的新しい遺伝子であることが示された. 祖先的な遺伝子 *HvHox2* はイネ科に広く存在し, その機能は植物組織全体で発現し, 機能欠損個体が獲得できないことから生存に必須なものであることが示唆された. それに対して *Vrs1* は幼穂期の側列小穂で特異的に発現し, 特に雌蕊で強く発現することがわかった (図 4; Sakuma et al. 2013). *vrs1* 突然変異体は 48 系統も存在し, すべて六条性を示した. これらの突然変異体では側列小穂の稔性以外に変化がなく, *Vrs1* 遺伝子は他の器官に影響を与えないものであることがわかった. コムギにも *Vrs1* 相同遺伝子が存在し, オオムギ同様特異的な発現をすることがわかった (Sakuma et al. in preparation).

オオムギには *vrs1* 以外にも六条性を示す 4 つの突然変異体が存在し, *vrs2*, *vrs3*, *vrs4*, *intermedium-c (int-c)* と呼ばれる. この内, *vrs4* と *int-c* について原因遺伝子の同定が行なわれた. ポジショナルクローニングによって *Vrs4* はトウモロコシ *RAMOSA2* 相同遺伝子 (*HvRA2*) であることがわかった. また, 複数系統の *vrs4* 突然変異体を用いた配列解析から *HvRA2* の変異によって表現型変化が生じる事が証明された (Koppolu et al. 2013). さらに, *Vrs4* は *Vrs1* の上流に位置して転写活性化因子として働くことが示唆された (図 4; Sakuma et al. 2013). *Int-c* はトウモロコシ *teocinte branched 1 (tb1)*; Doebley et al. 1995) の相同遺伝子であることがわかった. *Int-c.a* アリルはほぼすべての栽培六条オオムギに利用されており, 六条オオムギの側列小穂サイズの増加に貢献している. さらに, *int-c* は *tb1* 同様に分げつ数を抑制する機能を持つことがわかった (Ramsay et al. 2011).

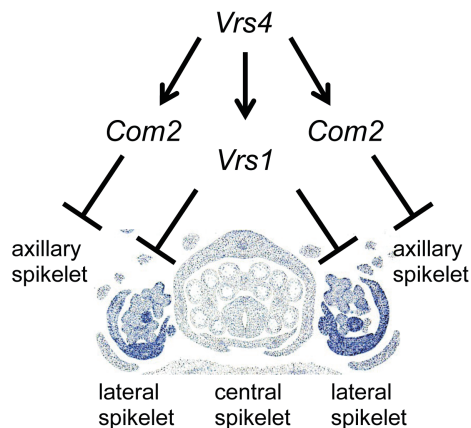


図4. 六条性遺伝子による小穂発達制御
*Vrs4*は*Vrs1*と*Com2*の発現を促進する. *Vrs1*は側列小穂の雌蕊で強く発現し, その発達を阻害する (条性経路). *Com2*は腋生の小穂発生を抑制 (小穂数経路) するが三小穂以下にはならない.

一分枝穂遺伝子

麦類は分枝のない穂状花序を呈すが、突然変異体の中にはイネのように分枝を伴うものが存在する。オオムギ *compositum2* (*com2*) 突然変異体の原因遺伝子をポジショナルクローニングによって単離したところ、イネ *frizzy panicle* (*FZP*; Komatsu et al. 2003) の相同遺伝子であることがわかった (Poursarebani et al. 2015)。*Com2* は主列小穂と側列小穂の境界領域で発現し、腋性花序メリステムの発生を抑制していると考えられる。*Com2* は *Vrs4* の制御下にあり (図 4), *vrs4* 突然変異体で現れる小穂数の増加 (分枝穂) の説明ができる。しかし、オオムギ属が示す三小穂を規定するものではなく、どのようにオオムギが三小穂を形成するのかは未だにわからない。

コムギにも *com2* 相同遺伝子 (*bh^m*, *bh^l*, *mrs1*) が存在し、四倍体コムギでは *bh^l* 遺伝子の A ゲノム (*TtBH-A1*) に変異が生じると分枝穂を形成する (Poursarebani et al. 2015)。六倍体コムギでは A ゲノムと D ゲノムの機能欠損により、分枝穂あるいは過剰な小穂を形成する (Dobrovolskaya et al. 2015)。コムギの分枝穂は穀粒数が劇的に増加するが、個々の穀粒サイズが減少してしまうため、収量増に結びつかない。また、穂が巨大になりすぎて倒伏しやすいといったデメリットのため、育種的な利用がなされていないのが現状である。光合成能を強化し、稈の強い系統を育成できれば分枝穂の利用が期待できるかもしれない。

おわりに

麦類の穂の形を決める遺伝的メカニズムについて徐々に理解が深まってきている。特に二倍体のオオムギでは突然変異体の獲得が六倍体のコムギより容易で、順遺伝学的手法による解析が有効である。次世代シーケンサーの登場により全ゲノム塩基配列解読が進み、今後遺伝子単離はますます容易になることが期待される。半矮性遺伝子の導入・利用によって「緑の革命」は実現した。第二の緑の革命が求められる今日、植物の形を理解し、デザインすることで作物の生産性向上につながる研究ができれば幸いである。

最後に、横浜市立大学木原生物学研究所の助教として研究機会を与えて頂きました荻原保成先生に厚く御礼申し上げます。また、本論叢へ執筆の機会を与えて下さったことにも感謝します。

参考文献

Baden, C., S. Frederiksen, O. Seberg. 1997. A taxonomic revision of the genus *Hystrix* (Triticeae, Poaceae). Nord J Bot 17: 449-467.

- Barkworth, E. M., R. Bothmer 2009. Scientific Names in the Triticeae. In: Muehlbauer, G. J.C. Feuillet eds. Genetics and Genomics of the Triticeae: Springer, 3-30.
- Barkworth, M. E., R. J. Atkins. 1984. *Leymus* Hochst (Gramineae, Triticeae) in North-America - Taxonomy and Distribution. Am J Bot 71: 609-625.
- Connor, H. E. 1994. Indigenous New Zealand Triticeae: Gramineae. New Zealand Journal of Botany 32: 125-154.
- Dobrovolskaya, O., C. Pont, R. Sibout, et al. 2015. *FRIZZY PANICLE* drives supernumerary spikelets in bread wheat. Plant Physiol 167: 189-199.
- Doebley, J., A. Stec, C. Gustus. 1995. *teosinte branched1* and the origin of maize: evidence for epistasis and the evolution of dominance. Genetics 141: 333-346.
- Frederiksen, S., O. Seberg. 1992. Phylogenetic Analysis of the Triticeae (Poaceae). Hereditas 116: 15-19.
- Houston, K., A. Druka, N. Bonar, M. Macaulay, U. Lundqvist, J. Franckowiak, M. Morgante, N. Stein, R. Waugh. 2012. Analysis of the barley bract suppression gene *Trd1*. Theor Appl Genet 125: 33-45.
- Houston, K., S. M. McKim, J. Comadran, et al. 2013. Variation in the interaction between alleles of *HvAPETALA2* and microRNA172 determines the density of grains on the barley inflorescence. Proc Natl Acad Sci U S A 110: 16675-16680.
- Jarvie, J. K., M. E. Barkworth. 1992. Morphological Variation and Genome Constitution in Some Perennial Triticeae. Bot J Linn Soc 108: 167-180.
- Komatsu, M., A. Chujo, Y. Nagato, K. Shimamoto, J. Kyojuka. 2003. *FRIZZY PANICLE* is required to prevent the formation of axillary meristems and to establish floral meristem identity in rice spikelets. Development 130: 3841-3850.
- Komatsuda, T., M. Pourkheirandish, C. He, et al. 2007. Six-rowed barley originated from a mutation in a homeodomain-leucine zipper I-class homeobox gene. Proc Natl Acad Sci U S A 104: 1424-1429.
- Koppolu, R., N. Anwar, S. Sakuma, et al. 2013. *Six-rowed spike4 (Vrs4)* controls spikelet determinacy and row-type in barley. Proc Natl Acad Sci U S A 110: 13198-13203.
- Mizianty, M., L. Frey, W. Bieniek, P. Boron, M. Szklarczyk. 2007. Variability and structure of natural populations of *Hordelymus europaeus* (L.) Jess. ex Harz and *Leymus arenarius* (L.) Hochst. as revealed by morphology and DNA markers. Plant Syst Evol 269: 15-28.
- Muller, K. J., N. Romano, O. Gerstner, F. Garcia-Maroto, C. Pozzi, F. Salamini, W. Rohde. 1995. The barley Hooded mutation caused by a duplication in a homeobox gene intron. Nature 374: 727-730.
- Nair, S. K., N. Wang, Y. Turuspekov, et al. 2009. Cleistogamous flowering in barley arises from the suppression of microRNA-guided *HvAP2* mRNA cleavage. Proc Natl Acad Sci U S A 107: 490-495.
- Pourkheirandish, M., G. Hensel, B. Kilian, et al. 2015. Evolution of the Grain Dispersal System in

- Barley. Cell 162: 527-539.
- Poursarebani, N., T. Seidensticker, R. Koppolu, et al. 2015. The Genetic Basis of Composite Spike Form in Barley and 'Miracle-Wheat'. Genetics 201: 155-165.
- Ramsay, L., J. Comadran, A. Druka, et al. 2011. *INTERMEDIUM-C*, a modifier of lateral spikelet fertility in barley, is an ortholog of the maize domestication gene *TEOSINTE BRANCHED 1*. Nat Genet 43: 169-172.
- Sakuma, S., M. Pourkheirandish, G. Hensel, et al. 2013. Divergence of expression pattern contributed to neofunctionalization of duplicated HD-Zip I transcription factor in barley. New Phytol 197: 939-948.
- Sakuma, S., M. Pourkheirandish, T. Matsumoto, T. Koba, T. Komatsuda. 2010. Duplication of a well-conserved homeodomain-leucine zipper transcription factor gene in barley generates a copy with more specific functions. Funct Integr Genomics 10: 123-133.
- Sakuma, S., B. Salomon, T. Komatsuda. 2011. The domestication syndrome genes responsible for the major changes in plant form in the Triticeae crops. Plant Cell Physiol 52: 738-749.
- Seberg, O., I. LindeLaursen. 1996. *Eremium*, a new genus of the Triticeae (Poaceae) from Argentina. Syst Bot 21: 3-15.
- Simons, K. J., J. P. Fellers, H. N. Trick, Z. Zhang, Y. S. Tai, B. S. Gill, J. D. Faris. 2006. Molecular characterization of the major wheat domestication gene *Q*. Genetics 172: 547-555.
- Sreenivasulu, N., T. Schnurbusch. 2011. A genetic playground for enhancing grain number in cereals. Trends Plant Sci 17: 91-101.
- Taketa, S., S. Amano, Y. Tsujino, et al. 2008. Barley grain with adhering hulls is controlled by an ERF family transcription factor gene regulating a lipid biosynthesis pathway. Proc Natl Acad Sci U S A 105: 4062-4067.
- Vegetti, A., A. M. Anton. 1995. Some Evolution Trends in the Inflorescence of Poaceae. Flora 190: 225-228.
- Ward, S. P., O. Leyser. 2004. Shoot branching. Curr Opin Plant Biol 7: 73-78.
- Wilson, F. 1963. Revision of Sitanion (Triticeae, Grameneae). Brittonia 15: 303-323.
- Yang, J.-I., Y. Zhou. 1994. A New Species of Roegneria (Poaceae: Triticeae) from Tibet. Novon 4: 307-309.
- Yuo, T., Y. Yamashita, H. Kanamori, T. Matsumoto, U. Lundqvist, K. Sato, M. Ichii, S. A. Jobling, S. Taketa. 2012. A *SHORT INTERNODES (SHI)* family transcription factor gene regulates awn elongation and pistil morphology in barley. J Exp Bot 63: 5223-5232.