

総説

バラ切り花の花弁成長機構

堀部貴紀

中部大学応用生物学部環境生物科学科

要旨

バラは紀元前から栽培されており、有史以来、人類に最もなじみ深い植物の1つである。現在もバラは世界の花き産業において最も重要な植物であり、多くの人を魅了している。これまでに切り花の品質向上を目指して多くの研究が行われ、その結果エチレン阻害剤をはじめとする品質保持剤の開発が進み、これらは収穫後切り花の品質保持に利用されている。しかしながらこうした研究の多くは老化の遅延に視点を置いてなされたものである。バラのようにつぼみから開花する過程に鑑賞価値がある花においては、いかにその期間を長く保つかが要求され、そのためには老化よりむしろ花弁成長機構に関する理解とその制御方法の確立が重要である。バラの開花の仕組みを解明することは、植物生理学の発展に加え、多くの花きの品質向上と商業生産の効率化にも寄与する。本稿では、バラ切り花の花弁成長機構に関して得られている最近の知見について解説する。

1. はじめに

切り花の品質は、色、長さやボリュームなどの草姿、みずみずしさ、あるいは香りといった要素からなる外的品質と、これらの品質の持続期間によって決まる日持ち性からなっている（日本花普及センター、2006）。ところが、卸売市場での価格決定の際には、市場や買参人が求める外的品質が重視されてきたことから、外的品質の向上が重視され、実際に消費される際に問題となる日持ち性はあまり注目されていなかった。近年では切り花需要は業務用から家庭消費へのシフトが起こっており、消費者は色などの外的品質だけでなく、日持ち性を重視することがわかっている（花き産業振興方針検討会、2009）。従って、消費者の求める日持ちの良い切り花の供給と、切り花の品質保持技術の開発を推進することが必要である。しかし、切り花は農家から販売業者を経て一般消費者の手に渡るまでに相当の日数を要するため、その間に老化が進行してしまう。そのためほとんどの切り花は、一般消費者によって購入された後、概ね約1週間で鑑賞期間を終えてしまい、長期間楽しむことは難しいのが現状である。このように切り花の鑑賞期間の長さは消費者のニーズとして大きく、また、切り花の消費拡大

を狙う上でも極めて重要な要素である。

切り花の鑑賞期間の低下の要因には、浸透圧調節物質や呼吸基質として働く糖質の不足による細胞の損傷、エチレンの発生による器官の脱離や萎凋、液胞中 pH の変化などによる花弁の退色、導管での細菌の繁殖による導管の閉塞および水揚げの減少などが挙げられる（日本花普及センター、2006）。特に植物ホルモンの一つであるエチレンの発生は多くの切り花の老化に関与していることから、切り花の開花過程におけるエチレンの生成や作用の阻害による老化抑制を目指した研究が数多く行われている（Ichimura et al., 2007）。その結果エチレン阻害剤をはじめとする品質保持剤の開発が進み、これらは収穫後切り花の品質保持に利用されている。しかしバラなどのようにつぼみから開花する過程に鑑賞価値がある花においては、いかにその期間を長く保つかが要求される。従ってこれまでの研究の主眼であった老化を遅延させ開花した状態を長く保つことももちろん必要ではあるが、それ以上に花弁成長機構に関する理解とその制御方法の確立が重要である。開花現象に関する研究をもとに開花のコントロールができるようになれば、多くの切り花の品質向上につながると期

待される。本稿では切り花の花弁成長機構に関して得られている最近の知見について解説する。

2. バラ切り花の開花と花弁成長

「花が開く」という現象は、花弁細胞数の増加と肥大成長によって花弁が成長することで引き起こされる反応である (Evans and Reid, 1986, 1988)。多くの花では向軸側と背軸側の細胞の肥大に差が生じることで花弁は反転し開花に至る。バラ花弁においても、細胞の構造や強度などが変化することで向軸側と背軸側の表皮細胞の成長量に差が生じ、その結果花弁が反転すると考えられている (Horibe et al., 2013)。カーネーションでは、花弁細胞に含まれる DNA 量は萼から出てくる頃には増加が止まっており、細胞分裂が早期に止まることが示唆されている (Kenis et al., 1985)。またガイラルディア (*Gaillardia x grandiflora*) では花弁細胞の分裂は開花のかなり初期の段階で停止する (Koning 1984)。これらは、開花は主に花弁細胞の肥大によって引き起こされることを示している。バラにおいても、花弁細胞の分裂は花弁がまだ萼に覆われている間にほとんど停止しており (Roberts et al., 2003; Yamada et al., 2009c)、バラの開花は主に花弁細胞の肥大に依存していることが明らかとなっている。

花弁細胞の肥大は、液胞に糖などの溶質が蓄積して浸透圧が上昇するとともに、細胞壁の伸展性が上昇することで、細胞内に水が流入して起こると考えられている (図 1)。

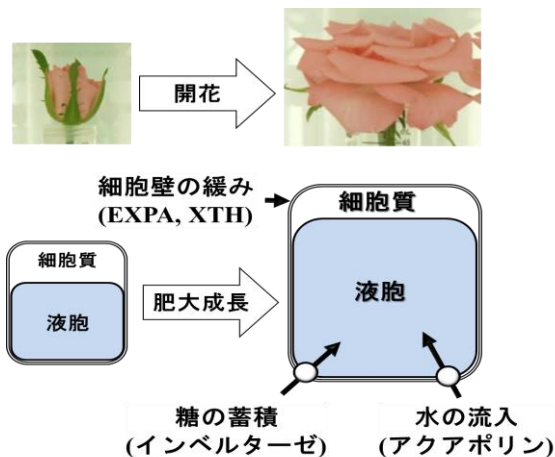


図 1 開花と花弁細胞の肥大

3. 花弁成長と糖の蓄積

花弁成長時には、多くの花きで花弁に多量の可溶性糖が蓄積する (van Doorn et al., 1991; Ichimura et al., 2003)。切り花への糖処理も切り花の品質向上に有効であることが多数報告されており (Paulin and Jamain, 1982; Ichimura et al., 2003)、スクロースはカーネーションとバラ切り花の鑑賞期間延長を目的に使用される。これらは花弁細胞の浸透圧調節には可溶性糖が重要な役割を果たしていることを示唆している (Paulin and Jamain, 1982; Ichimura et al., 2003)。花弁細胞への糖蓄積は、花弁の水ポテンシャルを低下させ、それによって水の流入による花弁細胞の肥大および開花を引き起こすと考えられる (Ho and Nichols, 1977)。トマトの果実などのシンク器官では、可溶性糖は液胞に加えてアポプラストにも蓄積する (Damon et al., 1988)。花もシンク器官であり、チューリップの花被では、主に液胞にグルコースとフルクトースが蓄積する (Wagner, 1979)。一方、バラでは花弁細胞のアポプラストに糖が蓄積する傾向がある (Yamada et al. 2009b)。細胞内への水の流入を促進するためには、浸透圧はアポプラストよりもシンプレストにおいてより高く維持される必要がある。

大部分のバラ品種では、デンプンなどの貯蔵糖の分解と転流糖であるスクロースの細胞内への流入のいずれか、または両方が開花と関連している (van Doorn and van Meeteren, 2003)。多数の品種において若い花弁細胞は多量のデンプンを含み、これらは急速に可溶性糖に分解される (Hammond, 1982; Ho and Nichols, 1977)。切り花採花時のデンプン含量は品種により差があり、「ソニア (Sonia)」などのように含量の高いものもあれば、「マデロン (Madelon)」のように低い品種もある (Berkholst, 1989; Gorin and Berkholst, 1982; van Doorn et al., 1991; van Doorn and van Meeteren, 2003)。収穫後の開花のしやすさはつぼみに蓄積している糖含量と相関が見られ、つぼみの段階で糖含量の高い品種では収穫後に糖処理をしなくても大きく開花するが、糖含量の低い品種では糖を与えないと開花が十分に進まずに停止してしまう (Ichimura et al., 2005)。これは、糖が開花に大きく影響を与えていることを示す顕著な例と言える。またバラ品種「ソニア (Sonia)」の開花時に蓄積

する花弁中のグルコースとフルクトースの量はつぼみに含まれていたデンプン含量よりも多いことが報告されており、花弁中の糖含量の上昇はデンプンの分解のみに起因するわけではないことを示している (Yamada et al., 2009a). つまりいくつかのバラ品種では、葉からの光合成産物の転流も花弁中の糖蓄積に寄与していると考えられる. ハタザオギキョウ (*Campanula rapunculoides*) など他の花きでは、デンプンではなく花弁中に蓄積したフルクタン分解が可溶性糖含量の上昇に大きく寄与する例もある (Vergauwenet al., 2000).

バラの可溶性糖にはグルコース、フルクトース、スクロースに加えて、キシロースやメチルグリコシド、ミオイノシトールも含まれる (Ichimura et al., 1997). ミオイノシトールは浸透圧の上昇や細胞壁合成の前駆体として機能するが (Loewus and Dickinson, 1982), バラ切り花への処理は開花を阻害する (Ichimura et al., 1999). 処理したミオイノシトールは花弁細胞のアポプラストに蓄積し、液胞への水の流入を抑制しているのかもしれない. バラ切り花へのキシロースとメチルグリコシドの処理は花弁成長を促進するが、これらの糖は花弁中に少量しか含まれておらず、また開花に伴う含量の上昇も観察されない (Yamada et al., 2009a). 従ってこれらの糖はバラの開花において重要ではないと思われる. バラの花弁細胞のアポプラストとシンプラストにおいて浸透圧上昇に寄与するのは、主にグルコースとフルクトースであることが報告されている (Yamada et al., 2009a).

4. 花弁成長と糖代謝酵素

アンローディングされた転流糖はアポプラストまたはシンプラスト経由で花弁細胞内に移動する (Patrick and Offlor, 1996). 葉からシンク組織に移行したスクロースを代謝する酵素がスクロース合成酵素と酸性インベルターゼ(β -フルクトフラノシダーゼ)である. 酸性インベルターゼは全ての植物において普遍的に存在する酵素で液胞と細胞壁に存在し、スクロースを不可逆的にグルコースとフルクトースに分解する. 細胞壁に存在する酸性インベルターゼは師部からのアポプラスティックなアンローディングに関わる

(Roitsch and Gonzalez-Garcia, 2004). 本酵素は細胞壁に結合した状態で存在し、ソース器官から転流してきたスクロースを分解する. 分解したヘキソースをヘキソーストランスポーターで細胞内に取り込むことで、師管内とアポプラストの間に濃度勾配を形成し、シンク能力を高める働きをしていると考えられる (Tymowska-Lalanne and Kreis, 1998a, 1998b). 一方、液胞に存在する酸性インベルターゼは細胞内の浸透圧を制御することで細胞肥大に関与する (Roitsch and Gonzalez, 2004; Sergeeva et al., 2006). 取り込んだスクロース1分子を分解することで、2分子のヘキソースを産生し、効率的に浸透圧を上昇させることで細胞内への水の流れを促すと考えられる. また細胞増殖や成長に必要なヘキソースを供給する役割も担っている (Tang et al., 1999). バラ花弁中のスクロース合成酵素の活性は酸性インベルターゼ活性よりも低い (Kumar et al., 2008). この結果は酸性インベルターゼがバラ花弁中のスクロース分解において主要な役割をしていること、また転流糖が部分的にはアポプラスト経由で花弁細胞内に移動することを示唆している. アポプラスト中の糖濃度が比較的高いトマトとリンゴ果実では、糖は部分的にアポプラストを通して輸送される (Damon et al., 1988; Zhang et al., 2004). また酸性インベルターゼ活性はシンク器官のシンク強度に強く影響することが多くの研究で報告されている (Tang et al., 1999; Balibrea et al., 2004; Roitsch and Gonzalez-Garcia, 2004). 樹上で開花したバラでは開花に伴い酸性インベルターゼ活性が上昇するが、切り花では酸性インベルターゼが顕著に減少する (Yamada et al. 2007). 切り花では花弁の大きさも樹上のバラに比べて小さくなってしまふ. これは切り花では酸性インベルターゼ活性の減少により、転流されてきたスクロースを分解する能力が低下し、浸透圧上昇による吸水が阻害されていることも一因と思われる.

酸性インベルターゼの活性は植物ホルモンの影響を受ける (Miyamoto et al., 1993; Trouverie et al., 2004; Pan et al., 2006; González and Cejudo, 2007). バラ切り花の酸性インベルターゼ活性も α -ナフチル酢酸(NAA)およびメチルジャスモン酸(MeJA)処理に

よって影響を受けることが明らかになっているが、興味深いことに開花速度も処理により変化する (Horibe et al., 2013). 酸性インベルターゼは糖代謝を通じて花卉細胞の成長および開花に影響している。従って、花卉中のインベルターゼ活性を制御することにより、バラ切り花の品質を向上できる可能性がある。

5. 花卉成長と細胞壁の緩み

花卉細胞の肥大には、細胞壁伸展性の変化も重要である (図 1)。細胞を囲っている細胞壁が強固なままでは水は流入できず、細胞は肥大することができない。従って細胞壁の伸展性は、花卉細胞の肥大において制限要因となりうる。

細胞壁を緩める候補タンパク質には、エンド型キシログルカン転移酵素/加水分解酵素 (XTH) およびエクспанシン (EXPA) が含まれる (Cosgrove 2001)。エクспанシンは酸性条件下で細胞壁のクリープを調節するタンパク質として同定され (McQueen-Maso et al., 1992)、セルロース微繊維とマトリックス多糖類の間に存在している水素結合を切断すると考えられている (McQueen-Mason and Cosgrove, 1994)。エクспанシンには大きく分けて、 α エクспанシンと β エクспанシンと呼ばれる 2 つのファミリーが存在している (Cosgrove, 2005)。どちらも細胞壁伸展活性を示し (Cosgrove, 1998)、形質転換植物を用いた実験から、エクспанシンは植物において成長を制御に関わっていると考えられている (Choi et al., 2003; Zenoni et al., 2004)。その他にも、果実成熟 (Brummel et al 1999; Civello et al 1999; Rose et al 1997) や器官離脱 (Belfield et al 2005; Sane et al 2007) にも関与することが報告されている。一方、XTH は双子葉植物の主要なヘミセルロースであるキシログルカンとセルロース微繊維間の架橋の切断や繋ぎ換えを担っている (Nishitani and Tominaga, 1992; Okazawa et al., 1993)。従って、XTH は、成長組織において細胞壁の再配列や伸展性の上昇に関与していると考えられている (Rose et al., 2002)。XTH は組織の成長や果実成熟において機能し (Catalá et al., 2000; Rose and Bennett, 1999)、通気組織の形成にも関与することが報告されている (Antosiewicz et al., 1997; Saab

and Sachs, 1996)。

α エクспанシンと β エクспанシンは鑑賞花きからも同定されており、両者はカーネーションの花卉成長において機能することが報告されている (Harada et al 2011)。さらにエクспанシンはトマトとペチュニアの開花過程において発現しており (Brummel et al., 1999; Zenoni et al., 2004)、XTH 活性はサンダーソニアの開花と関連していることが示されている (O' Donoghue et al., 2002)。バラでは、 α エクспанシンである *RhEXPA1* と *RhXTH1* が花卉成長に関与することが示されている (Takahashi et al., 2007; Yamada et al., 2009b; Dai et al., 2012)。また Dai ら (2012) は、*RhEXPA4* が肥大成長するバラ花卉の乾燥ストレス耐性において機能することを報告している。

6. 花卉成長とアクアポリン

アクアポリンは生物界に広く存在する膜タンパク質で、主として受動的な水分子の輸送を行うチャネルである (Maurel et al., 2015)。水分子の他にも、グリセロール、尿素、アンモニア、ケイ素、ホウ素等を輸送するアクアポリンが複数発見されている (Maurel, 2007)。高等植物では 30 種類を超えるアクアポリン遺伝子が存在し、アミノ酸配列の類似性に基づいて、PIP (Plasma membrane Intrinsic Protein)、TIP (Tonoplast Intrinsic Protein)、NIP (Nodulin-26 like Intrinsic Protein)、SIP (Small and basic Intrinsic Protein)、そして XIP (X Intrinsic Protein) の 5 つのサブファミリーに分類される (Wang et al., 2016)。これらのサブファミリーのうち、PIP と TIP が植物の生長と細胞の肥大において中心的な役割を担っていると考えられている (Katsuhara et al., 2008)。

チューリップでは、PIP の可逆的なリン酸化によって花の開花と閉鎖がコントロールされ、また TIP (*TgTIP1;1* and *TgTIP1;2*) が花被の生長に関与することを示唆する結果が得られている (Azad et al., 2004, 2008, 2013)。バラでは *RhTIP1;1* がエチレンと水欠乏ストレスへの反応に関与し、また *RhPIP1;1* のサイレンシングが花卉成長を阻害することが明らかにされている (Chen et al., 2013)。これらの結果はアクアポリンが花

弁細胞の肥大成長に深く関与していることを示している。アクアポリンは水や低分子化合物の輸送に関与しており、開花において重要な働きをしていると考えるのは合理的である。しかしながら、バラの開花におけるアクアポリンの機能は未だほとんど明らかにされていないのが現状である。

7. おわりに

本稿ではバラの花弁成長機構について、①糖の代謝、②細胞壁の緩み、③アクアポリンの観点から解説した。これまでに切り花の品質向上を目指して数多くの研究が行われてきたが、花弁の成長機構に注目して行なわれたものは少ない。花弁成長や開花メカニズムの解明は、バラのみならず多くの花きの品質向上と生産性向上に寄与すると思われる。

引用文献

- Antosiewicz, D. M., Purugganan, M. M., Polisensky, D. H., Braam, J. 1997. Cellular localization of Arabidopsis xyloglucan endotransglycosylase -related proteins during development and after wind stimulation. *Plant Physiol.* 115: 1319-1328.
- Azad, A. K., Sawa, Y., Ishikawa, T., Shibata, H. 2004. Phosphorylation of plasma membrane aquaporin regulates temperature-dependent opening of tulip petals. *Plant Cell Physiol.* 45: 608-617.
- Azad, A. K., Katsuhara, M., Sawa, Y., Ishikawa, T., Shibata, H. 2008. Characterization of four plasma membrane aquaporins in tulip petals: a putative homolog is regulated by phosphorylation. *Plant Cell Physiol.* 49: 1196-208.
- Azad, A. K., Hanawa, R., Ishikawa, T., Sawa, Y., Shibata, H. 2013. Expression profiles of aquaporin homologues and petal movement during petal development in *Tulipa gesneriana*. *Physiol Plant.* 148: 397-407.
- Balibrea, L., M.E., Gonzalez-Garcia, M-C., Fatima, T., Ehneb, R., Lee, T. K., Proels, R., Tanner, W., Roitsch, T. 2004. Extracellular invertase is an essential component of cytokinin-mediated delay of senescence. *Plant Cell.* 16: 1276-1287.
- Belfield, E. J., Ruperti, B., Roberts, J. A., McQueen-Mason, S. J. 2005. Changes in expansin activity and gene expression during ethylene-promoted leaflet abscission in *Sambucus nigra*. *J. Exp. Bot.* 56: 817-823.
- Berkholst, C. E. M. 1989. High starch content in 'Sonia' rose corollas at picking may add quality to vase life. *Gartenbauwissenschaft* 54: 9-10.
- Brummel, D. A., Harpster, M. H., Dunsmuir, P. 1999. Differential expression of expansin gene family members during growth and ripening of tomato fruit. *Plant Mol. Biol.* 39: 161-169.
- Catalá, C., Rose, J. K. C., Bennett, A. B. 2000. Auxin-regulated genes encoding cell wall-modifying proteins are expressed during early tomato fruit growth. *Plant Physiol.* 122: 527-534.
- Chen, W., Yin, X., Wang, L., Tian, J., Yang, R., Liu, D., Yu, Z., Ma, N., Gao, J. 2013. Involvement of rose aquaporin RhPIP1;1 in ethylene-regulated petal expansion through interaction with RhPIP2;1. *Plant Mol. Biol.* 83:219-33.
- Choi, D. S., Lee, Y., Cho, H. T., Kende, H. 2003. Regulation of expansin gene expression affects growth and development in transgenic rice plants. *Plant Cell* 15: 1386-1398.
- Cosgrove, D. J. 1998. Cell wall loosening by expansins. *Plant Physiol.* 118: 333-339.
- Cosgrove, D. J. 2001. Wall structure and wall loosening. A

- look backwards and forwards. *Plant Physiol.* 125: 131-134.
- Cosgrove, D. J. 2005. Growth of the plant cell wall. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 6: 850-861.
- Civello, P. M., Powell, A. L. T., Sabehat, A., Bennett, A. B. 1999. An expansin gene expressed in ripening strawberry fruit. *Plant Physiol.* 121: 1273-1279.
- Dai, F., Zhang, C., Jiang, X., Kang, M., Yin, X., Lü, P., Zhang, X., Zheng, Y., Gao, J. 2012. RhNAC2 and RhEXPA4 are involved in the regulation of dehydration tolerance during the expansion of rose petals. *Plant Physiol.* 160: 2064-82.
- Damon, S., Hewitt, J., Nieder, M., Bennett, A. 1988. Sink metabolism in tomato fruit. II. Phloem unloading and sugar uptake. *Plant Physiol.* 87:731-736.
- Evans, R. Y., Reid, M. S. 1986. Control of petal expansion during diurnal opening of roses. *Acta Hort.* 181: 55-63.
- Evans, R. Y., Reid, M. S. 1988. Changes in carbohydrates and osmotic potential during rhythmic expansion of rose petals. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 113: 884-888.
- Gonzalez-Garcia, M-C., Cejudo, F.J. 2007. Gibberellin-regulated expression of neutral and vacuolar invertase genes in petioles of sugar beet plants. *Plant Sci.* 172: 839-846.
- Gorin, N., Berkholst, C. E. M. 1982. Starch in petals of cut roses cv. Sonia as possible criterion of picking. *Gartembauwissenschaft* 47: 75-77.
- Hammond, J. B. W. 1982. Changes in amylase activity during rose bud opening. *Sci. Hort.* 16: 283-289.
- Harada, T., Torii, Y., Morita, S., Onodera, R., Hara, Y., Yokoyama, R., Nishitani, K., Satoh, S. 2011. Cloning, characterization, and expression of xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase and expansin genes associated with petal growth and development during carnation flower opening. *J. Exp. Bot.* 62: 815-823.
- Ho, L. C., Nichols, R. 1977. Translocation of ¹⁴C-sucrose in relation to changes in carbohydrate content in rose corollas cut at different stages of development. *Ann. Bot.* 41: 227-242.
- Horibe, T., Yamaki, S., Yamada, K. 2013. Effects of auxin and methyl jasmonate on cut rose petal growth through activation of acid invertase. *Postharvest Biol. Technol.* 86: 195-200.
- Ichimura, K., Kohata, K., Koketsu, M., Yamaguchi, Y., Yamaguchi, H., Suto, K. 1997. Identification of methyl glucopyranoside and xylose as soluble sugar constituents in roses (*Rosa hybrida* L.). *Biosci Biotechnol Biochem* 61:1734-1735.
- Ichimura, K., Mukasa, Y., Fujiwara, T., Kohata, K., Goto, R., Suto, K. 1999. Possible roles of methyl glucoside and myoinositol in the opening of cut rose flowers. *Ann. Bot.* 83: 551-557.
- Ichimura, K., Kawabata, Y., Kishimoto, M., Goto, R., Yamada, K. 2003. Shortage of soluble carbohydrates is largely responsible for short vase life of cut 'Sonia' rose flowers. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 72: 292-298.
- Ichimura, K., Kishimoto, M., Norikoshi, R., Kawabata, Y., Yamada, K. 2005. Soluble carbohydrates and variation in vase-life of cut rose cultivars 'Delilah' and 'Sonia'. *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 80: 280-286.
- Ichimura, K., Shimizu-Yumoto, H., 2007. Extension

- of the vase life of cut roses by treatment with sucrose before and during simulated transport. *Bull. Natl. Inst. Flor. Sci.* 7, 17-27.
- Katsuhara, M., Hanba, Y. T., Shiratake, K., Maeshima, M. 2008. Expanding roles of plant aquaporins in plasma membranes and cell organelles. *Funct. Plant Biol.* 35: 1-14.
- Kenis, J. D., Silvents, S. T., Trippi, V. S. 1985. Nitrogen metabolite and senescence-associated change during growth of carnation flowers. *Physiol. Plant.* 65: 455-459.
- Koning, R. E. 1984. The role of plant hormones in the growth of the corolla of *Gaillardia grandiflora* (Asteraceae) ray flowers. *Am. J. Bot.* 71: 1-8.
- Kumar, N., Srivastava, G.C., Dixit K., 2008. Role of sucrose synthase and invertase during petal senescence in rose (*Rosa hybrid L.*). *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 83: 520-524.
- Loewus, F. A., Dickinson, D. B. 1982. Cyclitols. In: Loewus FA, Tanner W (eds) *Encyclopedia of plant physiology*, N.S., vol 13A: plant carbohydrates I. Springer, Berlin, pp. 193-216.
- Maurel, C. 2007. Plant aquaporins: novel functions and regulation properties. *FEBS Lett.* 581: 2227-2236.
- Maurel, C., Boursiac, Y., Luu, D.T., Santoni, V., Shahzad, Z., Verdoucq, L. 2015. Aquaporins in plants. *Physiol. Rev.* 95: 1321-1358.
- McQueen-Mason, S. J., Durachko, D. M., Cosgrove, D. J. 1992. Two endogenous proteins that induce cell-wall extension in plants. *Plant Cell* 4: 1425-1433.
- McQueen-Mason, S. J. Cosgrove, D. J. 1994. Disruption of hydrogen-bonding between plant-cell wall polymers by proteins that induce wall extension. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 6574-6578.
- Miyamoto, K., Ueda, J., Kamisaka, S. 1993. Gibberellin-enhanced sugar accumulation in growing subhooks of etiolated *Pisum sativum* seedlings. Effects of gibberellic acid, indoleacetic acid and cycloheximide on invertase activity, sugar accumulation and growth. *Physiol. Plant.* 88: 301-306.
- Nishitani, K., Tominaga, R. 1992. Endo-xyloglucan transferase, a novel class of glycosyltransferase that catalyzes transfer of a segment of xyloglucan molecule to another xyloglucan molecule. *J. Biol. Chem.* 267: 21058-21064.
- O'Donoghue, E. M., Somerfield, S. D., Heyes, J. A. 2002. Organization of cell walls in *Sandersonia aurantiaca* floral tissue. *J. Exp. Bot.* 53: 513-523.
- Okazawa, K., Sato, Y., Nakagawa, T., Asada, K., Kato, I., Tomita, E., Nishitani, K. 1993. Molecular cloning and cDNA sequencing of endoxyloglucan transferase, a novel class of glycosyltransferase that mediates molecular grafting between matrix polysaccharides in plant cell walls. *J. Biol. Chem.* 268: 25364-25368.
- Patrick, J. W., Offler, C. E. 1996. Post-sieve element transport of photoassimilates in sink regions. *J. Exp. Bot.* 47: 1165-1177.
- Pan, Q-H., Yu, X-C., Zhang, N., Zou, X., Peng, C-C., Wang, X-L., Zou, K-Q., Zhang, D-P. 2006. Activity, but not expression, of soluble and cell wall-bound acid invertase is induced by abscisic acid in developing apple fruit. *J. Integrative Plant Biol.* 48: 536-549.

- Paulin, A., Jamain, C. 1982. Development of flowers and changes in various sugars during opening of cut carnations. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 107:258-261.
- Roberts A.V., Debener, T., Gudín, S. 2003. Elsevier Academic Press, Amsterdam. Encyclopedia of rose science 1st edition, vol 2, pp: 504-512.
- Rose, J. K. C., Lee, H. H., Bennett, A. B. 1997. Expression of a divergent expansin gene is fruit-specific and ripening-regulated. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 5955-5960.
- Rose, J. K. C., Bennett, A. B. 1999. Cooperative disassembly of the cellulose-xyloglucan network of plant cell walls: parallels between cell expansion and fruit ripening. *Trends Plant Sci.* 4: 176-183.
- Rose, J. K. C., Braam, J., Fry, S. C., Nishitani, K. 2002. The XTH family of enzymes involved in xyloglucan endotransglucosylation and endohydrolysis: current perspectives and a new unifying nomenclature. *Plant Cell Physiol.* 43: 1421-1435.
- Roitsch, T., Gonzalez-Garcia, M-C. 2004. Function and regulation of plant invertases: sweet sensations. *Trends Plant Sci.* 9: 606-613.
- Saab, I. N., Sachs, M. M. 1996. A flooding-induced xyloglucan endo-transglycosylase homolog in maize is responsive to ethylene and associated with aerenchyma. *Plant Physiol.* 112: 385-391.
- Sane, A. P., Tripathi, S. K., Nath, P. 2007. Petal abscission in rose (*Rosa bourboniana* var Gruss an Teplitz) is associated with the enhanced expression of an alpha expansin gene, RbEXPA1. *Plant Sci.* 172: 481-487.
- Sergeeva, L.I., Keurentjes, J.J., Bentsink, L., Vonk, J., van der Plas, L.H., Koornneef, M., Vreugdenhil, D. 2006. Vacuolar invertase regulates elongation of *Arabidopsis thaliana* roots as revealed by QTL and mutant analysis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103: 2994-2999.
- Takahashi, R., Fujitani, C., Yamaki, S., Yamada, K. 2007. Analysis of the cell wall loosening proteins during rose flower opening. *Acta Hort.* 755: 483-488.
- Tang, G. Q., Lüscher, M., Sturm, A. 1999. Antisense repression of vacuolar and cell wall invertase in transgenic carrot alters early plant development and sucrose partitioning. *Plant Cell.* 11: 177-89.
- Trouverie, J., Chateau-Joubert, S., Thévenot C., Jacquemot, M.-P., Prioul, J.-L. 2004. Regulation of vacuolar invertase by abscisic acid or glucose in leaves and roots from maize plantlets. *Planta.* 219: 894-905.
- Tymowska-Lalanne, Z., Kreis, M. 1998a. Expression of the *Arabidopsis thaliana* invertase gene family. *Planta* 207: 259-265.
- Tymowska-Lalanne, Z., Kreis, M. 1998b. The plant invertases: Physiology, biochemistry and molecular biology. *Advances in Botanical Research* 28: 71-117.
- van Doorn, W. G., Groenewegen, G., van de Pol P. A., Berkholt, C. E. M. 1991. Effects of carbohydrate and water status on flower opening of cut 'Madelon' roses. *Postharvest Biol. Technol.* 1: 47-57.
- van Doorn, W. G., van Meeteren, U. 2003. Flower opening and closure: a review. *J. Exp. Bot.* 54: 1801-1812.
- Vergauwen, R., van den Ende, W., van Laere, A. 2000. The role of fructan in flowering of *Campanula rapunculoides*. *J. Exp. Bot.* 51: 1261-1266.

- Wagner, G. J. 1979. Content and vacuole/extravacuole distribution of neutral sugars, free amino acids, and anthocyanin in protoplasts. *Plant Physiol.* 64: 88-93.
- Wang, M., Ding, L., Gao, L., Li, Y., Shen, Q., Guo, S. 2016. The Interactions of Aquaporins and Mineral Nutrients in Higher Plants. *Int. J. Mol. Sci.* 17: 1229.
- Yamada, K., Ito, M., Oyama, T., Nakada, M., Maesaka, M., Yamaki, S. 2007. Analysis of sucrose metabolism during petal growth of cut roses. *Postharvest Biol. Technol.* 43: 174-177.
- Yamada, K., Norikoshi, R., Suzuki, K., Imanishi, H., Ichimura, K. 2009a. Determination of subcellular concentrations of soluble carbohydrates in rose petals during opening by nonaqueous fractionation method combined with infiltration-centrifugation method. *Planta.* 230: 1115-1127.
- Yamada, K., Takahashi, R., Fujitani, C., Mishima, K., Yoshida, M., Daryl, C. J., Yamaki, S. 2009b. Cell wall extensibility and effect of cell-wall-loosening proteins during rose flower opening. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 78: 242-251.
- Yamada, K., Norikoshi, R., Suzuki, K., Nishijima, T., Imanishi, H., Ichimura, K. 2009c. Cell division and expansion growth during rose petal development. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 78 : 356-362.
- Zenoni, S., Reale, L., Tornielli, G. B., Lanfaloni, L., Porceddu, A., Ferrarini, A., Moretti, C., Zamboni, A., Speghini, A., Ferranti, F., and Pezzotti, M. 2004. Downregulation of the *Petunia hybrida* α -expansin gene PhEXP1 reduces the amount of crystalline cellulose in cell walls and leads to phenotypic changes in petal limbs. *Plant Cell* 16: 295-308.
- Zhang, L. Y., Peng, Y. B., Pelleschi-Travier, S., Fan, Y., Lu, Y. F., Lu, Y. M., Gao, X. P., Shen, Y. Y., Delrot, S., Zhang, D. P. 2004. Evidence for apoplasmic phloem unloading in developing apple fruit. *Plant Physiol.* 135: 574-86.
- 花き産業振興方針検討会 (2009) 花き産業振興方針 (中間とりまとめ). 農林水産省
- 日本花普及センター (2006) 切り花の品質保持マニュアル. 流通システム研究センター
- Title** : Petal growth mechanism of cut rose.
- Author(s)** : Takanori Horibe
- Address(es)** : Graduate School of Bioscience and Biotechnology, Chubu University, 1200 Matsumoto-cho, Kasugai, Aichi 487-8501, Japan
- Keywords** : Aquaporin, Cell wall, Cut rose, Petal growth, Sugar metabolism