

ジャスモン酸メチルによる バラの奇形花発生軽減

明治大学農学部

金枝 怜
半田 高

はじめに

日本では、2022 年度に約1 億8,900 万本のバラが生産され、国内第3 位の切り花生産量となっている（農林水産省 2023）。しかし、近年では安価な輸入バラ切り花が増加しており、国産バラ切り花とのすみ分けが求められている。そこで近年、国産バラ切り花の優位性として、鮮度が重要となる芳香性品種の需要が高まっている。

日本で最も生産量の多い芳香性バラ切り花品種は‘イヴ・ピアッチェ’である。この品種は約 50 枚の桃色花弁

からなる牡丹に似た八重咲きの華やかな花形により人気があるが、開花中に花弁が向軸側に湾曲した奇形花弁が頻発する。この奇形花弁は正常な開花を妨げ、花の香りも変質して弱まり、切り花品質が著しく低下する。著者らはこの奇形花を「インカーブ花」と名付けた（図 -1A, B）。インカーブ花は‘イヴ・ピアッチェ’とその枝変わり品種群や、‘ホワイトクリスマス’などの花弁数の多い一部の品種でも同様に見られることが知られている。著者らの先行研究（富山ら 2013）で、インカーブ花は花弁表皮細胞の構造が凸レンズ状の立体構造であることから、開花段

階における花弁表皮細胞は未成熟である可能性が考えられる（図 -1C, D）。しかし、インカーブ花の発生機構については未だ明らかになっておらず、根本的な対策はなされていないのが現状であった。

オーキシシンやジベレリンなどの植物ホルモンは、細胞の分裂と肥大を制御するための重要な因子であり、花の発達においても多くの報告がなされている。そこで著者らは、花蕾発達時の花弁の内生酸性植物ホルモンを調査した（Kaneeda *et al.* 2024）。そして、収穫後のインカーブ花弁数を抑制し、正常に展開させるために、様々な植物ホルモンを活け水に添加し、その影響を調査した（Kaneeda *et al.* 2023）。また、栽培時においてインカーブ花の発生そのものを抑制するために、収穫前の花蕾に植物ホルモンを散布し、その影響を調査した（Kaneeda *et al.* 2024）。

1. 花蕾発達時の花弁の 内生酸性植物ホルモン

2021 年に明治大学の温室で栽培された‘イヴ・ピアッチェ’から花弁を採取し、内生植物ホルモンの測定に使用した。2021 年4 月から7 月まで、各発達段階（ステージ0～4、図 -2）の花から全花弁を採取した。ステージ1 は、萼片が90° に広がった未熟な花蕾を意味する。この段階では、正常花とインカーブ花の間に形態的な区別はない。ステージ2 は、萼片が180° に

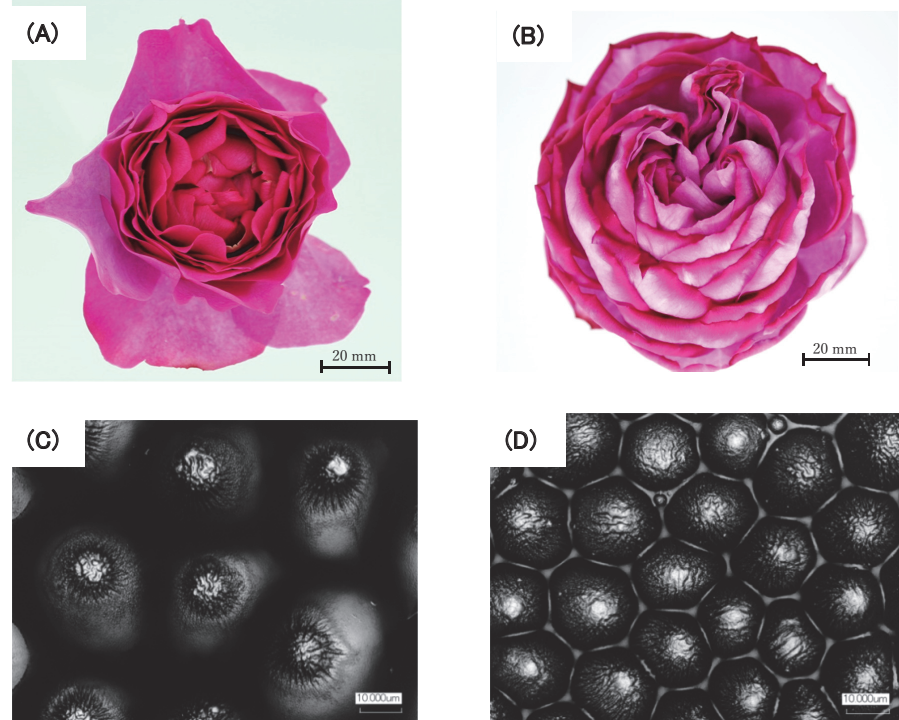


図-1 バラ‘イヴ・ピアッチェ’の (A) 正常花と (B) インカーブ花、および花弁縁部向軸側細胞のユニバーサルズーム顕微鏡写真 (150 倍) の (C) 正常花と (D) インカーブ花。(富山ら 2013)

※正常花は切り花長 70 cm、茎径 6 mm、インカーブ花は切り花長 60 cm、茎径 8 mm のものを使用

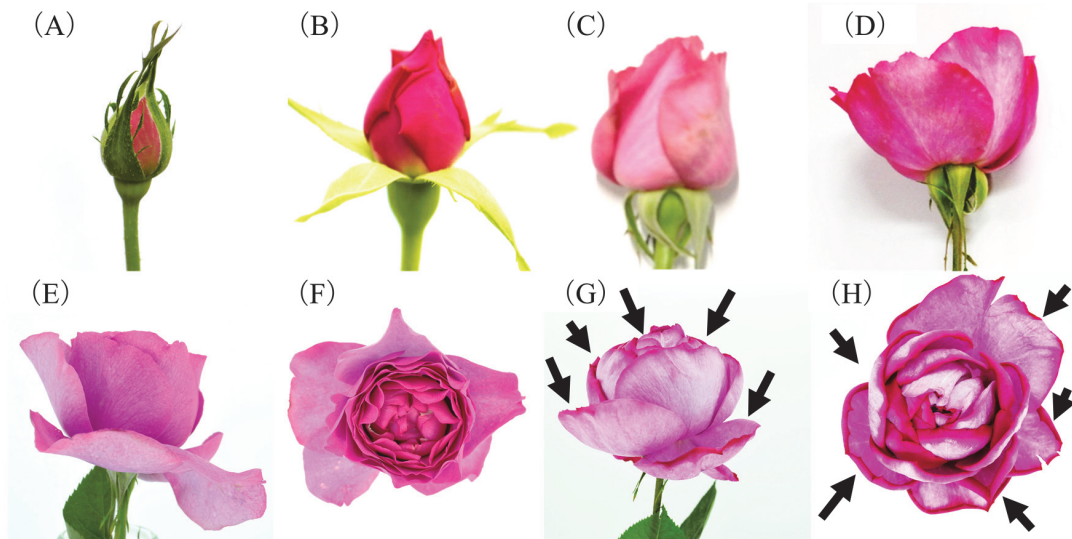


図-2 使用した開花ステージおよび正常花とインカーブ花の形態の違い (Kaneeda *et al.* 2024)

(A): ステージ 0, (B): ステージ 1, (C): ステージ 2, (D): ステージ 3,

(E) と (F): ステージ 4 の正常花, (G) と (H): ステージ 4 のインカーブ花.

※矢印はインカーブ花弁を示す

※ステージ 0 は正常花とインカーブ花の区別なし

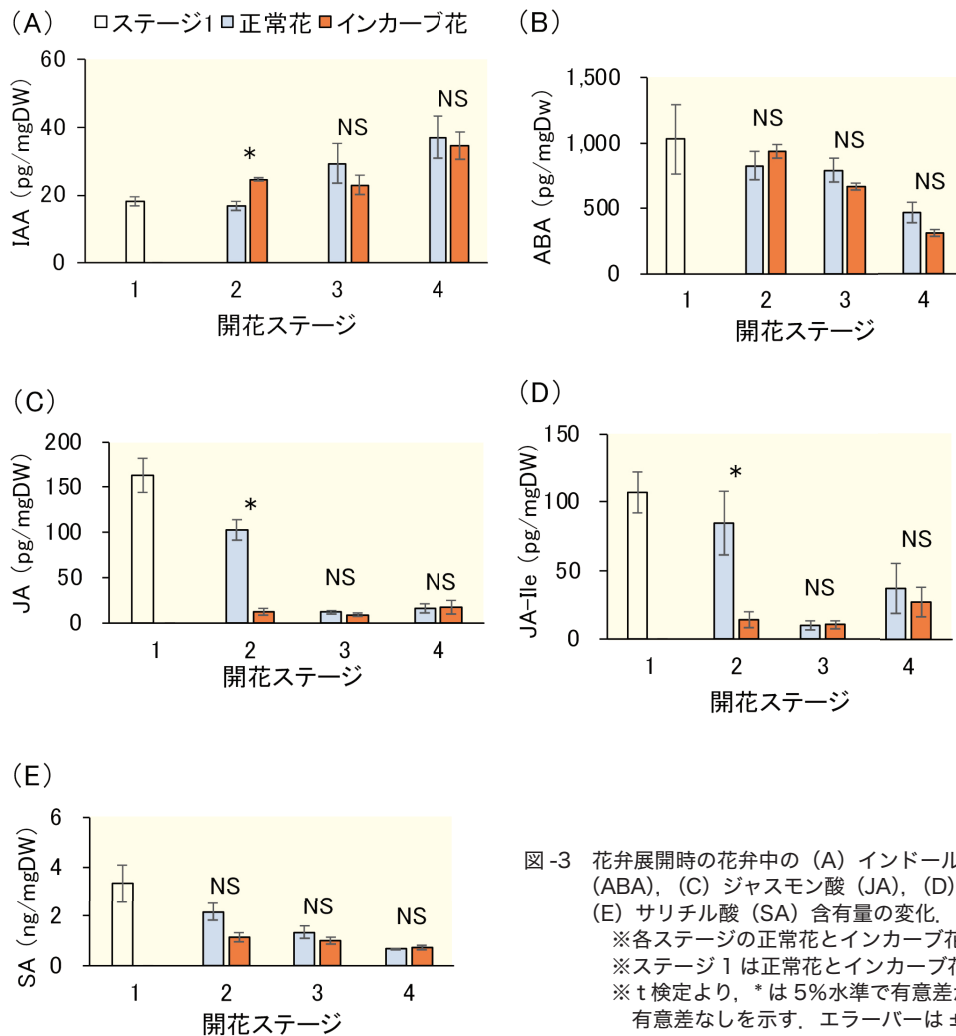


図-3 花弁展開時の花弁中の (A) インドール-3-酢酸 (IAA), (B) アブシジン酸 (ABA), (C) ジャスモン酸 (JA), (D) ジャスモン酸イソロイシン (JA-Ile), (E) サリチル酸 (SA) 含有量の変化. (Kaneeda *et al.* 2024).

※各ステージの正常花とインカーブ花ともに n=3.

※ステージ 1 は正常花とインカーブ花の区別なし.

※t検定より, *は5%水準で有意差があることを示し, NSは有意差なしを示す. エラーバーは±標準誤差を示す.

広がった、花弁が展開する直前の成熟花蕾を意味する。この段階では、シュート長と花床径の違いにより、正常花とインカーブ花を区別することができる。ステージ3は、外側の5枚の花弁が展開した開花段階で、インカーブ花がはっきりと確認できる。ステージ4では、外側の花弁10枚が展開して花の発達は完了する。採取後に花弁の新鮮重を計測し、液体窒素で凍結し、分析まで-80℃で保管した。分析は、ジベレリン酸 (GA1 および GA4)、インドール-3-酢酸 (IAA)、アブシジン酸 (ABA)、ジャスモン酸 (JA)、ジャスモノイルイソロイシン (JA-Ile) およびサリチル酸 (SA) について、先行研究 (Kanno *et al.* 2016) の方法で実施した。

分析の結果、GA1 または GA4 は全ステージで検出されず、ABA および SA 含有量は全ステージにおいて正常花とインカーブ花との間に有意差はなかった (図-3B, E)。IAA 含有量はステージ2ではインカーブ花が正常花よりも高くなったが、ステージ3または4では有意差はなかった (図-3A)。JA 含有量は、正常花とインカーブ花の両方でステージ1から2にかけて減少し、インカーブ花は正常花よりも急激に減少した (図-3C)。その後、正常花の JA 含有量も急激に低下し、ステージ3および4では正常花とインカーブ花の間に有意差はなくなった。JA-Ile 含有量も、JA 含有量と同様の変化を示した (図-3D)。

以上の結果より、正常花とインカー

ブ花の間では、開花の初期段階であるステージ2で、IAA, JA, JA-Ile の含有量に有意差があることがわかった。これは、インカーブ花が開花初期段階に生じることを示唆している。バラの奇形花の一種であるブルヘッドは、低温や高温など不適切な温度条件下でバラを栽培した場合に頻発するが、ブルヘッド花では内生サイトカイニン活性が増加する一方、内生ジベレリン様物質の活性は減少することが報告されている (Zieslin *et al.* 1979)。このことから、開花開始時の何らかのストレスが、インカーブ花の内生植物ホルモンの変化を引き起こす可能性が考えられる。ステージ2では、インカーブ花の IAA 含有量が正常花よりも有意に高かったが、Aloni *et al.* (2006) は、シロイヌナズナの花蕾発達中の葯に含まれる高濃度の IAA が、花弁や蜜腺など葯に隣接する花器官の成長を遅らせて雄ずいと同期させることを報告している。したがって、本研究のステージ2においてインカーブ花の IAA 濃度が高いことは、花弁成長を制限する要因である可能性が考えられる。一方、ステージ2の JA および JA-Ile 含有量は、インカーブ花が正常花よりも大幅に低く、正常花のわずか約25%であった。シロイヌナズナの JA 合成に関与する *opr3* 遺伝子は、花弁サイズ、細胞の肥大、維管束の配置パターンの変化を引き起こすが、外生 JA 投与により *OPR3* 花弁の表現型を回復させた (Brioudes *et al.* 2009)。この結果は、花弁の発達中に JA によって開始され

るシグナルが、花弁成長の後期段階の細胞増殖と花脈形成の制御に関与していることを示唆している。ハクサイ (*Brassica campestris* ssp. *pekinensis*) の花弁変性変異体 (*pdm*) では、野生型 (FT) と比較して、JA 濃度が低下し、花弁長に影響を与えた (Peng *et al.* 2019)。また、JA 生合成部位が失われた八重咲きユリ品種 'Doubleen' では、花被片中の JA 濃度が低いと花被の伸長が強く抑制されるが、ジャスモン酸メチル (MeJA) を処理すると花被片は伸長した (Fukasawa *et al.* 2023)。これらの結果は、バラにおける花弁中の低濃度の JA がインカーブ花の形成に関与し、外生ジャスモン酸を処理することによってインカーブ花を抑制できる可能性を示唆している。

2. 収穫後におけるインカーブ花の抑制方法の検討

‘イヴ・ピアッチェ’の収穫後に内生植物ホルモンを施用することで、インカーブ花弁数の増減に与える影響を調査した (Kaneeda *et al.* 2023)。花茎を30 cm 長に切り、葉からの蒸散と転流糖の影響を避けるため、すべての葉を除去した。実験1では、花茎の基部を、対照区の0.005% (w/v) KathonTM CG (抗菌剤, Rohm and Hass 社) を含む脱イオン水、または MeJA パルス吸水処理用に500 μM MeJA (和光純薬工業株式会社) を加えた脱イオン水に置いた。MeJA パルス吸水処理は、切り花を500 μM

表-1 MeJA パルス吸水または SA 連続吸水処理した切り花の満開までの日数および花の日持ち.
(Kaneeda *et al.* 2023)

	処理区	満開までの日数 (日)	花の日持ち (日)
実験 1	対照区	3.33 ± 0.30	4.50 ± 0.20
	MeJA パルス吸水区	3.86 ± 0.13	4.86 ± 0.13
	有意差	NS	NS
実験 2	対照区	3.88 ± 0.30	5.52 ± 0.12
	MeJA パルス吸水区	4.56 ± 0.20	5.48 ± 0.14
	SA 連続吸水区	3.80 ± 0.18	5.40 ± 0.14
	有意差	NS	NS

MeJA 溶液に 24 時間置いた後、対照区と同じ溶液に移した。糖による開花への影響を避けるため、溶液に糖は加えなかった。切り花は処理ごとに 8 本使用し、50 mL 溶液の入ったメスシリンダーに個別に挿し、24±2°C、相対湿度 60±10%、16 時間明期 [光合成光量子束密度 (PPFD): 20 ~ 40 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$] に設定したインキュベーター (LH-80LED-DT, 日本医科器械製作所) に置いた。実験 2 では、実験 1 と同じ方法で切り花を処理ごとに 5 本使用し、以下の 3 処理区で実験 1 と同じ設定のインキュベーターに置いた: (1) 対照区の 0.005% (w/v) KathonTM CG を含む脱イオン水, (2) 0.005% (w/v) KathonTM CG を含む 500 μM MeJA パルス吸水処理区, および (3) 0.005% (w/v) KathonTM CG を含む 500 μM SA 連続吸水処理区。サリチル酸 (SA) は、花の日持ちが終了するまで切り花中のジャスモン酸の生合成を阻害するため、連続給水处理とした。満開までの日数は、花の中心部に雄ずいと雌ずいが見えた日と判定した。花の日持ちは、一般財団法人日本花普及センターの「切り花の日持ち評価レファレンステストマニュアル 2020 年版」(公益財団法人日本花普及センター 2020) に従い、花卉の萎れ、ブルーイング、花卉の変色により評価した。バラの一部の品種は開花後期に花卉が青く褪色することがあり、この現象はブルーイングと呼ばれる (Yasuda 1970)。各項目はマニュアルの A から D で評価し、C が 2 つ

※実験 1 の各処理区の切り花本数は n=8.

※実験 2 の各処理区の切り花本数は n=5.

※NS は有意差なしを示す(実験 1 は t 検定, 実験 2 は Tukey 法).

平均値±標準誤差を示す.

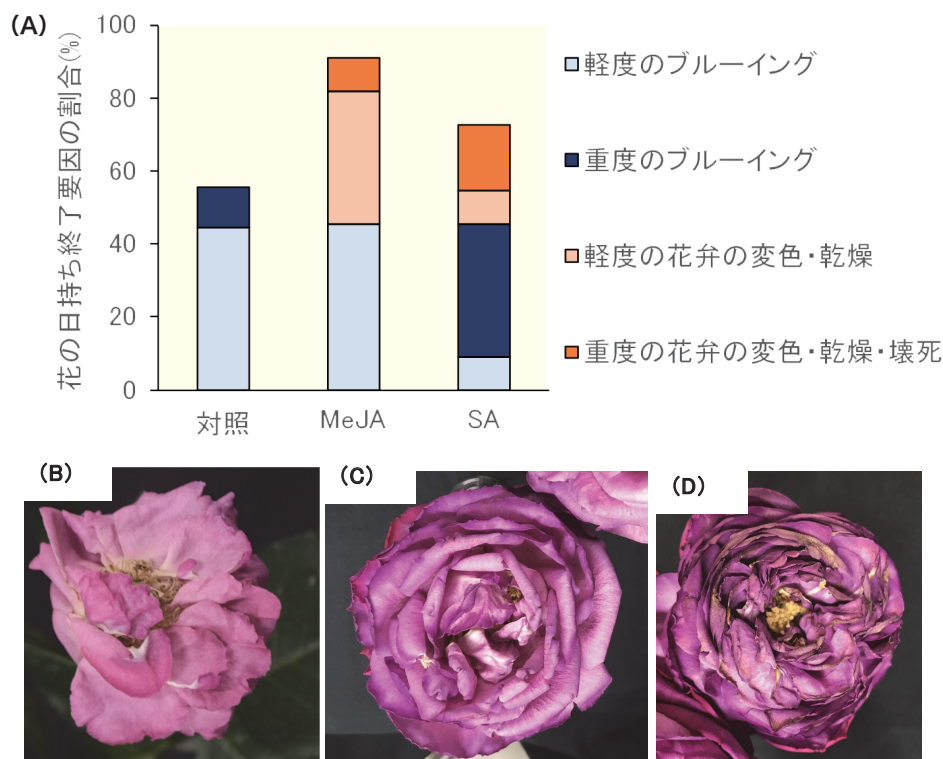


図-4 (A) MeJA または SA 処理した切り花の花持の日持ち終了時の要因の割合および日持ち終了時点の (B) 対照区, (C) MeJA パルス吸水処理区, (D) SA 連続吸水処理区の花弁の状態. (Kaneeda *et al.* 2023)

※各処理区の切り花本数は n=5.

以上、またはDが1つ以上になった時点で花の日持ち終了とした。実験2の花の日持ち終了時の各要因の割合は、各要因を生じた切り花の数を切り花総数で割ることで決定した。

実験1の結果、MeJAパルス吸水処理で花の日持ちは延長しなかったが、満開までの日数が半日長くなる傾向にあった(表-1)。先行研究でも、MeJA処理によりバラ切り花の開花が遅れることが報告されている(Horibe and Makita 2019; 2021)。実験2の結果、MeJAパルス吸水処理、サリチル酸(SA)連続吸水処理および対照区との3区間で花の日持ちに有意差は見られなかった(表-1)。また、実験1と同様にMeJAパルス吸水処理は、満開までの日数が増加する傾向を示した。以上より、MeJAパルス吸水処理区における満開までの日数の増加は、Horibe *et al.* (2013)の報告と同様、MeJAがバラ切り花の開花プロセスを遅らせたことを示唆している。バラ切り花の観賞価値はつぼみから満開までの開花過程にもあるため(Horibe and Makita 2019)、満開までの日数を長くするMeJA処理は切り花の品質を向上させる可能性がある。全処理区において、花の日持ち終了時の要因はブルーイングが最も一般的であったが、ブルーイングの程度は処理区間で異なった(図-4)。SA連続吸水処理区では、花卉のブルーイングが最も一般的であったが、MeJAパルス吸水処理区のブルーイングは軽度であった。MeJAパルス吸水処理区における花

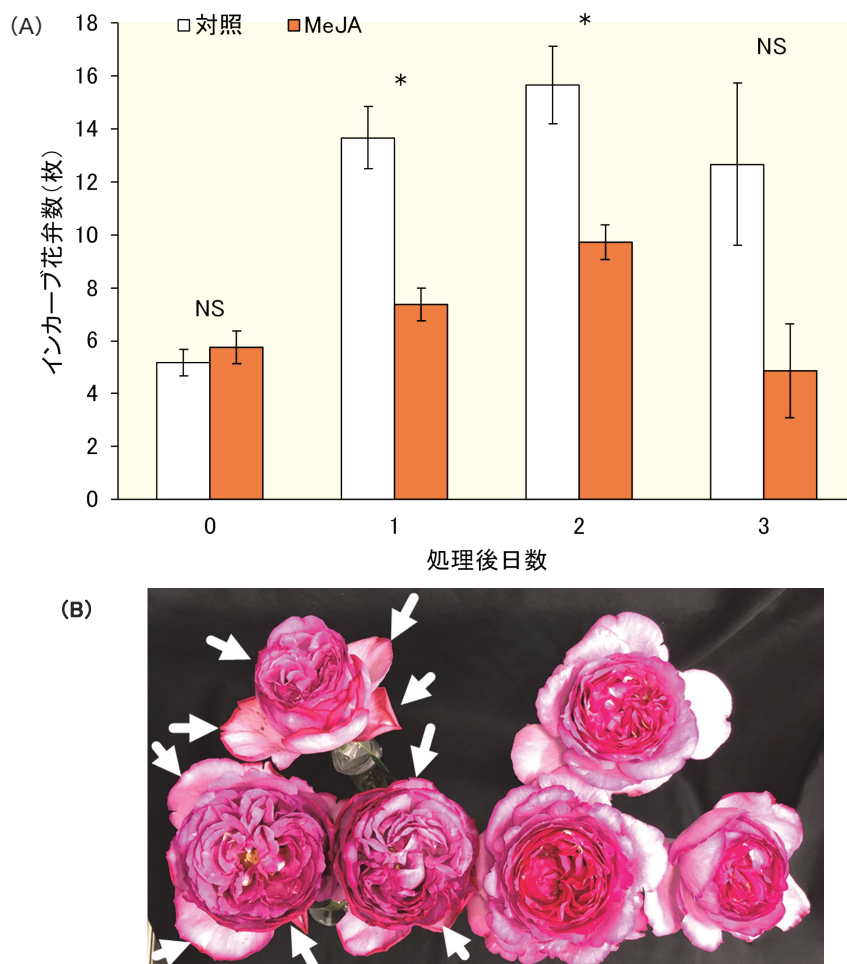


図-5 (A) 切り花へのMeJAパルス吸水処理後のインカーブ花弁数の推移および(B) 処理後3日目時点の各処理区(左3花:対照区 右3花:MeJA区)の切り花。(Kaneeda *et al.* 2023)

※各処理区の切り花本数はn=8.
※t検定より、*は5%水準で有意差があり、NSは有意差なしを示す。
エラーバーは±標準誤差を示す。
※矢印はインカーブ花弁を表す。

の日持ち終了の主要因は、花卉のわずかな変色であり、花卉の萎れやひどく変色した花卉はわずかであった(図-4A, C)。一方、対照区およびSA連続吸水区では花卉の変色や萎れがより多く見られ、対照区は、全処理区中で最も花卉の萎れがひどかった(図-4B, D)。

両実験において、MeJAパルス吸水処理区は、対照区と比較してインカーブ花弁数が大幅に減少した(図-5, 図-6)。著者ら(2019)は、インカーブ花の開花初期におけるインベルターゼ活性が急激に低下していることを示した。また、Horibe *et al.* (2013)は、

MeJA処理が切り花のインベルターゼ活性をより高いレベルで維持できることを報告している。したがって、本研究で、MeJAパルス給水がインカーブ花弁数の抑制に有効であったのは、開花初期のインベルターゼ活性の急激な低下をMeJAが抑制した可能性がある(Kaneeda *et al.* 2023)。また、SA連続吸水処理区は対照区と比較してインカーブ花弁数が増加した。SAは13S-ヒドロペルオキシリノレン酸から12-オキソ-フィトジエン酸への変換を阻害し、JA合成を阻害することでシグナル伝達経路を阻害することが知られている(Doares *et al.* 1995;

Pieterse *et al.* 2012)。また、SA はシロイヌナズナにおいて JA 経路に負のクロストークを及ぼすことが示されている (Proietti *et al.* 2013)。本研究の切り花における JA の生合成は SA によって阻害された可能性がある。ただし、正常花とインカーブ花の花弁中の SA 含有量は極めて少なく、両者に有意差もなかったことから、SA 自体はインカーブ花の発生には関与していない可能性が高い。インカーブ花の発生要因を解明するにあたって、今後は SA 以外の植物ホルモン処理によるインカーブ花弁の発生増加を試みる必要があると考える。また、今回の実験では、溶液に糖を添加しなかったため、対照区に比べて花の日持ちを有意に延長することができなかったと考えられるため、今後はインカーブ花弁の抑制および花の日持ち延長を目的として、植物ホルモンと糖の併用処理を試みる。

結論として、MeJA パルス吸水処理は、‘イヴ・ピアッチェ’において満開になるまでの日数を延長し、インカーブ花弁数を減少させることで切り花の品質を改善した。対照的に SA 連続吸水処理は、インカーブ花弁数を増加し切り花の品質を低下させた。これらの結果は、MeJA と SA が‘イヴ・ピアッチェ’におけるインカーブ花弁の発達に対して拮抗的な影響を及ぼすことを示唆している。

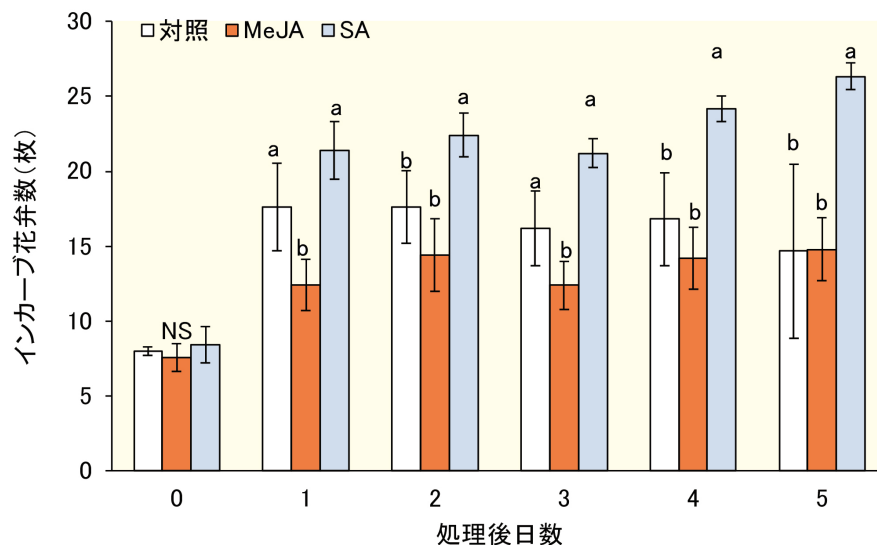


図-6 MeJA パルス吸水または SA 連続吸水処理した切り花品種のインカーブ花弁数の推移 (Kaneeda *et al.* 2023)

※各処理区の花本数は n=5.

※ Tukey 法より、各処理後日数における処理区の異なるアルファベット間には 5%水準で有意差があることを示し、NS は有意差なしを示す。

エラーバーは ± 標準誤差を示す。

3. 栽培時におけるインカーブ花の抑制方法の検討

先行研究より、バラ切り花では収穫後に酸性インベルターゼ活性が低下し、MeJA 処理がこの低下を抑制することが報告されている (Horibe *et al.* 2013)。したがって、花蕾への MeJA 散布処理は、収穫後に低下する酸性インベルターゼ活性を高い値で維持することが期待できると考えられる。そこで著者らは‘イヴ・ピアッチェ’の収穫前に MeJA の散布処理を行うことで、インカーブ花を減らすことを試み、切り花の品質に与える影響を調査した (Kaneeda *et al.* 2024)。

2020 年に、(1) 100μM MeJA 散布処理および (2) 対照区の脱イオン水散布処理を実施した。散布処理は、ベアサルシュートの花芽が直径 6 ~ 10mm に達し、がく片が破れて色付いた花弁が現れ始めたときに開始した (ステージ 0, 図-2)。その後、ステージ 4 まで花蕾に毎日 3 mL の噴霧液を

均一に湿らせる散布処理を行い、切り花を収穫した。収穫した花は、インカーブ花を特徴付ける形態として、インカーブ花の発生率 (%), インカーブ花弁数, 最大花径 (mm), 花弁新鮮重 (g), 雄ずい長 (mm), 雄ずい新鮮重 (g), 雌ずい長 (mm), 花床径 (mm), 花床新鮮重 (g), およびがく片新鮮重 (g) の 10 項目を測定した。MeJA 散布処理区は 34 本、対照区は 27 本の切り花を測定した。

実験の結果、栽培時の花蕾への MeJA 散布処理は、インカーブ花の発生率とインカーブ花弁数を減少させ、最大花径と雄ずい長を増大させた (表-2)。この結果は、JA がシロイヌナズナの花弁と雄ずいの伸長に必要であることを示す先行研究と共通している (Tabata *et al.* 2010)。また、栽培時の MeJA 散布処理は、収穫後の MeJA パルス吸水処理と比較して、インカーブ花の発生そのものを抑制するのに優れている可能性がある結果を示した。また、内生植物ホルモン含有量の測定結果より (図-3)、インカー

表 -2 栽培時の MeJA 散布処理が花器官に及ぼす影響. (Kaneeda *et al.* 2024)

処理区	対照区	MeJA 区	有意差
インカーブ花発生率(%)	77.78	23.53	—
インカーブ花弁数(枚)	6.26±1.77	1.53±0.71	* ^y
最大花径(mm)	84.60±2.45	96.14±2.04	*
花弁新鮮重(g)	11.69±1.30	10.05±0.69	NS
雄ずい長(mm)	8.67±0.43	8.82±0.27	*
雄ずい新鮮重(g)	0.17±0.02	0.14±0.01	NS
雌ずい長(mm)	9.79±0.69	9.44±0.27	NS
花床径(mm)	12.67±0.42	11.75±0.25	NS
花床新鮮重(g)	1.64±0.16	1.37±0.09	NS
がく片新鮮重(g)	0.33±0.04	0.31±0.02	NS

※各処理区の切り花本数は対照区 n=27, MeJA 処理区 n=34.
※t 検定より, *は 5%水準で有意差があり, NS は有意差なしを示す。
平均値±標準誤差を示す。

ブ花は正常花と比較して開花初期における IAA 含有量が高く、一方で JA と JAIIe 含有量が著しく低くなっている (図 -3A, C, D)。したがって、栽培時の MeJA 散布処理はこのジャスモン酸類の不足を補った可能性が考えられる。

生産者における栽培では、切り花は成熟花蕾であるステージ 2 で収穫されるため、多くの場合、インカーブ花弁が目視では確認されずに出荷および流通される。栽培時の MeJA 散布処理区をステージ 2 で収穫した切り花では、インカーブ花弁は出現せず、対照区の切り花でのみインカーブ花が観察された(データ未掲載)。したがって、栽培時の MeJA 処理は、潜在的なインカーブ花の抑制に効果的である。

栽培時の MeJA 散布処理区は対照区と比較して、開花までの日数や花の日持ちを有意に延長しなかった (データ未掲載)。本実験で花の日持ちを延長できなかったのは、開花のエネルギー源であり、浸透圧調節物質である可溶性糖類が不十分であった可能性が考えられる。したがって、今後の研究では、花の日持ちをさらに延ばすために、収

穫後の花瓶溶液に可溶性糖類を添加する実験が必要と考える。

結論として、栽培時の花蕾への MeJA 散布処理は、収穫時のインカーブ花を抑制することで切り花の品質低下を減少する効果があることが明らかになった。

まとめ

本研究では、収穫後における 500 μM MeJA パルス吸水処理により、インカーブ花弁数を抑制し、切り花の品質を向上させた。また、栽培時における花蕾への連続的な 100 μM MeJA 散布処理により、インカーブ花弁数を抑制し、インカーブ花の発生そのものも抑制した。インカーブ花の発生要因は、花弁が展開する直前のステージ 2 の段階における花弁中の IAA の高蓄積および JA, JAIIe の低蓄積であると考えられる。花弁中 IAA の高蓄積によって、インカーブ花では各形態が大型化した一方で、花弁細胞の肥大が抑制された可能性が考えられる。また、高濃度の IAA は、JAs の生合成を阻

害したことも考えられる。JAs の低蓄積により、インカーブ花ではインベルターゼ活性が維持されずに急落することで、花弁細胞への持続的な吸水が抑制されて細胞肥大が抑制された結果、花弁が向軸側に湾曲してしまう可能性が考えられる。

参考文献

Aloni, R., E. Aloni, M. Langhans and C. I. Ullrich 2006. Role of auxin in regulating *Arabidopsis* flower development. *Planta* 223, 315–328.

Brioudes, F., C. Joly, J. Szécsi, E. Varaud, J. Leroux, F. Bellvert, C. Bertrand and M. Bendahmane 2009. Jasmonate controls late development stages of petal growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 60, 1070–1080.

Browse, J. 2005. Jasmonate: an oxylipin signal with many roles in plants. *Vitam. Horm.* 72, 431–456.

Devoto, A. and J. G. Turner 2003. Regulation of jasmonate—mediated plant responses in *Arabidopsis*. *Ann. Bot.* 92, 329–337.

Doares, H. S., J. Narváez—Vásquez, A. Conconi and C. A. Ryan 1995. Salicylic acid inhibits synthesis of proteinase inhibitors in tomato leaves induced by systemin and jasmonic acid. *Plant Physiol.* 108, 1741–1746.

Fukasawa, T., M. Kojima, Y. Takebayashi, H. Sakakibara, K. Matsushima, K. Yasuba, Y. Yoshida, T. Goto and Y. Kitamura 2023. Low jasmonic acid accumulation causes the defect in the tepal expansion in double—flowered green lily cultivar, ‘Doubleen’. *Sci. Hortic.* 308: 111539. DOI: 10.1016/j.scienta.2022.111539.

Horibe, T., S. Yamaki and K. Yamada 2013. Effects of auxin and methyl jasmonate on cut rose petal growth

- through activation of acid invertase. *Postharvest Biol. Technol.* 86, 195–200.
- Horibe, T. and M. Makita 2019. Methyl jasmonate treatment delays flower opening and petal wilting of three cut rose cultivars. *J. Hortic. Res.* 27, 1–10.
- Horibe, T. and M. Makita 2021. Promotion of flower opening in cut rose cultivars by 1—naphthaleneacetic acid treatment. *Ornam. Hortic.* 27, 314–319.
- Kaneeda, R. and T. Handa. 2019. Changes in carbohydrate content in petal parts of incurved malformed flowers of fragrant cut rose variety ‘Yves Piaget’. *Acta Hort.* 1263: 119–124.
- Kaneeda, R., K. Hardie, K. Hoshino, C. Yoshida and T. Handa 2023. Suppression of malformed petals in cut rose ‘Yves Piaget’ flowers caused by pulse—uptake treatment of methyl jasmonate. *Hort. J.* 92, 335–341.
- Kaneeda, R., Y. Kanno, M. Seo, K. Hardie and T. Handa 2024. Inhibition of malformed incurved flowers in the cut rose cultivar ‘Yves Piaget’ by methyl jasmonate spray treatment of flower buds before harvest. *Hort. J.* 93, 216–223.
- Kanno, Y., T. Oikawa, Y. Chiba, Y. Ishimaru, T. Shimizu, N. Sano, T. Koshiba, Y. Kamiya, M. Ueda and M. Seo 2016. AtSWEET13 and AtSWEET14 regulate gibberellin—mediated physiological processes. *Nat. Commun.* 7: 13245. DOI: 10.1038/ncomms13245.
- 農林水産省 2023. 花卉の現状について. 農林水産省ホームページ. 組織・政策. 生産. 園芸作物 (野菜・果樹・花き). 花き振興コーナー. 公開資料. p. 4–19. <https://www.maff.go.jp/j/seisan/kaki/flower/attach/pdf/index—14.pdf>.
- Peng, S., S. Huang, L. Zhiyong and F. Hui 2019. Mutation of ACX1, a jasmonic acid biosynthetic enzyme, leads to petal degeneration in Chinese cabbage (*Brassica campestris* ssp. *pekinensis*). *Int. J. Mol. Sci.* 20: DOI: 10.3390/ijms20092310.
- Pieterse, C. M., D. Van der Does, C. Zamioudis, A. Leon—Reyes and S.C. Van Wees 2012. Hormonal modulation of plant immunity. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 28, 489–521.
- Proietti, S., L. Bertini, A. M. Timperio, L. Zolla, C. Caporale and C. Caruso 2013. Crosstalk between salicylic acid and jasmonate in Arabidopsis investigated by an integrated proteomic and transcriptomic approach. *Mol. Biosyst.* 9, 1169–1187.
- Tabata, R., M. Ikezaki, T. Fujibe, M. Aida, C. E. Tian, Y. Ueno, K. T. Yamamoto, Y. Machida, K. Nakamura and S. Ishiguro 2010. Arabidopsis AUXIN RESPONSE FACTOR 6 and 8 regulate jasmonic acid biosynthesis and floral organ development via repression of class 1 KNOX genes. *Plant Cell Physiol.* 51, 164–175.
- 富山久美子・池浦博美・半田高. 2013. 樹勢および花卉表面構造の違いがバラの香りに及ぼす影響. 園芸学研究 12 別 2 : 504.
- Yasuda, H. 1970. Studies on “Bluing Effect” in the petals of red rose, I. some cytochemical observations on epidermal cells having a bluish tinge. *Bot. Mag. Tokyo* 83, 233–236.
- Zieslin, N., G. Madori and A. Halevy 1979. Involvement of hormonal balance in the control of the ‘Bullhead’ malformation in Baccara rose flower. *J. Exp. Bot.* 30, 15–25.