

# 葉の表面構造と撥水性の発現機構 —イネの葉における微細構造とロータス効果—

相賀彩織・伊藤純一

東京大学大学院 農学生命科学研究科 育種学研究室  
〒113-8657 東京都文京区弥生 1-1-1

Leaf epidermal structure and mechanisms of water-repellency

Relationship between microstructures and lotus effect in rice leaves

Keywords: epidermis, water-repellency, papilla, superhydrophobicity, *Oryza sativa*

Saori Aiga & Jun-ichi Itoh

Graduate School of Agricultural and Life Sciences, Tokyo University  
Tokyo, 113-8657, Japan

## 1. はじめに

植物の表皮は植物体と外環境との境界に位置し、様々なストレスに対する物理的防御や環境-植物体間の相互作用の一端を担っている。これまで植物の表皮に関する研究はモデル植物のシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) を中心に、気孔やトライコーム等の特殊化した細胞の分化・形態形成機構、クチクラやワックスの蓄積に関わる遺伝子の解析などが行なわれてきた。一方、表皮細胞の形態は植物種によって大きく異なる。その一例として、イネ (*Oryza sativa*) の葉の表皮細胞にはシロイヌナズナには見られない微細構造 (乳頭状突起など) が観察される。葉の表面の微細構造は撥水性と関連することが古くから知られ、超撥水性を示す植物の代表格であるハスの葉においても乳頭状突起が観察される。

撥水性は植物-外環境との物理的相互作用を評価する最も基本的な性質の一つであるが、撥水性を発現する遺伝学的メカニズムに関わる知見は乏しい。筆者らは超撥水性を示すイネを用いて、撥水性と表面構造との関係、それらの分子遺伝学的な制御メカニズムを理解することを目的に、撥水性に異常をもったイネの変異体系統の同定と形態学的解析を進めている。本稿では植物の表皮構造と撥水性の発現機構を概説すると共にイネを用いた撥水性研究の展望について述べる。

## 2. 植物の葉の表面構造

### 2-1. 植物の表皮の基本構造

植物の葉は最外層を表皮系に覆われており、表皮系は表皮細胞とその上を覆うクチクラからなる。表皮細胞は通常一層で、一般的な表皮細胞 (pavement cell) 以外に孔辺細胞、毛状突起 (トライコーム) 等から構成される (図 1a)。

表皮細胞のうち最も多くを占めるのが一般的な表皮細胞 (pavement cell) であり、種によって長方形や多角形、不定形といった様々な形態をとる。これらは前表皮細胞から分化し、内部の組織

を保護するほか、他の特殊化した細胞同士が適切な間隔を保てるようにする役割を果たしている (Glover 2000, Ramsay & Glover 2005)。

孔辺細胞は葉緑体を含む特殊化した表皮細胞で、一対となって気孔を形成する。孔辺細胞は、細胞壁が内側(気孔側)と外側で不均一に肥厚しているため、光や二酸化炭素濃度、湿度といった条件への応答により細胞内の浸透圧や膨圧が変動すると、それに応じて細胞が変形し気孔が開閉する。こうした開閉を通じて気孔は水やガスの交換をつかさどっている。孔辺細胞も一般的な細胞と同様に前表皮細胞から分化するが、シロイヌナズナではその過程でメリステモイド母細胞(MMC)と呼ばれる始原細胞の不等分裂によって小さい娘細胞(メリステモイド)が生じ、そのうちいくつかは孔辺母細胞(GMC)となり、最終的にはGMCが等分裂を起こすことで孔辺細胞が生じる (Barton 2007)。

毛状突起は形態、機能ともに多様であり、蜜や粘液などを分泌する腺毛(図1b)や、他の生物に付着するための鉤毛(図1c)、背の低い突起である乳頭状突起(図1d)といった様々な種類に分類され、種を特定する際の重要な特徴になりうる。モデル植物であるシロイヌナズナの毛状突起は単細胞性の分岐毛であり、細胞運命の決定やパターン形成のモデルとして研究が進められ、すでに関与する数々の遺伝子とその相互作用が明らかとなって

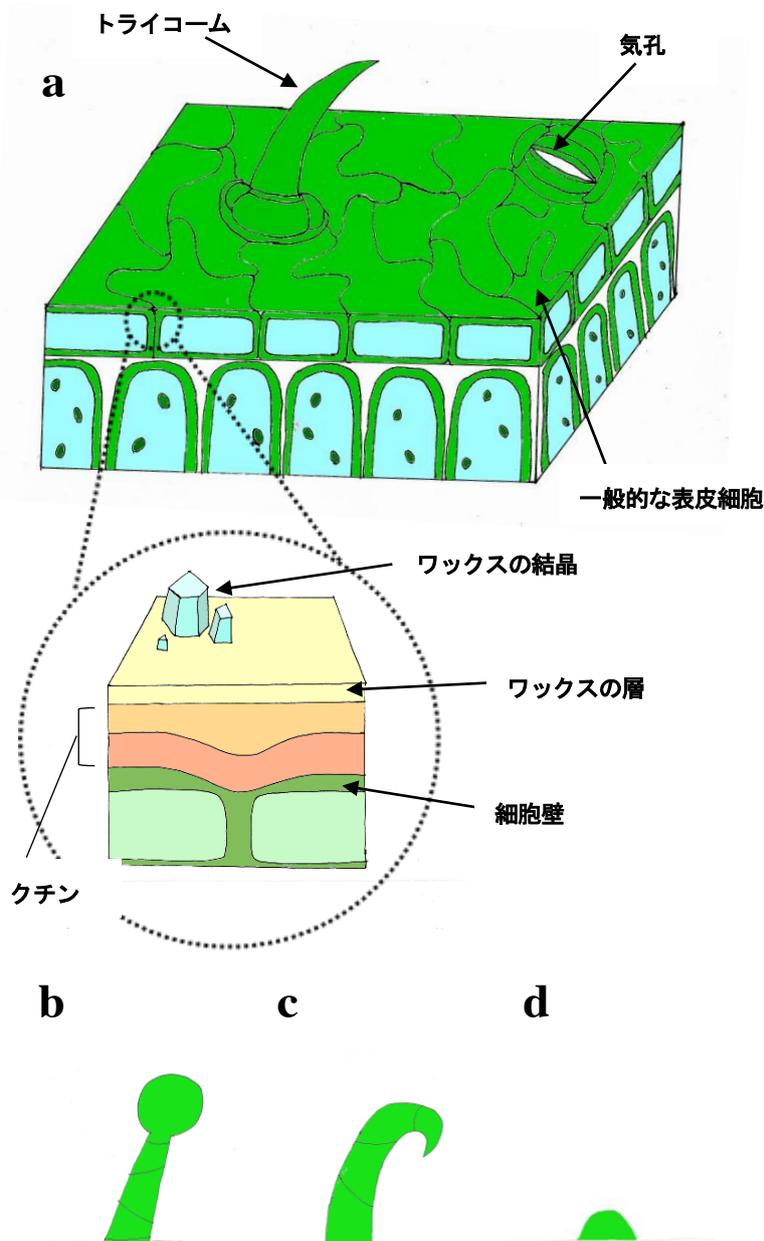


図1. 葉の表皮構造

a. 植物における一般的な葉の表皮構造を示した。点線円内は表皮の拡大図を示す。

b. 腺毛, c. 鉤毛, d. 乳頭状突起

いる (Szymanski et al. 2000)。また、毛状突起の形成や伸長にはF-アクチンや表層微小管といった細胞骨格系や膜輸送が関与していることも判明しており (Kang et al. 2003, Sambade et al. 2014)、現在さらなる研究が進められている。

上述の種々の表皮細胞の上を覆うのがクチクラである。クチクラは不飽和脂肪酸の重合体であるクチンの層とそれを覆うワックスの層に分けられる (Yeats & Rose 2013)。ワックスはクチクラの主たる構成要素であり、表皮細胞中で合成される。シロイヌナズナではまず炭素数 16 あるいは 18 の脂肪酸がプラスチドで合成されたのち、これらが小胞体内で長鎖脂肪酸 (VLCFA) として炭素鎖が延長され、更にアルコールやエステル、アルデヒド、アルカン、ケトンに変換され、表皮に分泌されることでワックスとなる (Samuels et al. 2008)。ワックスは気孔以外からの水の喪失を防ぎ乾燥ストレス耐性を高めているだけでなく、病原体や植食性の昆虫、紫外線から植物体を保護するといった多面的な役割も果たしている (Jenks et al. 1994, Krauss et al. 1997, Riederer & Schreiber 2001)。

## 2-2. 撥水性とロータス効果

前述のように植物の表皮は特殊な細胞を分化することによって、植物体と外環境間の相互作用の一端を担っているが、その最も基本的な物理的性質として撥水性がある。一般に多くの植物は高い撥水性を持ち、生涯にわたり高撥水性を維持する種と、短期間のみ高撥水性を示す種が存在する。なかでも高撥水性を常に示す種の葉には、クチクラを覆う明確なワックスの層があり、特にワックスの結晶が密に存在することが知られている (Neinhuis & Barthlott 1997)。また、表面にこうしたワックスが存在する場合に、乳頭状突起や毛状突起といった微細構造が存在すると更に撥水性の効果が増すことが知られてきた (Holloway 1970)。その中でも極めて高い撥水性を持つ代表的な植物としてハス (*Nelumbo nucifera*) やサトイモ (*Colocasia esculenta*) 等が知られ、これらの葉の表面にもワックスの結晶や乳頭状突起のような微細構造が観察される (Barthlott & Neinhuis 1997)。

このような表面の撥水性を評価する指標として、静止液体において固体壁と接する場所における液面と固体面とのなす角である接触角や、傾斜させたときに液滴が滑り落ち始める

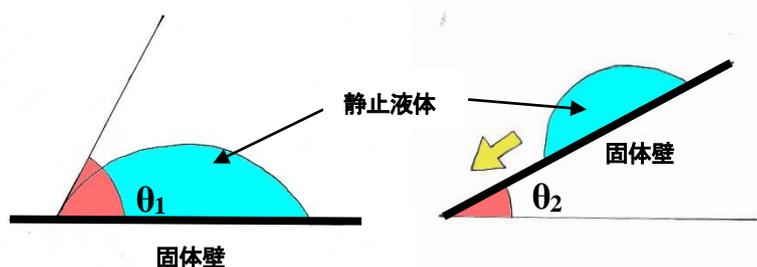


図2. 接触角と滑落角

$\theta_1$ は接触角、 $\theta_2$ は滑落角を示す。

角度である滑落角が広く用いられている (図2)。接触角は高ければ高いほど、滑落角は低ければ低いほど撥水性は高い。特に固体面が 150 度以上の接触角で液滴と接触する性質を、超撥水性 (superhydrophobicity) と呼ぶ。たとえばハスでは接触角が 150 度以上かつ滑落角が 10 度以下である (Koch & Barthlott 2009, Mockenhaupt et al. 2008)。ハスは葉の表面にワックスで覆われた乳頭状突

起が密に存在しており, 突起によって生じた空洞に空気が入って表面と液滴の境界面が減る一方, 液滴と空気の境界面が増えることで液滴が球状となるため, 高い撥水性を示す (Bhushan & Jung 2008, Extrand 2005, Li & Amirfazli 2008)。特にハスの乳頭状突起は他の超撥水性を示す種よりも頂部の直径が小さく, 液滴との接着面が最小化されていると考えられている (Ensikat et al. 2011)。またこのような凸状の微細構造がある超撥水表面においては, 表面に付着した粒子との接着力も極めて小さくなるため, 水滴が粒子と接触すると粒子と水滴との接着力のほうが大きくなり, 粒子が水滴にとらわれて除去されるという自浄作用が働く (Barthlott & Neinhuis 1997)。

こうしたハスの高い撥水性や自浄作用については古くから知られており, 水滴がつくとそれが転がり落ちることによって葉の表面の汚れが洗い流されることから, ハスは長い間清浄さの象徴とされてきた。このような背景から, 高い撥水性のために表面の汚れが洗い流される現象はハスにちなんでロータス効果と名付けられている (Barthlott & Neinhuis 1997)。ロータス効果を持つ表面は生物界に広く存在し, 昆虫においては翅を清潔に保つ効果があるとされる (Karthick & Maheshwari 2008)。植物においては葉の表面に付着した細菌や菌を洗い流すことで, 病気への感染リスクを減らすことができるという効果が推定されている (Karthick & Maheshwari 2008, Stosch et al. 2007)。

### 3. イネの撥水性と表面構造

#### 3-1. イネの表皮構造

イネの葉は葉身, 葉鞘という二つの部分から構成され, 稈にむかう側(表側)を向軸側, 反対側(裏側)を背軸側と呼ぶ。ここでは葉身について詳述する。

イネの葉身の表面には, 通常の表皮細胞 (pavement cell) や孔辺細胞, 毛状突起といった一般的な構造以外に, 機動細胞やケイ酸細胞が存在しており (図3), こうした表皮特異的な細胞は葉の発生の比較的初期 (P4期) に発生することが知られている (Itoh et al. 2005)。

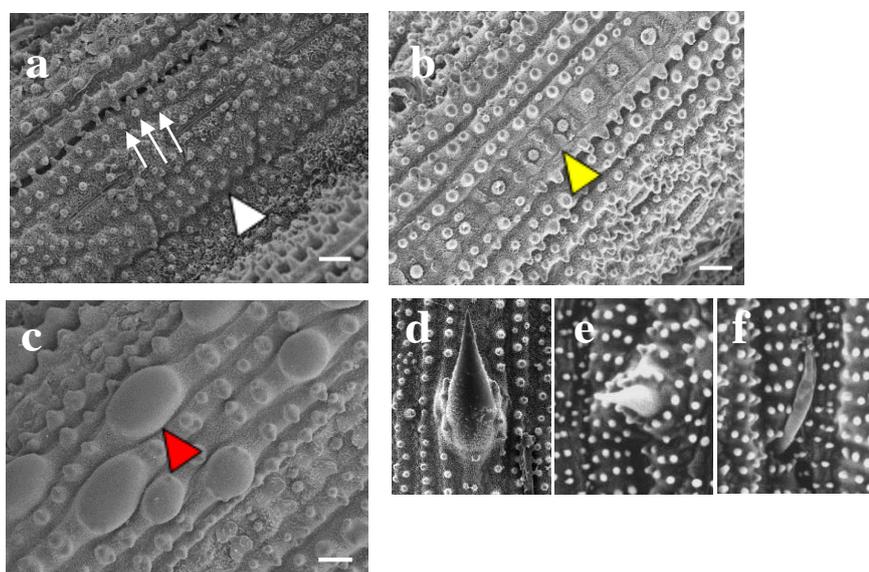


図3. イネの葉の表皮構造

a, b. 野生型の第4葉向軸側, c. 野生型の第4葉背軸側

d. macro hair, e. micro hair, f. glandular hair

Bars= 10  $\mu$  m

白矢頭は機動細胞, 白矢印は乳頭状突起, 黄矢頭はケイ酸細胞, 赤矢頭は背軸側のみ見られる大きい乳頭状突起を示す。

機動細胞はイネ科植物の葉に分化する特殊な細胞で葉身の向軸側にのみ分化する (図 3a)。機動細胞は水分が減少すると膨圧を失って収縮するため、乾燥状態では葉が向軸側に巻く。水分が適度に得られる状態になると再び葉は開く。このように機動細胞は水分の増減で葉が開閉するのを制御しており、乾燥時には蒸散量を減らし、水分量を保持することができる。また、ケイ酸細胞は1列ずつ存在する皿鈴型の細胞で、機動細胞とともにケイ酸を蓄える役割を果たしており、蓄積されたケイ酸は様々なストレス耐性を高めるだけでなく、収量に影響を与えることも知られている (図 3b) (Epstein 1999, Korndörfer & Lepsch 2001, Ma & Takahashi 2002)。

またイネの葉身には、三種類の毛状突起 (macro hair, micro hair, glandular hair) が存在しており (図 3d, e, f), macro hair はケイ酸細胞上に存在し, micro hair と glandular hair は孔辺細胞や機動細胞の近くで観察される (Li et al. 2010)。

このようにイネの葉身においても複数の特殊化した細胞がみられるが、これらの細胞分化とは (恐らく) 独立に乳頭状突起と呼ばれる小さな突起が細胞表面に数列にわたり分化する (図 3a)。乳頭状突起は葉身の向軸側では  $5\mu\text{m}$  以下の小さいもののみが存在するが、背軸側ではそれに加え  $9\mu\text{m}$  以上の大きい乳頭状突起も存在する (図 3c) (Yoo et al. 2011)。イネ科内では乳頭状突起の有無は系統関係を反映しておらず、その獲得は進化の過程で独立に起こったと考えられている (Prasad et al. 2011)。

### 3-2. 撥水性と乳頭状突起形成に関わる変異体

イネの葉の表面は水と  $150$  度以上の接触角を持つことから、超撥水性を示す (Guo & Liu 2007)。また短軸方向に傾けた時の滑落角は  $9$  度から  $15$  度である一方、長軸方向に傾けた時の滑落角は  $3$  度から  $5$  度であり (Feng et al. 2002), 異方性を持った滑落角を示す。一般に接触角が  $150$  度以上かつ滑落角が  $10$  度以下である場合、自浄性を持つとされており (Koch & Barthlott 2009), イネはハスと同様にロータス効果を持つと考えられる。また上に述べたイネの葉の表面構造はワックスに覆われた乳頭状突起を多数もつという点でハスと類似しており、ロータス効果の発現機構の関連性が示唆される。

このように超撥水性で自浄作用を持つ表面構造を持ち、モデル植物として分子基盤の整ったイネは、植物の表皮においてロータス効果を発現する遺伝的制御機構を明らかにする上で優れたモデルとなりうる。その足がかりとして有用なのが撥水性に異常を持つ変異体である。イネの突然変異体の中には葉が水をはじかず、濡れたように見える濡れ葉変異体 (*dripping wet leaf*) が知られている (Welker & Nagamine 1996)。しかしそれらの詳細な解析は行われていなかった。

そこで筆者らはイネの変異体コレクションのうち、濡れ葉性を示すと記載のあった  $100$  以上の系統を収集し、接触角を測定することによって濡れ葉性を定量的に評価した。その結果、半数以上の系統において、野生型と比較して有意に接触角が低いことが明らかとなった。更にそれらのいくつかの系統についてその表面構造を走査型電子顕微鏡で観察したところ、野生型 (図 3a) と比較してワックスの形態に異常があるもの (図 4a) や、乳頭状突起の形状や大きさ、密度に異常があるもの (図 4b) が確認された。

このことから、イネの濡れ葉性は表面のワックスや乳頭状突起の異常など、様々な原因によって生じると考えられる。特に乳頭状突起の異常が撥水性に関わることを示す例として、*bright green leaf (bgl)* 変異体が知られている。*bgl*は、植物特異的 RhoファミリーGTPaseである Rop/Rac GTPaseにおいて、GDPの解離とGTPの結合を促進すると考えられる RopGEFを原因遺伝子とし、葉身の向軸側と背軸側において $5\mu\text{m}$ 以下の小さい乳頭状突起が消失

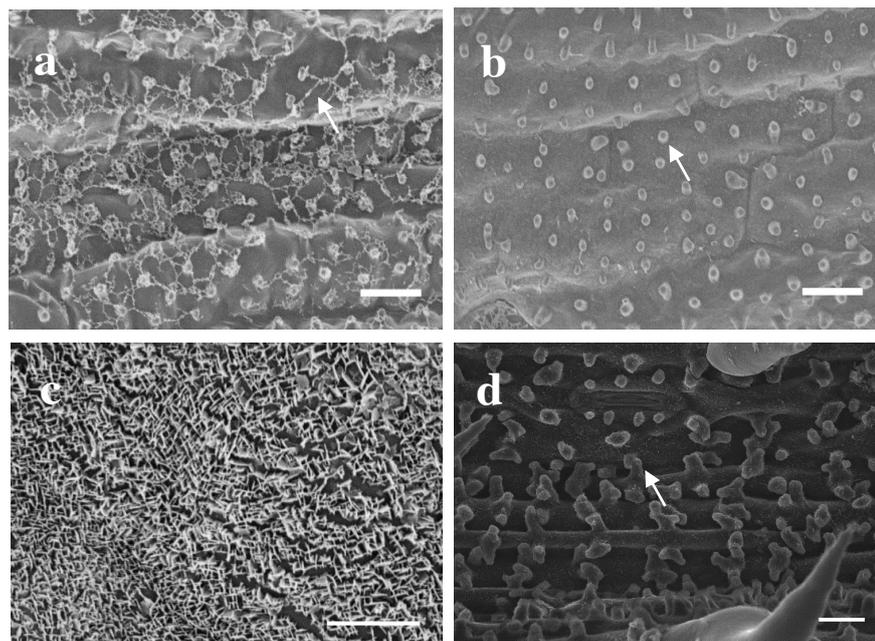


図4. 撥水性に異常がみられるイネ変異体の表面構造

a. CM371, b. TCM3016, c. *bgl* 変異体, d. *ntm* 変異体

Bars= $10\mu\text{m}$  (a, b, d),  $5\mu\text{m}$  (c)

白矢印は異常が見られる箇所を示す。a: 網状のワックスが見られる。b: 乳頭状突起が小さい。c: 乳頭状突起がみられない。d: 過伸長した乳頭状突起が見られる。

する(図4c) (Yoo et al. 2011)。また、当研究室では乳頭状突起が伸びる表現型を示す *narutomaki (ntm)* 変異体が同定されている(図4d)。これらの葉について接触角を測定したところ、ともに野生型に比べ接触角が有意に低下していることが明らかとなった。このことから乳頭状突起の撥水性への関与が強く示唆される。

以上のことから葉の撥水性は乳頭状突起、ワックス、クチクラといった表面構造に関わる様々な因子が寄与していると考えられる。すでにワックス・クチクラ形成に関与する遺伝子はシロイヌナズナを中心に多数報告され (Samuels et al. 2008), イネにおいても *OsGLI* や *OsWRI*, *WSLI* などが報告されている (Qin et al. 2011, Wang et al. 2012, Yu et al. 2008)。その一方で、イネでは乳頭状突起形成に関与する遺伝子は *bgl* 変異体の原因遺伝子である *OsRopGEF10* のみであり (Yoo et al. 2011), ほとんど研究が行われていない。イネ以外での細胞表面の微細構造に関与する遺伝子として MYB 転写因子があげられている (Yoo et al. 2011)。キンギョソウ (*Antirrhinum majus*) の花卉にある円錐細胞にはイネの乳頭状突起と形態が似た乳頭様の突起が存在し、その形成を制御する *MIXTA* は MYB 転写因子をコードしている (Glover & Martin 1998, Martin et al. 2002, Noda et al. 1994)。またペチュニア (*Petunia hybrida*) において *MIXTA* 様遺伝子の *PhMYB1* が細胞の方向性のある成長を制御していること (Baumann et al. 2007), ミヤコグサ (*Lotus japonicus*) の *LjMYB17-like* をタバコで過剰発現させると乳頭状突起の顕著な増加が認められる (Brockington et al. 2013) ことが知られている。

しかしながら、乳頭状突起をはじめとした細胞表面の微細構造の分子遺伝学的な制御機構については不明な点が多く、更なる解析が求められている。

#### 4. 撥水性の応用と今後の展望

ロータス効果を持った物質は自浄作用を示すため、速乾性を持ち表面は常に汚れのない状態に保たれる。このような生物が持つ優れた特徴を模倣し、製品開発に役立てる研究分野はバイオミメティクス (biomimetics) と呼ばれる。ロータス効果はバイオミメティクスの分野でも注目を集めており、これまでもさまざまな技術により、ハスの葉の表面に類似した微細構造を作り出すことで超撥水性を持つ素材が実現されてきた (Roach et al. 2008)。微細構造を持った表面は構造が壊れたり変化したりしやすいものの、塗装やレインコートといった様々な製品に応用されている (Koch & Barthlott 2009)。コーティングすることで微細構造を作り超撥水性を生み出すような薬剤も開発されており、ガラスや建物などに広く応用できることが期待されている (Su 2010)。またイネの撥水性は前述したとおりハスとは異なり、波打った表皮や乳頭状突起の配置によって、長軸方向に傾けた時に滑落角が特に低くなるという異方性をもった撥水性を示すことが知られている (Feng et al. 2002)。既にイネの表面構造を模した素材も作られており (Lee et al. 2013)、こうした特性を工業的に利用することも可能であろう。

ここまで植物の葉の表皮構造と撥水性の関わりについて概説してきた。特にイネはロータス効果を持つモデル植物として、超撥水性の分子遺伝学的な基盤を明らかにする最も適した研究材料であると考えられる。変異体や分子遺伝学的な解析を用いた今後の更なる解析によって、植物における撥水性発現の仕組みについての理解、更には新たな応用的利用の可能性が深まることを期待している。

#### 引用文献

- Barthlott, W., & Neinhuis, C. 1997. Purity of the sacred lotus, or escape from contamination in biological surfaces. *Planta* 202: 1-8.
- Barton, M.K. 2007. Making holes in leaves: promoting cell state transitions in stomatal development. *Plant Cell* 19: 1140-1143.
- Baumann, K., Perez-Rodriguez, M., Bradley, D., Venail, J., Bailey, P., Jin, H., Koes, R., Roberts, K., & Martin, C. 2007. Control of cell and petal morphogenesis by R2R3 MYB transcription factors. *Development* 134: 1691-1701.
- Bhushan, B., & Jung, Y.C. 2008. Wetting, adhesion and friction of superhydrophobic and hydrophilic leaves and fabricated micro/ nanopatterned surfaces. *J. Phys.: Condens. Matter* 20: 225010.
- Brockington, S.F., Alvarez-Fernandez, R., Landis, J.B., Alcorn, K., Walker, R.H., Thomas, M.M., Hileman, L.C., Glover, B.J. 2013. Evolutionary analysis of the MIXTA gene family highlights potential targets for the study of cellular differentiation. *Mol. Biol. Evol.* 30: 526-540.
- Ensikat, H.J., Ditsche-Kuru, P., Neinhuis, C., Barthlott, W. 2011. Superhydrophobicity in perfection: the outstanding properties of the lotus leaf. *Beilstein J. Nanotechnol.* 2: 152-161.

- Epstein, E. 1999. Silicon. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50: 641–664.
- Extrand, C.W. 2005. Modeling of ultralyophobicity: suspension of liquid drops by a single asperity. *Langmuir* 21: 10370-10374.
- Feng, L., Li, S., Li, F., Li, H., Zhang, L., Zhai, J., Song, Y., Liu, B., Jiang, L., & Zhu, D. 2002. Super-hydrophobic surfaces: from natural to artificial. *Adv. Mater.* 14: 1857–1860.
- Glover, B.J. 2000. Differentiation in plant epidermal cells. *J. Exp. Bot.* 51: 497-505.
- Glover, B.J., Martin, C. 1998. The role of petal cell shape and pigmentation in pollination success in *Antirrhinum majus*. *Heredity* 80: 778-784.
- Guo, Z., & Liu, W. 2007. Biomimic from the superhydrophobic plant leaves in nature: Binary structure and unitary structure. *Plant science* 172: 1103-1112.
- Holloway, P.J. 1970. Surface factors affecting the wetting of leaves. *Pestic. Sci.* 1: 156-163.
- Itoh, J., Nonomura, K., Ikeda, K., Yamaki, S., Inukai, Y., Yamagishi, H., Kitano, H. & Nagato, Y. 2005. Rice plant development: from zygote to spikelet. *Plant Cell Physiol.* 46: 23-47.
- Jenks, M.A., Joly, R.J., Peters, P.J., Rich, P.J., Axtell, J.D., & Ashworth, E.N. 1994. Chemically induced cuticle mutation affecting epidermal conductance to water vapor and disease susceptibility in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Plant Physiol.* 105: 1239-1245.
- Kang, B.H., Busse, J.S., & Bednarek, S.Y. 2003. Members of the Arabidopsis Dynamin-Like gene family, ADL1, are essential for plant cytokinesis and polarized cell growth. *Plant Cell* 15: 899-913.
- Karthick, B., & Maheshwari, R. 2008. Lotus-inspired nanotechnology applications. *Resonance* 13: 1141-1145.
- Koch, K., & Barthlott, W. 2009. Superhydrophobic and superhydrophilic plant surfaces: an inspiration for biomimetic materials. *Philos. Trans. A Math. Phys. Eng. Sci.* 367: 1487-1509.
- Korndörfer, G.H., & Lepsch, I. 2001. Effect of silicon on plant growth and crop yield. In: Datnoff L.E., Snyder, G.H., & Korndörfer, G.H. (eds.) *Silicon in agriculture*. pp 133–147. Elsevier Press, Amsterdam.
- Krauss, P., Markstader, C., & Riederer, M. 1997. Attenuation of UV radiation by plant cuticles from woody species. *Plant Cell Environ.* 20: 1079-1085.
- Lee, S.G, Lim, H.S., Lee, D.Y., Kwak, D, & Cho, K. 2013. Tunable anisotropic wettability of rice leaf-like wavy surfaces. *Adv. Funct. Mater.* 23: 547-553.
- Li, W., & Amirfazli, A. 2008. Hierarchical structures for natural superhydrophobic surfaces. *Soft Matter* 4: 462-466.
- Li, W., Wu, J., Weng, S., Zhang, D., Zhang, Y., & Shi, C. 2010. Characterization and fine mapping of the glabrous leaf and hull mutants (*gli*) in rice (*Oryza sativa* L.) *Plant Cell Rep.* 29: 617–627.
- Ma, J.F., Takahashi, E. 2002. Functions of silicon in plant growth. In: *Soil, fertilizer, and plant silicon research in Japan*. pp. 5–26. Elsevier Press, Amsterdam.
- Martin, C., Bhatt, K., Baumann, K., Jin, H., Zachgo, S., Roberts, K., Schwarz-Sommer, Z., Glover, B.J., & Perez-Rodrigues, M. 2002. The mechanics of cell fate determination in petals. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 357: 809–813.

- Mockenhaupt, B., Ensikat, H.J., Spaeth, M., & Barthlott, W. 2008. Superhydrophobicity of biological and technical surfaces under moisture condensation: Stability in relation to surface structure. *Langmuir* 24: 13591-13597.
- Neinhuis, C., & Barthlott, W. 1997. Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces. *Ann. Bot.* 79: 667-677.
- Noda, K., Glover, B.J., Linstead, P., & Martin, C. 1994. Flower colour intensity depends on specialized cell shape controlled by a Myb-related transcription factor. *Nature* 369: 661-664.
- Prasad, V., Strömberg, C.A.E., Leaché, A.D., Samant, B., Patnaik, R., Tang, L., Mohabey, D.M., Ge, S. & Sahni, A. 2011. Late Cretaceous origin of the rice tribe provides evidence for early diversification in Poaceae. *Nature communications* 2, 480
- Qin, B.X., Tang, D., Huang, J., Lia, M., Wu, X.R., Lu, L.L., Wang, K.J., Yub, H.X., Chen, J.M., Gu, M.H. & Cheng, Z.K. 2011. Rice *OsGLI-1* is involved in leaf cuticular wax and cuticle membrane. *Mol. Plant* 4: 985-995.
- Ramsay, N.A., & Glover, B.J. 2005. MYB–bHLH–WD40 protein complex and the evolution of cellular diversity. *Trends Plant Sci.* 10: 63-70.
- Riederer, M., & Schreiber, L. 2001. Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. *J. Exp. Bot.* 52: 2023-2032.
- Roach, P., Shirtcliffe, N.J., & Newton, M.I. 2008. Progress in superhydrophobic surface development. *Soft matter* 4: 224-240.
- Sambade, A., Findlay, K., Schaffner, A.R., Lloyd, C.W., & Buschmann, H. 2014. Actin-dependent and –independent functions of cortical microtubules in differentiation of *Arabidopsis* leaf trichomes. *Plant Cell* 26: 1629-1644.
- Samuels, L., Kunst, L., & Jetter, R. 2008. Sealing plant surfaces: cuticular wax formation by epidermal cells. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59: 683–707.
- Stosch, A.K., Solga, A., Steiner, U., Oerke, E.-C., Barthlott, W., & Cermann, Z. 2007. Efficiency of self-cleaning properties in wheat (*Triticum aestivum* L.) *J. Appl. Bot. Food. Qual.* 81: 49-55.
- Su, C. 2010. Facile fabrication of a lotus-effect composite coating via wrapping silica with polyurethane. *Appl. Surf. Sci.* 256: 2122-2127.
- Szymanski, D.B., Lloyd, A.M. & Marks, M.D. 2000. Progress in the molecular genetic analysis of trichome initiation and morphogenesis in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci.* 5: 214-219.
- Wang, Y., Wan, L., Zhang, L., Zhang, Z., Zhang, H., Quan, R., Zhou, S., & Huang, R. 2012. An ethylene response factor OsWR1 responsive to drought stress transcriptionally activates wax synthesis related genes and increases wax production in rice. *Plant Mol Biol* 78:275–288.
- Welker, O.A., & Nagamine, T. 1996. Structural differences of wax particles in dripping leaf mutants of rices in relation to their wettability. *Jpn. J. Crop. Sci.* 65: 43-44.
- Yeats, T.H., & Rose, J.K.C. 2013. The formation and function of plant cuticles. *Plant Physiol.* 163: 5-20.
- Yoo, J.H., Park, J.H., Cho, S.H., Yoo, S.C., Li, J., Zhang, H., Kim, K.S., Koh, H.J., & Paek, N.C. 2011. The rice

*bright green leaf (bgl)* locus encodes OsRopGEF10, which activates the development of small cuticular papillae on leaf surfaces. *Plant Mol Biol* 77: 631–641.

Yu, D., Ranathunge, K., Huang, H., Pei, Z., Franke, R., Schreiber, L., & He, C. 2008. Wax Crystal-Sparse Leaf1 encodes a  $\beta$ -ketoacyl CoA synthase involved in biosynthesis of cuticular waxes on rice leaf. *Planta* 228:675–685.