

カーネーションの香り

一切り花における付加価値としての可能性を探る

農研機構野菜花き研究部門
野菜花き品種育成研究領域
岸本 久太郎

はじめに

カーネーション (*Dianthus caryophyllus* L.) は、バラやキクと並んで世界三大花卉と称され、流通量の多い花である (小野崎 2016)。農林水産省の平成 30 年度花き生産出荷統計によれば、日本の切り花類ではキクに次いで出荷本数が多く、約 2 億 3 千本である。一方、わが国のカーネーション切り花の年間流通量は、6 億本前後で安定しているが、国内の出荷量は年々減少しており、輸入品の占める割合が高くなって久しい (小野崎 2016)。従って、国産カーネーションには、輸入品との差別化が求められている。

香りは、花卉ならではの魅力の一つであるが、カーネーションにおいても注目すべき特徴のように思われる。カーネーションは、クローブ様のスパイシーな芳香を有し、その主たる香氣成分は、芳香族化合物のオイゲノールであるとされている (フレディ・ゴズラン, グザビエ・フェルナンデス 2013; 中島基貴 1995)。また、欧州では、カーネーションの香りを、香水や飲食物の香り付けなどに利用してきた歴史があり、地中海沿岸地域では、香料用のカーネーションが栽培されている (フレディ・ゴズラン, グザビエ・フェルナンデス 2013)。カーネーションが日本に伝来したのは江戸時代の初期と推定されているが、当時の日本を代表する本草学者の貝原益軒は、カーネーションを「大ニシテ香アリ」と描

写しており (貝原 1709)、その香りの強さを特筆すべき性質とみなしていたようである。

一方、わが国において、一般人約 900 人を対象に実施した切り花のアンケート調査では、「カーネーションの香りを想起できる」と回答した人は約 8% であった。この割合は、ユリやバラの回答者の割合が約 70% であったことと比較すると、非常に低い。また、カーネーションについては、「香りを向上させたい」という回答が 3 割以上に達し、最も高い割合を示した (岸本 2012)。これらの結果から、現在の日本においては、消費者の多くは、カーネーションの香りを知らないだけでなく、カーネーションには香りがないと認識しており、香りの向上が切望されていると考えられる。

これまで、筆者らは、カーネーション切り花における香りの付加価値と

しての有望性を探るため、香氣成分分析と香りの官能評価との比較解析を行い、香りの多様性や人に対する嗜好を明らかにした。さらに、切り花の香りの発散が、収穫後の管理条件によってどのような影響を受けるか調査し、香りの保持に適した管理の方法について検討した。本稿では、これらの結果に基づいて、香りを付加価値として活用するために必要な要素を論ずる。

1. カーネーションの香りの特徴

(1) 香りの多様性

カーネーションの花の香りは、芳香族化合物、テルペノイド、及び脂肪酸誘導体などで構成され、最も主要な香氣成分は、芳香族化合物である

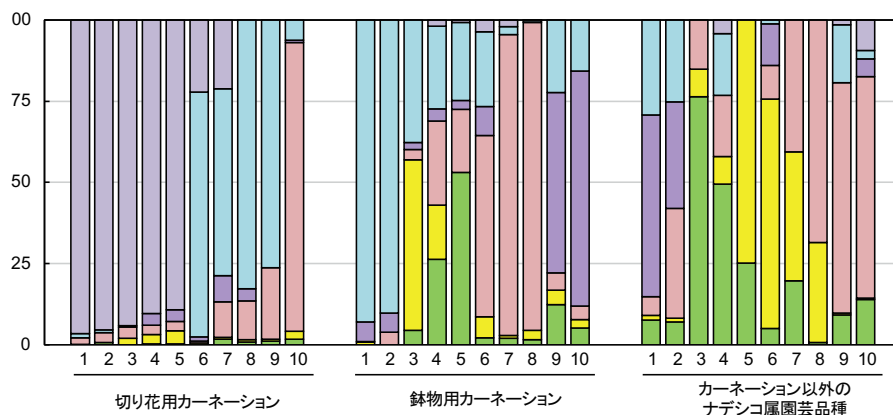


図-1 ナデシコ属園芸品種の発散香氣成分組成の比較
切り花用カーネーション、鉢物用カーネーション、及びカーネーション以外のナデシコ属園芸品種各 10 品種の発散香氣成分の組成比を示す

芳香族化合物		その他の香氣成分	
安息香酸メチル	オイゲノール	テルペノイド	脂肪酸誘導体
イソオイゲノール	上記以外		

(Kishimoto 2020)。特に切り花用のカーネーションでは、数種類の芳香族化合物が大半を占め、これらによって香りが特徴づけられている(図-1)。

市販の切り花用カーネーション25品種を無作為に選定し、香りを分析した結果、その内、23品種が安息香酸メチルを主要香気成分としており、オイゲノールを主要香気成分としていたのは1品種のみであった(岸本ら 2019)。この分析結果は、カーネーションの主要香気成分が、オイゲノールであるとする定説とは一致しなかった。さらなる調査を進めた結果、他にもオイゲノールを主要香気成分とする品種が見出されたが(図-1)、市販品種においては、オイゲノール系の香りは希少であることが明らかになった(Kishimoto 2020; 岸本ら 2019)。

一方、鉢物用のカーネーションやカーネーション以外のナデシコ属園芸品種は、切り花用カーネーションと比較して、香気寄与成分の種類が豊富で、香気成分組成も多様である(図-1, Kishimoto 2020)。これらには、切り花用カーネーションにはなかったテルペノイドを主要香気成分とした品種も認められる。さらに興味深いことに、切り花用において支配的であった安息香酸メチル系の香りは、鉢物用においては稀なようである。このように、香りに着目すると、切り花用と鉢物用カーネーションは系統的に異なっているように見受けられる。

(2) 香りの変化

カーネーションの香りの発散は、開花と同時に急激に高まる。このとき、香気成分の生合成や発散に寄与すると推定される転写因子や酵素遺伝子の発現も急速に上昇することから、カーネーションの香りは、これらの遺伝子発現によって制御されていると考えられる(Kishimoto and Shibuya 2021)。香気成分発散量が最も高い時期、すなわち香りが最も強い時期は、開花から数日間であるが、それを過ぎても発散量の減少はゆるやかである。その後、花卉の退色やしおれといった老化が視認できる段階になると、香気成分の発散量は急速に低下する。このような香気成分発散量の変動様式は、安息香酸メチル系とオイゲノール系の両方に共通している(Kishimoto and Shibuya 2021)。

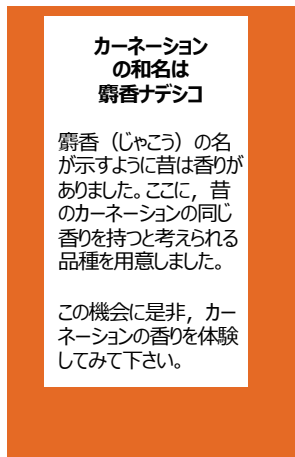
カーネーションの花の香りの減少は、花卉の老化と同調的におこるが、花卉の老化は、植物ホルモンであるエチレンによって誘導される(Kondo *et al.* 2020)。また、エチレンをカーネーションに処理すると香気成分の発散量が急速に減少する(Schade *et al.* 2001)。ペチュニアでは、香気成分生合成酵素遺伝子の発現を抑制する転写因子の発現がエチレンによって活性化され、これにより香気成分発散量が減少することが知られている(Liu *et al.* 2017)。これらの報告から、カーネーションの香りの発散もエチレンによって負に制御されていると推定される。

いくつかの植物では、開花の進展に伴い、発散香気成分の種類も大きく変化する(Pragadheesh *et al.* 2017)。切り花用カーネーションの香りは、芳香族化合物が支配的であるが、開花ステージの晩期には、セスキテルペンであるカリオフィレンの割合が増加する傾向がある(Kishimoto and Shibuya 2021)。しかしながら、この時期には、香りの発散量も少なく、香りもほとんど感じ取れなくなっている。

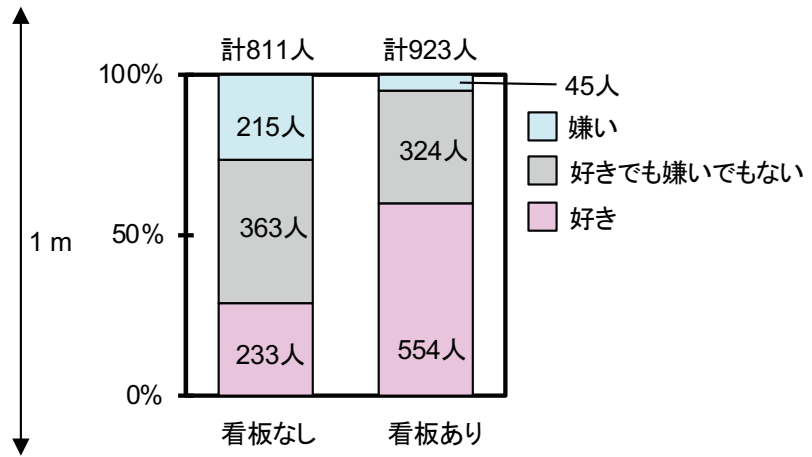
(3) 官能評価

切り花用のカーネーションを用いて香りの官能評価試験を行った結果、安息香酸メチル系の方が、オイゲノール系よりも、好まれる傾向を示した。安息香酸メチル系の場合、十分に香る発散量が維持された状態では、50%以上の被験者が「好き」と回答し、「嫌い」と回答した被験者の割合は10~20%程度と低かった(岸本ら 2019)。安息香酸メチルは、スイセン、リンゴ、ブドウ、及びオレンジなど種々の花や果物の主要な香気成分の一つで、甘いドライフルーツ様の芳香がある(Burdock 2010)。

一方、オイゲノール系の場合、「好き」と「嫌い」の被験者の割合がともに約30%と拮抗し、「好きでも嫌いでもない」と回答した被験者の割合も多かった(岸本ら 2019)。筆者は、この理由として、わが国では欧州のようにオイゲノールのスパイシーな香りに慣れ親しんできた文化がないため、花の香りとしては想定外の匂いがしたこ



試験会場に用意された立て看板の模式図



香りの官能評価結果

カーネーションの匂いを嗅いで当てはまる項目を○で囲んでください
「好き 好きでも嫌いでもない 嫌い」

図-2 2013年度農研機構一般公開にて実施されたカーネーションの香りの官能評価試験結果
被験者は、試験会場に展示されているカーネーション品種ドウルカルの匂いを嗅いで、上記の質問に回答した

とに違和感を覚えた被験者が多かったのではないかと推測している。しかし、2013年度の農研機構の一般公開（茨城県つくば市）において、一般来場者を対象に実施した試験では、興味深い結果も得られている。ただし、この試験には切り花用品種ではなくオイゲノール系の鉢物用品種（品種ドウルカル）を使用している。試験会場に花の香りについて簡単な情報を記述した看板（図-2の左）を用意した区とそのような情報を一切提示しなかった区との比較試験を行ったところ、香りの情報を示した区では、「好き」の評価が60%にまで向上し、「嫌い」の評価が5%未満にまで減少した（図-2の右）。香りの価値や希少性に関する情報が事前に与えられると、被験者は未知の香りに対する警戒感よりも好奇心が増し、好意的な評価につながるようである。

2. 収穫後の管理条件の違いが切り花の香りに与える影響

(1) 収穫とエチレン作用阻害剤の影響

カーネーションを切り花にすると鉢植えのままに維持したときよりも老化誘導ホルモンであるエチレンの生産が早くおこり、花の日持ちが短くなる（Kondo *et al.* 2020）。しかし、市販のカーネーション切り花は、収穫直後にエチレンの作用阻害剤であるチオ硫酸銀陰イオン性錯体（STS）が処理されるため、老化が抑えられ、地植えの状態よりも日持ちする。このように、同じカーネーションの花であっても、それぞれ置かれた状況によって日持ちが異なるが、花の香りについてはどうだろうか。

図-3の上段は、鉢植えの花と切り花の香気成分発散量の経日変化を比較したものである。安息香酸メチル系（品種コマチ）とオイゲノール系（品種ミルキーウェイ）のいずれにおいても、

切り花では一貫して香りの発散量が減り続け、鉢植えの花よりも香気成分発散量の減少が早いことが分かる。

一般に、カーネーションの切り花では、収穫の3～4日後に花卉内のエチレン量が上昇し、これに追従して花の老化がおこる（Kondo *et al.* 2020）。しかし、切り花における香りの減少はこれらに先行して開始される。従って、切り花では、香りの減少は、エチレンとは異なる要因によって引き起こされると考えられる。また、収穫前後の香気成分発散関連遺伝子の発現量に大きな変化は認められず（Kishimoto and Shibuya 2021）、切り花における香りの減少は、少なくとも既知の香気成分発散関連遺伝子の発現によって制御されているわけではないようである。

収穫から4日後以降の香気成分発散量に着目すると、STS処理した切り花の方が、そうでない切り花よりも高い発散量が維持される傾向があり、特に、オイゲノール系においては顕著であった（図-3の中段）。このように、開花ステージの中期以降になると、今

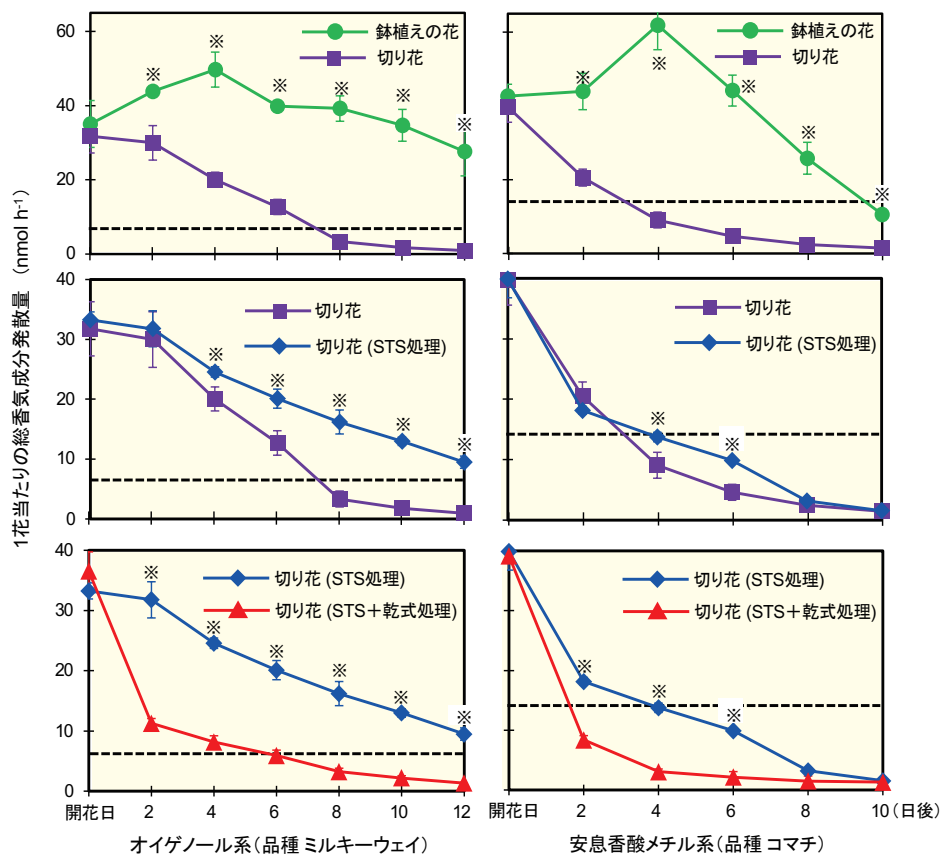


図-3 カーネーション花の香気成分発散量の経日変化

切り花は、開花日に収穫された。*有意差あり (t-検定, $n = 3$, $p < 0.05$)。STS 処理 : 0.2 mM 硝酸銀と 1.6 mM チオ硫酸ナトリウム・五水和物の混合溶液 (エチレン作用阻害剤) を切り花に 12 時間吸水させた。

乾式処理 : STS 処理後、切り花への水の供給を 24 時間だけ断った。点線は、カーネーションの花の香りの強さを 4 段階 (よく香る・香る・あまり香らない・香らない) で評価したとき、被験者の 70% 以上が「よく香る、あるいは香る」と評価した香気成分発散量の下限 (岸本ら 2019)

度はエチレンの作用により香りの減少が相加的に早まると推定される。そして、STS は、このエチレンによる香りの減少の促進を抑制していると考えられる。

こうした香りの発散量の違いは、嗅覚的にも意味のある違いなのだろうか。筆者らは、正規分布において、平均値を中心とした標準偏差の 2 倍の領域 (全体の約 70%) のヒトが「香る」と評価する香りは、概ね香ると判断しても良いのではないかと考えた。そこで、性別と年齢を均等に振り分けた 80 名の被験者に様々な開花ステージのカーネーションの香りを嗅がせ、強さを 4 段階 (「よく香る」・「香る」・「あまり香らない」・「香らない」)

で評価してもらい、70% 以上の被験者が香りの強さを肯定的に評価 (「よく香る」か「香る」を選択) した発散量の下限を見出した (岸本ら 2019)。この値 (図-3 の点線) を指標として香りの持続期間を比較すると、オイゲノール系の鉢植えの花は、開花から 12 日後も香りが維持されていると推定されるが、切り花では、6~8 日後には香りが失われていると推定される (図-3 の上段)。一方、STS 処理した切り花は、STS 処理しなかった場合と比較して 4 日間ほど香りの持続期間が長くなることが期待される (図-3 の中段)。安息香酸メチル系においても鉢植えの花と切り花では、香りの持続期間が大きく異なることが示唆さ

れた。しかし、オイゲノール系の切り花で見られたような、STS 処理による香りの持続期間の向上は、示唆されなかった (図-3 の中段)。安息香酸メチル系とオイゲノール系の複数の品種において同様の調査を行った結果、安息香酸メチル系は、オイゲノール系と比較して切り花における香りの持続期間が短く、STS 処理による香りの保持効果も低いことが示された (Kishimoto 2021)。その理由の一つとして、安息香酸メチルは、嗅覚閾値が高く、香るためには、オイゲノール系より多くの発散量を必要とすることが挙げられる (図-3)。

(2) 輸送方式と後処理剤の影響

カーネーションの主たる輸送方式は、乾式輸送であり、輸送中は水が切れた状態となる。これに対して切り花を水に生けた状態で輸送する湿式輸送がある。湿式輸送は、切り花の積載量に対して、重量がかさみ、コスト高になるため、カーネーションにおいてはあまり採用されていない。

これらの輸送方式の違いがカーネーション切り花の香りの発散に影響するかどうか調査した。その結果、乾式処理を行った切り花では、香気成分発散量の減少が促進され、香る期間も短くなることが示された (図-3 の下段)。従って、乾式輸送は、切り花における香りの減少をさらに助長していると考えられる。この乾式処理による香り減少の促進は、STS 処理によって軽減されないことから (Kishimoto 2021),

少なくともエチレン非依存的な機構であると推定される。これまでのところ、乾燥ストレスと植物の香りの発散の関係を指摘した研究報告は他にないようである。

STSのように出荷前に生産者によって処理される品質保持剤を前処理剤と呼ぶ。これに対して、輸送後の切り花の日持ちを向上させるための処理される品質保持剤を後処理剤と呼ぶ(市村2016)。後処理は、主に花屋さんなどの販売者によって行われることが多いが、広義には、消費者が市販の品質保持剤を切り花に処理する場合も含まれる。後処理剤の主成分は、切り花の養分となる糖質であるが、糖質を生け水に加えると細菌の増加を招くため、これを防ぐ抗菌剤も含まれている(市村2016)。

ショ糖を主成分とした後処理剤は、バラやチューリップなど多種多様な花き品目において、日持ちの向上効果があることが報告されている(市村2016)。この後処理剤が、カーネーション切り花の香気成分発散量に与える影響について調査した。切り花は、収穫直後にSTS処理され、その後、湿式管理下に24時間置かれたものを使用した。その結果、後処理区と無処理区の切り花の間に有意な違いは認められなかった(Kishimoto 2021)。糖質の種類を果糖やブドウ糖に変えた試験でも結果は同じであった(Kishimoto 2021)。このことから少なくとも、糖質の後処理が、カーネーションの香りに悪影響を与えることはないようである。

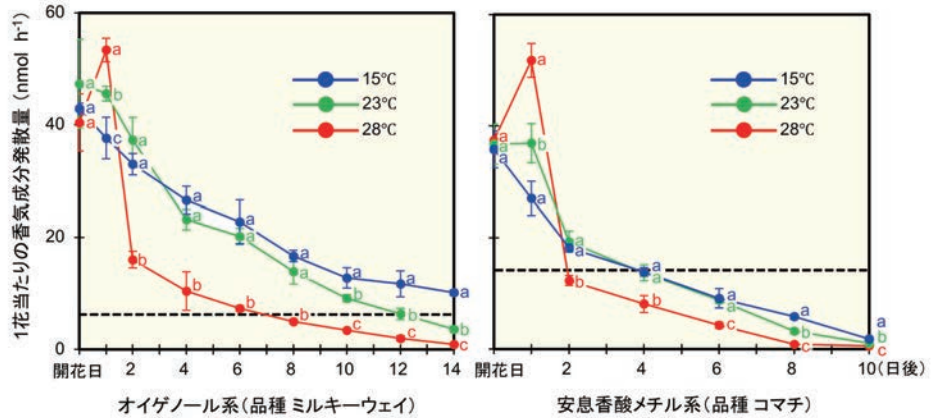


図-4 異なる温度条件下におけるカーネーション切り花の香気成分発散量の経日変化
切り花は開花日に収穫され、エチレン作用阻害剤であるSTS (0.2 mM 硝酸銀と1.6 mM チオ硫酸ナトリウム・五水和物の混合溶液) が処理された。同日区の異なるアルファベットは有意差を示す(Tukey's 検定, n = 3, p < 0.05)。点線は、カーネーションの花の香りの強さを4段階(よく香る・香る・あまり香らない・香らない)で評価したとき、被験者の70%以上が「よく香る、あるいは香る」と評価した香気成分発散量の下限(岸本 2019)

カーネーションの切り花では、収穫後、花弁内の糖質の含量が減少し続けることが知られている(Kondo *et al.* 2020)。糖質は、花弁において芳香族化合物の基質となることから、切り花への糖質の補給は、理論的には香りの減少を抑える働きが期待できる。しかし、結果はそうではなかったことから、生け水から導管を介して吸収された糖質を香気成分合成に活用できない何らかの理由があるのかもしれない。あるいは、一般的な後処理の糖濃度(1%)では、香気成分の生産には足りなかった可能性もある。

(3) 温度の影響

切り花の生理状態は、温度に左右され、日持ちにも大きく影響する(市村ら 2015)。これまで紹介してきた結果は、常温(23°C)の温度条件下で得られたものであるが、これにわが国の冬季と夏季の屋内を想定した温度(それぞれ15と28°C)を加え(勝野・H. B. リジャル 2011)、各温度条件下におけるカーネーションの香りの発散の比較を行った(Kishimoto 2022)。

その結果、湿式管理下におかれたオイゲノール系のミルキーウェイで

は、15°Cの方が、23°Cよりも香りの持続期間が長いことが示唆された(図-4)。一方、安息香酸メチル系のコマチでは、15°Cと23°Cの香りの持続期間に顕著な差異は示唆されなかった(図-4)。また、いずれの切り花においても、28°Cは、香りの持続期間を短くすると推定された(図-4)。従って、夏季のように気温が28°Cを超える高温期は、切り花の香りが早く失われると予想される。

興味深いことに、温度が高い条件ほど収穫直後の香気成分発散量は高いが、その後の減少も早いことが示された(図-4)。最近の研究から、花の香気成分は花弁の表皮から一斉に放出されるわけではなく、一時的に花弁表層のクチクラに蓄積されるようである(Liao *et al.* 2021)。ペチュニアの場合、花弁全体の香気成分の内、半分の香気成分がクチクラに存在すると推計されている(Liao *et al.* 2021)。筆者は、カーネーション切り花において、高温下での香気成分発散量が一時的に高かった理由は、温度が高いほどクチクラから揮発する香気成分量も増えるからだと考えている。また、その後の発散量の急速な減少は、クチクラに蓄

えられていた香気成分が先に枯渇してしまっただけであると考えられる。また、温度が高いほど呼吸量が増加するため、香気成分の原材料となる糖質の消耗も早いと予想される。

まとめ

市販の切り花用のカーネーションのほとんどは、安息香酸メチル系の香りを有するが、収穫後の香りの保持に優れているのは、オイゲノール系である。また、STSによるエチレン作用阻害は、花の日持ちだけでなく香りの保持という点でも有効である。

切り花の香り保持には、水を切らさない管理、すなわち湿式輸送が不可欠である。湿式輸送は、海外から空輸される切り花には適用できないため、国産品と輸入品との差別化に適した香りの保持方法といえる。また、湿式輸送は、コスト高ではあるが、生産者や卸売業者中には、カーネーションの品質向上を意図して、本輸送方式を積極的に取り入れているところも少なくない。このような取り組みにおいては、香りの存在は、付加価値としてだけでなく、切り花が新鮮であることや収穫後管理が適切であったことを消費者に伝える手段としても有効なように思われる。

切り花の香り保持には、温度も重要な要素である。ただし、温度管理による香りの保持効果を得るためには、切り花が湿式管理されていることが前提である。筆者らの調査では、10～15℃の温度帯が、カーネーションの

切り花の香りの保持に適していることが示された(Kishimoto 2022)。また、これらの温度条件は、花屋さんなどで見かける冷蔵機能付きのショーケースでも容易に達成できる温度でもある。オイゲノール系のミルキーウェイでは、収穫後の6日間を10℃の低温で管理すると、切り花を常温に移した後の香り保持期間が、常温で維持し続けたときよりも長くなることが示唆されている(Kishimoto 2022)。従って、切り花が消費者の手に渡るまで10℃で管理するだけでも、香りの延長効果が期待できる。

本研究では、現状のカーネーションの出荷・販売形態に留意して、切り花の香りに対する影響を調査し、香りの保持のために適切な管理方法を検討してきた。しかしながら、収穫時の切り前(切り花の咲き具合)は、どの段階が、香りの保持に適しているのか、輸送中の長い暗期は香りの発散にどのように影響するのか、など、検討すべき課題は未だ多い。さらに、現状の収穫後管理の最適化だけでは、地植えの花と同等の香りの発散量を切り花に付与することは難しいと考えられる。言い換えれば、切り花において地植えの花と同じ生理状態を再現することができれば、更なる香りの保持効果を得ることが期待できる。

おわりに

収穫によって花の香りが減少することは、経験的にはよく知られていたこ

となのかもしれない。しかし、これを学術的に明らかにし、報告したのは、筆者らのカーネーションによる研究が初めてであると思われる(Kishimoto and Shibuya 2021)。また、カーネーションの主たる香気寄与成分が、オイゲノールから安息香酸メチルに置き換わっていたことも、驚くべき発見であった(岸本ら 2019)。これらを見出した時、カーネーションの香りは、書籍上ではよく知られているにも関わらず、われわれの多くが認知していないという謎がいつべんに解けた気がした。オイゲノール系の香りは、1970年代以前に登録された品種においては、まだ、主要であったようである(Clery *et al.* 1999)。1980年代になると、地中海系と称される耐病性に優れた交雑品種群が世界中に普及した経緯があり、現在のカーネーション品種もこれに連なっている(小野崎 2016)。筆者は、この地中海系が、安息香酸メチル系の香りを有する品種群であったと推定している。

これまで述べてきたように、カーネーション切り花の香りを保持する試みは、まだ検討すべき課題を抱えている。また、香りが多様性に乏しいことも悩ましい問題である。一方、切り花用品種以外のナデシコ属園芸品種には、多様な香りがあふれている。これらを切り花の芳香性向上のための育種素材として活用するのも魅力的な試みのように思われる。

花の香りを保持する研究を始めてから、花卉業界の様々な方々に大変お世

話になった。花を育種する人，栽培する人，流通させる人，販売する人，魅力を伝える人，研究する人など枚挙にいとまがない。ここに感謝の意を表したい。加えて，多くの方を差し置いて一人だけ名をあげることを許していただきたい。2020年に故人となられた矢祭園芸の金澤大樹氏なくしては，カーネーションの香りの研究をここまで進展させることはできなかった。重ねて，感謝申し上げる。

引用文献

- Burdock, G. A. 2010. Flavor ingredients sixth edition. p.1215-1216. CRC Press. Boca Raton.
- Clery, R. A. *et al.* 1999. An investigation into the scent of carnations. *J. Essent. Oil Res.* 11, 355-359.
- フレディ・ゴズラン, グザビエ・フェルナンデス (前田久仁子 訳) 2013. 調香師が語る香料植物の図鑑. p.219. 原書房, 東京.
- 市村一雄ら 2015. 重要切り花品目の常温と高温における日持ちの調査. *花き研究所研究報告* 15, 15-24.
- 市村一雄 2016. 切り花の鮮度・品質保持 基礎と実践. pp.19-67. 誠文堂新光社, 東京.
- 貝原益軒 1709. 大和本草. 巻之七 (草之三) p.11 京都大学所蔵.
- 勝野二郎・H. B. リジナル 2011. リビングにおける温熱環境と快適感に関する研究. *日本建築学会大会学術講演梗概集 (関東)*. p.385-386.
- 岸本久太郎 2012. ナデシコ属における花の香气成分の特徴. *植調* 46, 291-299.
- Kishimoto, K. 2020. The characteristics of flower scents in carnations. pp.147-157. Onozaki, T. and M. Yagi. *The carnation genome*. Springer. Berlin.
- 岸本久太郎ら 2019. カーネーション切り花の発散香气成分の分析と官能評価. *農研機構研究報告野菜花き研究部門* 3, 29-40.
- Kishimoto, K. and K. Shibuya. 2021. Scent emissions and expression of scent emission-related genes: comparison between cut and intact carnation flowers. *Sci. Hort.* 281, DOI: 10.1016/j.scienta.2021.109920.
- Kishimoto, K. 2021. Effect of post-harvest management on scent emission of carnation cut flowers. *Hort. J.* 90, 341-348.
- Kishimoto, K. 2022. Effect of temperature on scent emission from carnation cut flowers. *JARQ*. 56, 印刷中
- Kondo, M. *et al.* 2020. Comparison of petal senescence between cut and intact carnation flowers using potted plants. *Sci. Hort.* 272, DOI: 10.1016/j.scienta.2020.109564.
- Liao, P. *et al.* 2021. Cuticle thickness affects dynamics of volatile emission from petunia flowers. *Nat. Chem. Biol.* 17, 138-145.
- Liu, F. *et al.* 2017. PhERF6, interacting with EOBI, negatively regulates fragrance biosynthesis in petunia flowers. *New Phytol.* 215, 1490-1502.
- 中島基貴 1995. 香料と調香の基礎知識. pp.51-53. 産業図書, 東京.
- 小野崎隆 2016. カーネーション. pp.32-62. 柴田道夫 編. *花の品種改良の日本史*. 悠書館. 東京.
- Pragadheesh, V. S. *et al.* 2017. Scent from *Jasminum grandiflorum* flowers: investigation of the change in linalool enantiomers at various developmental stages using chemical and molecular methods. *Phytochemistry* 140, 83-89.
- Schade, F. *et al.* 2001. Fragrance volatiles of developing and senescing carnation flowers. *Phytochemistry* 56, 703-710.