

花卉の展開にともなう細胞肥大と花の形

市村一雄

農研機構花き研究所 305-8519 つくば市藤本 2-1

Cell Expansion during Flower Opening Associated with Flower Shape

Kazuo Ichimura

National Institute of Floricultural Science, Fujimoto 2-1, Tsukuba, Ibaraki 305-8519

はじめに

花きにおいて、花卉を展開させることは非常に重要である。特に、バラでは観賞の主体が花卉の展開する過程であることから、花卉の展開を何らかの方法で制御することが望まれている。

花卉は展開しながら成長する。これに関してガイラルディアの舌状花では、花卉を構成する細胞の分裂は比較的早い段階で停止することが明らかにされている (Koning, 1984)。また、カーネーションでは、花卉中の DNA 含量の増加は花卉ががく片から現れた時期にプラトーに達することが報告されている (Kenis ら, 1985)。これらの結果から、展開にともなう花卉の成長は主として細胞の肥大成長によって起こるとされている。

細胞が肥大するためには細胞内へ水が流入することと細胞壁がゆるむことが必要である。細胞への水の流入は、糖質、無機イオンあるいは有機酸などの物質が細胞内に蓄積し浸透圧が上昇することによって起こると考えられている。切り花への糖質の処理は花卉の展開を促進することから、このような浸透圧調節物質のうち、花卉の展開には糖質が最も重要と考えられている。

著者らの研究グループは、花卉細胞の肥大には、浸透圧調節物質として液胞に蓄積する糖質が重要であることを明らかにした。さらに、花の形にも糖質の蓄積が関与している可能性も示唆される。今回はこれらの研究結果を中心に解説する。

細胞肥大と浸透圧調節物質

浸透圧調節物質として機能している主な物質には糖質、無機イオンおよび有機酸があげられる。

葉や茎では無機イオンが主要な浸透圧調節物質として機能している。無機イオンの中ではカリウムが浸透圧維持に最も重要である。カリウム以外にカルシウム、マグネシウ

ム、硝酸などの無機イオンが浸透圧維持に重要であることが明らかにされている (Cram, 1976; Leigh・Tomos, 1993)。

トマトやリンゴなどの果実やサトウキビの茎のように糖質が蓄積する組織では、糖質が主要な浸透圧調節物質となっている (Damon ら, 1988; Welbaum・Meinzer, 1990; Yamaki・Ino, 1992)。このような組織では糖質は液胞に蓄積する。蓄積する糖質は主としてグルコース、フルクトースおよびスクロースである。後述するように花卉でも糖質が浸透圧調節物質として重要であることが明らかにされつつある。

他にリンゴ酸をはじめとする有機酸も浸透圧調節物質として機能していることが知られている (Cram, 1976; Welbaum・Meinzer, 1990)。

花卉に蓄積する糖質

植物に存在する低分子の糖質にはさまざまな種類がある。そのうち、グルコース、フルクトースおよびスクロースはどのような器官においてもほとんど普遍的に存在し、呼吸基質および浸透圧調節物質として重要な役割を果たしている。

花きではバラ、キクおよびカーネーションなどをはじめとして、花卉の展開にともない蓄積する糖質はグルコースとフルクトースであるものが多い (第1図) (Ichimura ら, 1998, 1999b, 2000b)。一方、トルコギキョウあるいはスイートピーのようにフルクトースがあまり蓄積しないものではグルコースとスクロースが蓄積する (Ichimura ら, 1999a; Shimizu・Ichimura, 2005)。

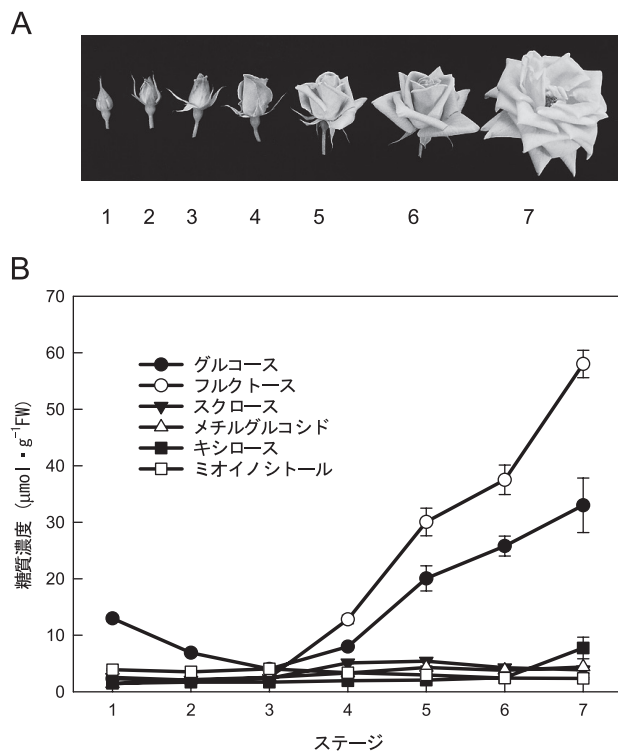
このような普遍的な代謝糖以外に、植物種により特異的な糖質が蓄積する場合がある。リンドウではゲンチビオースとゲンチオトリオースが構成糖質であることが知られている。このうち、ゲンチオビオースはリンドウの最も主要な構成糖質となっている (市村ら, 2005)。また、バラではキシロースとメチルグルコシドが構成糖質となっている (Ichimura ら, 1997)。

また、一部の花きではポリオール (糖アルコール) が主要な構成糖質となっており、デルフィニウムではマンニトール、フロックスでは 2-C-メチルエリトリトールが花卉

中の主要な糖質であり、これらの濃度は花卉の展開にともない上昇する (Enomoto ら, 2004; Ichimura ら, 2000a). 従って、これらの花きではこのような糖質が浸透圧調節物質として重要であることが示唆される. その他、シクリトール (イノシトール) が主要な構成糖質となっている花きもある. ミオイノシトールは植物に普遍的に分布する. カーネーションではメトキシ化したイノシトールであるピニトールが主要な構成糖質である (Ichimura ら, 1998). また、キクでは L-イノシトールとシクリトール (Ichimura ら, 2000b), トルコギキョウとスイートピーではボルネシトールが主要な構成糖質である (市村ら, 1997; Ichimura ら, 1999a). しかし、これらシクリトール類の濃度は比較的高くても、開花にともなう濃度の上昇は認められず、花卉の展開においてシクリトール類の重要性を示す結果は報告されていない.

花卉の展開における貯蔵炭水化物の役割

植物において、デンプンは重要な貯蔵炭水化物である. バラ ‘ソニア’ 切り花を用いた実験では、花卉が展開する過程でデンプン含量は減少し、単糖含量が増加することが報告されている (Evans・Reid, 1988). そのため、花卉に貯蔵されたデンプンが花卉展開にともなう糖質濃度の上昇に寄与していると考えられてきた. しかし、著者らがバラの樹上で開花した花を用いて解析したところ、花卉の展開にともないデンプン含量は減少するが、その減少は増加した単糖含量と比較するとごくわずかであった. ステージ 2



第1図 バラ ‘ソニア’ の花卉展開にともなう花の形態 (A) と糖質濃度の変化 (B)
値は平均値 ± SE (n = 3)

(第1図) にほぼ相当する段階で収穫したバラ切り花を材料とした Evans・Reid (1988) の報告では、花卉の展開にともない増加した糖質含量は、樹上花におけるそれに比較するとごく少量である. 従って、樹上で開花した花のように花卉が十分に展開するためには、花卉中に貯蔵されていたデンプンだけでは不十分であり、葉からの光合成産物の供給が不可欠であると考えられる. バラ以外にも、カーネーション、キンギョソウ、トルコギキョウなど、多くの花きで、花卉の展開にともない糖質濃度は上昇するが、この上昇はデンプンの分解では説明できないことが見出された (乗越ら, 未発表). 従って、花卉展開におけるデンプンの貯蔵炭水化物としての役割は限られたものとみなされる.

一日花であるヘメロカリスではフルクタンが貯蔵炭水化物として重要であることが明らかにされており、花卉が展開する過程でフルクタンが分解し、その最終的な分解産物であるグルコースとフルクトースが花卉に蓄積し、浸透圧の上昇に寄与していることが報告されている (Bielecki, 1993). また、カンパニュラでもフルクタンが重要であることが示唆されている (Vergauwen ら, 2000).

細胞内の糖質分布を解析する手法

花卉に輸送された糖質は液胞に蓄積し、浸透圧調節物質として細胞肥大に寄与していると考えられている. そのため、花卉展開機構の解析には液胞中の糖質の定量が必要である. 液胞中の糖質濃度を測定する方法には4種類があげられる. 具体的には、直接液胞を単離する方法、マイクロマニピュレーターにより液胞液を採取する方法、コンパートメントアナリシス法ならびに疎水性溶媒密度勾配遠心分離法である.

液胞中の物質を定量する最も直接的な方法は、組織から液胞を単離し、その物質濃度を測定することである. 液胞は組織からプロトプラストを単離した後、さらに溶媒の pH を上昇させるとともに浸透圧を低下させることにより単離することが可能である (Wagner, 1979; Yamaki, 1984). しかし、単離にはある程度の時間を要するため、操作する過程で内容物質が変動する可能性が示唆されている.

マイクロマニピュレーターによる液胞液の採取はアサガオの花弁で報告されている (Yoshida ら, 1995). この方法は操作に熟練を要することに加え、多量の液胞液を採取することが困難であるため、物質の定量が容易ではないという欠点がある.

コンパートメントアナリシス法は物質の細胞内分布を比較的簡単に解析する方法として幅広く用いられている (McKenzie ら, 2004; Yamaki・Ino, 1992). この方法は組織を適当な緩衝液中に浸漬し、時間の経過にともない溶媒に溶出する糖質の濃度変動を調べる方法である. この方法では、最初にアポプラスト、次いで細胞質、最後に液胞から細胞内成分が溶出することが前提とされている. 溶出曲線の変曲点から、アポプラスト、細胞質および液胞に含まれ

る糖質の分布を計算する。

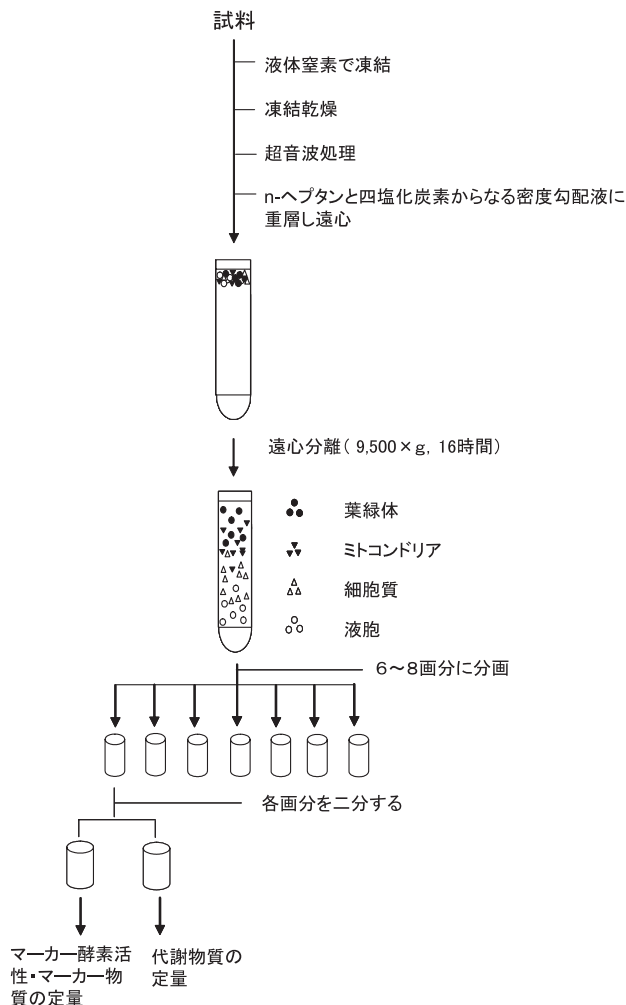
疎水性溶媒密度勾配遠心分画法は操作中の物質の変化を抑制し、より正確に代謝物質の分布を解析する方法として開発された (Gerhardt・Heldt, 1984)。疎水性溶媒密度勾配遠心分画法では、凍結乾燥した組織の粉末を四塩化炭素とヘプタンから作成された密度勾配液に重層し、遠心分離を行なう (第2図)。密度の大きい液胞は下側に、密度の小さいクロプラストは上側に分布する。ただし、この方法によりそれぞれの画分をコンタミネーションなく分離することはできない。そこで、マーカー酵素と目的とする物質の分離パターンから、計算により物質の細胞内分布を算出する。この方法により、ハウレンソウ、オオムギ、キンギョソウなどの葉あるいはジャガイモ塊茎における糖質、光合成代謝産物あるいはアミノ酸などの細胞内分布が報告されている (Farréら, 2001; Mooreら, 1997; Winterら, 1993, 1994)。

これら4種類の方法のうち、液胞を直接単離する方法とマイクロマニピレーターを使用する方法ではアポプラスト中の物質は別途測定しなければならない。コンパートメントアナリシス法では液胞だけでなく、細胞質とアポプラ

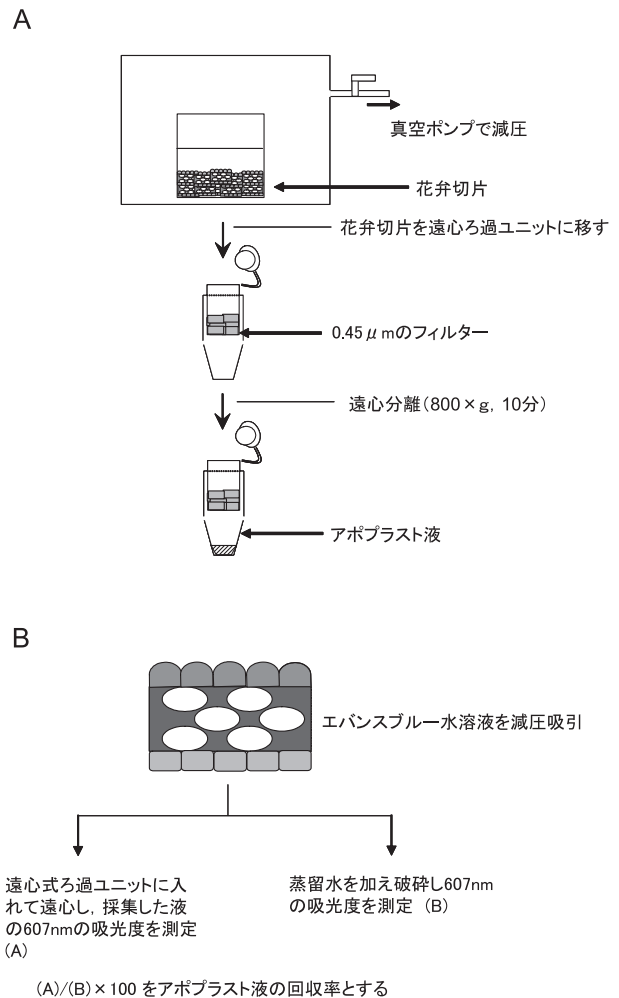
ストの物質濃度の定量が可能である。しかし、それぞれのコンパートメントからの相互のコンタミネーションを避けることは原理的に不可能である。疎水性溶媒密度勾配遠心分画法では主として液胞、細胞質およびクロプラストにおける物質の分布が解析されてきた。果実など糖質を多量に蓄積する器官ではアポプラストにも多量の糖質を蓄積することが知られている。ところが、疎水性溶媒密度勾配遠心分画法ではアポプラストに含まれる物質の分布の報告は1報のみであり、しかもこの報告では液胞と細胞質の物質分布は調べられていない (MacDougallら, 1995)。

細胞内の糖質分布を解析する手法の開発

バラ花卉を材料にして、疎水性溶媒密度勾配遠心分画法により糖質の細胞内分布の解析が可能であるかどうかを検討した。アポプラストは膜で覆われていないため、アポプラスト画分が疎水性溶媒中でどのような挙動を示すのか不明である。アポプラスト画分以外には分布していない可溶性ペクチンをアポプラストのマーカー物質として選抜し、



第2図 疎水性溶媒密度勾配遠心分画法の概要



第3図 Infiltration-遠心分離法の概要 (A) と Infiltration-遠心分離法におけるアポプラストに含まれる物質の回収率の測定 (B)

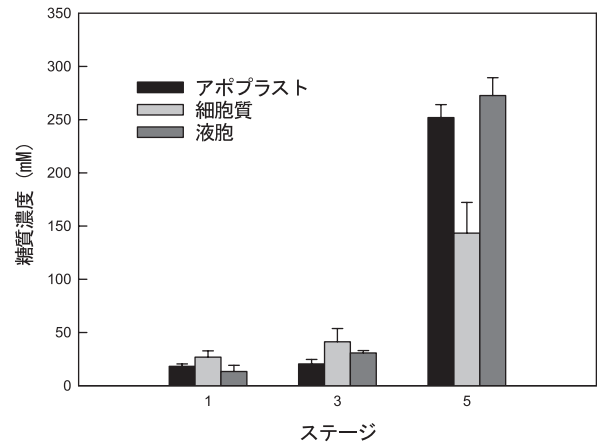
アポプラスト、細胞質および液胞のマーカー酵素あるいはマーカー物質がどのような分布を示すかを調査したところ、バラ花卉ではアポプラストのマーカーである可溶性ペクチンと液胞のマーカーである α -マンノシダーゼの分離が不十分であった。従って、解析結果に誤りを生じることが危惧され、この方法のみで物質の細胞内分布を解析することは困難と判断した。

アポプラスト中の物質を分離する方法として、組織をそのまま低速で遠心し、分離された液をアポプラスト溶液とする方法 (Tsurusaki ら, 1997) が最も簡便である。しかし、この方法では適用できる組織が限られている。そのため、組織のエアスペースを溶液で満たしてから低速で遠心することにより採取する Infiltration-遠心分離法が一般的である (Cosgrove・Cleland, 1983; Speer・Kaiser, 1991)。しかし、Infiltration-遠心分離法ではアポプラスト液を完全に回収することは不可能である。そこで、細胞内には浸透できない色素であるエバンスブルーを用いて回収率を算出する方法を開発し、アポプラスト中の糖質含量を定量する方法を確立した (第3図) (乗越ら, 2003)。

次いで、疎水性溶媒密度勾配遠心分画法と回収率算出を可能とした Infiltration-遠心分離法を組み合わせることにより、液胞、細胞質およびアポプラストにおける糖質の分布を解析する方法を確立した。具体的な手順としては、まず Infiltration-遠心分離法によりアポプラスト中の糖質含量を測定する。次いで、疎水性溶媒密度勾配遠心分画法により、液胞、細胞質およびアポプラストにおける糖質の分布を解析する。アポプラストに含まれる物質は理論的には疎水性溶媒密度勾配遠心分画法により分画されることになるため、疎水性溶媒密度勾配遠心後、それぞれの画分からアポプラストの糖質含量を減じる。さらに、液胞と細胞質の分布を Riens ら (1991) の方法に基づき算出する。これにより、液胞、細胞質およびアポプラストにおける糖質の分布を解析することが可能であると考えられる。

バラの花弁の展開にともなう 糖質細胞内分布とその濃度の変動

バラ‘ソニア’の花弁を用い、疎水性溶媒密度勾配遠心分画法と回収率算出を可能とした Infiltration-遠心分離法を組み合わせ、花弁の展開にともなう液胞、細胞質およびアポプラストにおける糖質の分布を解析したところ、花弁の展開にともない液胞に糖質が多量に蓄積することが判明した。さらに、各画分の糖質濃度を算出するため、透過型電子顕微鏡写真により花卉細胞の液胞、細胞質、細胞壁およびエアスペースに相当する部分の面積比を測定し、それに基づき液胞、細胞質およびアポプラストの糖質濃度を算出した。アポプラストはエアスペースを含むが、エアスペースには液体は存在しないため、ここでは細胞壁の面積に基づき算出した値をアポプラストの濃度とした。その結果、花弁の展開にともない、どの画分においても糖質濃度が著



第4図 バラ‘ソニア’の花弁展開にともなう液胞、細胞質およびアポプラストにおける糖質濃度の変化
値は平均値 \pm SE (n = 3)

しく上昇することが判明した (第4図)。

液胞が肥大するためには、液胞中の浸透圧はアポプラストよりも高いことが必要である。シンプラストの大部分は液胞であり、細胞質も含む。そこで、バラの花弁展開にともなうシンプラストとアポプラストの浸透圧を測定したところ、ステージ3におけるシンプラストとアポプラストの浸透圧はそれぞれ 793 kPa および 169 kPa であり、ステージ5ではそれぞれ 1,324 kPa および 961 kPa に上昇した。特にステージ3ではシンプラストの浸透圧のほうがアポプラストのそれよりもはるかに高かったことから、両者の浸透圧差により水の流入が可能であると考えられた。

糖質と無機イオンがどの程度浸透圧維持に貢献しているかを明らかにするため、シンプラストとアポプラストにおいてそれぞれに由来する浸透圧を算出した。シンプラストとアポプラストにおける糖質由来の浸透圧は、ステージ3ではそれぞれ 92 kPa および 57 kPa であり、ステージ5ではそれぞれ 737 kPa および 699 kPa であった。一方、シンプラストとアポプラストにおける無機イオン由来の浸透圧は、ステージ3ではそれぞれ 265 kPa および 64 kPa であり、ステージ5ではそれぞれ 179 kPa および 93 kPa であった。シンプラストにおいて、浸透圧の上昇は糖質に由来する浸透圧の上昇とほぼ一致したことから、花弁展開にともなう浸透圧の上昇は液胞への糖質の蓄積によることが示唆された。また、シンプラストとアポプラストとの浸透圧差には無機イオンの関与が大きいことも示された。

花弁の展開にともない、グルコースとフルクトース濃度が著しく上昇したことを考え合わせると、花卉細胞の肥大機構を以下のように説明することが可能である。すなわち、無機イオン等、糖質以外の物質によりシンプラストとアポプラストとの間に浸透圧差を生じさせる。それとともに糖質を連続的にアポプラストさらには液胞に輸送することにより浸透圧を上昇させる。浸透圧を高めながら細胞内外の浸透圧差を維持することにより、水を多量に液胞に流入さ

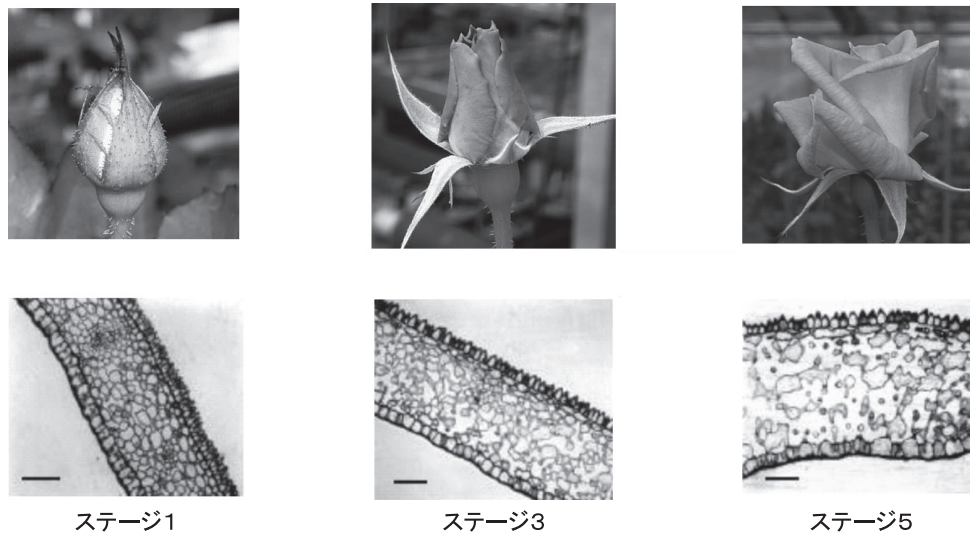
せ、これにより細胞を肥大させることが可能になると考えられる (乗越ら, 2005)。

バラ花形の品種間差と細胞の形態

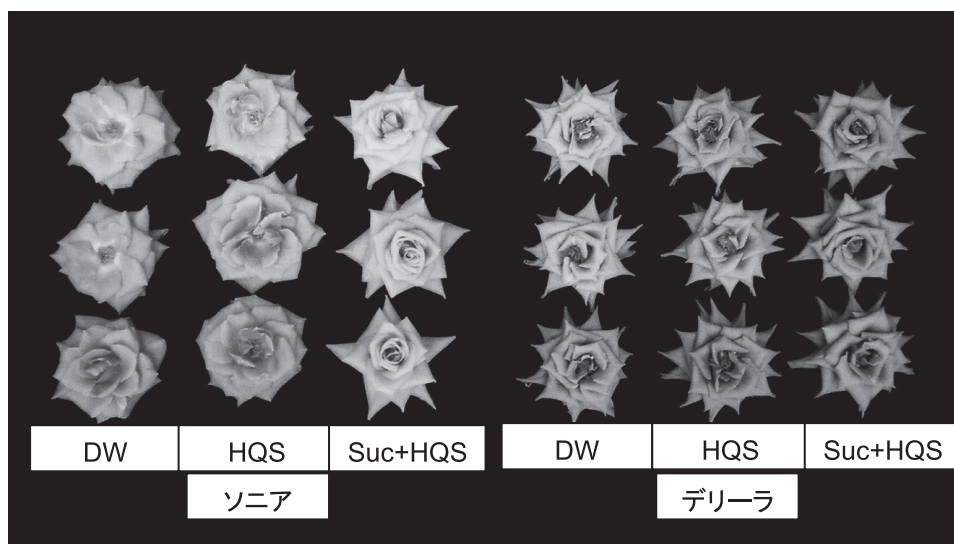
花弁組織は主として向軸側表皮細胞, 背軸側表皮細胞および柔細胞から構成されている。バラ‘ソニア’では, 花弁が展開する前のステージでは表皮細胞だけでなく, 柔細胞も密に存在する。花弁の展開にともない, それぞれの細胞が肥大するが, 特に向軸側表皮細胞では横方向の肥大成長が著しく, その横径は約3倍に増加する。また, 柔細胞は次第に不定形となり, それにともないエアスペースの体積が著しく増加する (第5図)。

バラは長い育種の歴史があり, 様々な花形の品種が存在する。‘ソニア’は弁先が剣状となる剣弁高芯形の品種である。弁先が剣状になるということは花弁の展開にともない向軸側表皮細胞の成長が背軸側表皮細胞の成長よりも著しいことを意味している。一方, 近年人気を集めているオールローズあるいはイングリッシュローズタイプの品種は弁先が丸状となる丸弁型が多い。

樹上で開花した‘ソニア’は典型的な剣弁を示すが, 適期とされるステージで収穫した切り花を水に生けると丸弁状となる。一方, 生け水に抗菌剤を含むスクロース等の糖質を加えることにより, 樹上と同様に剣弁状となる。一方, ‘ソニア’と同様に剣弁高芯形の‘デリーラ’では, 水に生



第5図 バラ‘ソニア’の花弁展開にともなう細胞形態の変化



第6図 バラ‘ソニア’と‘デリーラ’の花の形態に及ぼすHQs (抗菌剤) およびスクロースとHQsを組合わせた連続処理の影響
 Suc+HQs : スクロース + HQs
 HQs とスクロースの濃度はそれぞれ $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, 2%とした。

けただけで剣弁状となる(第6図)。「デリーラ」は収穫時点での糖質濃度が「ソニア」よりも著しく高いことから、剣弁化にともなう花卉の成長は糖質に依存している可能性が高いと考えられる(Ichimuraら, 2005)。

また、丸弁形の品種である「プロフィータ」と剣弁形の品種である「ソニア」における表皮細胞の肥大パターンを観察したところ、「ソニア」は「プロフィータ」に比較すると向軸側表皮細胞の肥大程度が著しかった。従って、このような細胞肥大のパターンがバラ花形の品種間差に関与していることが示唆される。「ソニア」の花卉では肥大成長が盛んなステージで糖質濃度の上昇が著しいことを考え合わせると、剣弁型の品種では花卉の向軸側表皮細胞において、糖質濃度が著しく上昇することにより花形の差異を生じさせている可能性がある。

キンギョソウの花弁の展開にともなう 縁辺と花筒の糖質濃度の変動

キンギョソウはバラとは異なり、その花弁は縁辺部分と花筒部分とに明瞭に区別することができる。このようなタイプの花はペチュニア、アサガオをはじめとして少なくない。そこで、キンギョソウを用いて縁辺部分と花筒部分でそれを構成する細胞の肥大と糖質の蓄積パターンが異なるのかを解析した。

キンギョソウ花筒の表皮細胞は直方体状であるのに対して、縁辺のそれは球状である。また、花卉の展開にともない花筒では肥大が緩慢であるのに対して、縁辺では特に最終段階で急激に肥大する。細胞が著しく肥大する縁辺では糖質濃度は急増するが、肥大が緩慢な花筒ではほぼ一定である。この結果は、花卉の展開にともない、細胞肥大程度の違いにより糖質の上昇パターンが異なることを示している(乗越ら, 2007)。

今後の課題

糖質の輸送と代謝にはさまざまな酵素タンパク質が関与している。また、細胞が肥大するためには、細胞に水が流入するとともに細胞壁が緩むことが必要であると考えられている。細胞壁の緩みに関与しているタンパク質にはエクспанシンなど、多くの酵素タンパク質がある。花卉の展開とこのような酵素タンパク質との関係についての研究が最近推進されつつある(山田ら, 2005; Yamadaら, 2007)。

篩部からシンク細胞への輸送はアンローディングとその後の輸送という二つの段階からなるが、いずれの段階も原形質連絡によるシンプラスト経由の経路とアポプラスト経由の経路の2つの経路のどちらかが主体となっていると考えられている。花卉組織は主として向軸側表皮細胞、背軸側表皮細胞および柔細胞から構成されている。輸送された糖質はそれぞれの細胞に蓄積するが、細胞の種類により蓄積パターンが異なっている可能性がある。

糖質の蓄積と花卉細胞の肥大、ひいては花形との関係を

解明するためには、花卉を構成するそれぞれの細胞において、篩部からのアンローディングとその後の輸送経路を明らかにするとともに、糖質がそれぞれの細胞にどのように蓄積するか明らかにすることが必要である。

謝辞 本稿の作成にご協力いただいた名古屋大学生命農学研究科の山田邦夫博士ならびに農研機構花き研究所の乗越 亮博士に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Bielecki, R. L. 1993. Fructan hydrolysis drives petal expansion in the ephemeral daylily flower. *Plant Physiol.* 103: 213–219.
- Cosgrove, D. J. and R. E. Cleland. 1983. Solutes in the free space of growing stem tissues. *Plant Physiol.* 72: 326–331.
- Cram, W. J. 1976. Negative feedback regulation of transport in cells. The maintenance of turgor, volume and nutrient supply. p. 284–316. In: U. Lüttga and M. G. Pitman (eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology. New Series Vol. 2. Transport in plants II. Part A. Cells.* Springer-Verlag, Berlin.
- Damon, S., J. Hewitt, M. Nieder and A. B. Bennett. 1988. Sink metabolism in tomato fruit. II. Phloem unloading and sugar uptake. *Plant Physiol.* 87: 731–736.
- Enomoto, H., K. Kohata, M. Nakayama, Y. Yamaguchi and K. Ichimura. 2004. 2-C-methyl-D-erythritol is a major carbohydrate in petals of *Phlox subulata* possibly involved in flower development. *J. Plant Physiol.* 161: 977–980.
- Evans, R. Y. and M. S. Reid. 1988. Changes in carbohydrates and osmotic potential during rhythmic expansion of rose petals. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 113: 884–888.
- Farré, E. M., A. Tiessen, U. Roessner, P. Geigenberger, R. N. Trethewey and L. Willmitzer. 2001. Analysis of the compartmentation of glycolytic intermediates, nucleotides, sugars, organic acids, amino acids, and sugar alcohols in potato tubers using a nonaqueous fractionation method. *Plant Physiol.* 127: 685–700.
- Gerhardt, R. and H. W. Heldt. 1984. Measurement of subcellular metabolite levels in leaves by fractionation of freeze-stopped material in nonaqueous media. *Plant Physiol.* 75: 542–547.
- Ichimura, K., M. Kishimoto, R. Norikoshi, Y. Kawabata and K. Yamada. 2005. Soluble carbohydrates and variation in vase-life of cut rose cultivars ‘Delilah’ and ‘Sonia’ flowers. *J. Hort. Sci. Biotech.* 80: 280–286.
- Ichimura, K., K. Kohata and R. Goto. 2000a. Soluble carbohydrates in *Delphinium* and their influence on sepal abscission in cut flowers. *Physiol. Plant.* 108: 307–313.
- Ichimura, K., K. Kohata, M. Koketsu, M. Shimamura and A. Ito. 1998. Identification of pinitol as a main sugar constituent and changes in its content during flower bud development in carnation (*Dianthus caryophyllus* L.). *J. Plant Physiol.* 152: 363–367.

- Ichimura, K., K. Kohata, M. Koketsu, Y. Yamaguchi, H. Yamaguchi and K. Suto. 1997. Identification of methyl β -glucopyranoside and xylose as soluble sugar constituents in roses (*Rosa hybrida* L.). *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 61: 1734–1735.
- 市村一雄・木幡勝則・是永 勝・久松 完. 1997. トルコギキョウ切り花の品質保持に及ぼすスクロース処理の影響ならびにその糖組成. 園学雑. 66 (別2) : 614–615.
- Ichimura, K., K. Kohata, Y. Mukasa, Y. Yamaguchi, R. Goto and K. Suto. 1999a. Identification of L-bornesitol and changes in its content during flower bud development in sweet pea (*Lathyrus odoratus* L.). *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 63: 189–191.
- Ichimura, K., K. Kohata, Y. Yamaguchi, M. Douzono, H. Ikeda and M. Koketsu. 2000b. Identification of L-inositol and scyllitol and their distribution in various organs in chrysanthemum. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 64: 865–868.
- 市村一雄・乗越 亮・清水弘子・木幡勝則. 2005. リンドウの開花におけるゲンチオビオースとゲンチオトリオースの生理的役割. 園学雑. 74 (別1) : 373.
- Ichimura, K., S. Ueyama and R. Goto. 1999b. Possible roles of soluble carbohydrate constituents in cut rose flowers. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 68: 534–539.
- Kenis, J. D., S. T. Silvente and V. S. Trippi. 1985. Nitrogen metabolism and senescence-associated changes during growth of carnation flowers (*Dianthus caryophyllus*). *Physiol. Plant.* 65: 455–459.
- Koning, R. E. 1984. The roles of plant hormones in the growth of the corolla of *Gaillardia grandiflora* (Asteraceae) ray flowers. *Amer. J. Bot.* 71: 1–8.
- Leigh, R. A. and A. D. Tomos 1993. Ion distribution in cereal leaves: Pathways and mechanisms. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 341: 75–86.
- MacDougall, A. J., R. Parker and R. R. Selvendran. 1995. Nonaqueous fractionation to assess the ionic composition of the apoplast during fruit ripening. *Plant Physiol.* 108: 1679–1689.
- McKenzie, M. J., L. A. Greer, J. A. Heyes and P. L. Hurst. 2004. Sugar metabolism and compartmentation in asparagus and broccoli during controlled atmosphere storage. *Postharv. Biol. Technol.* 32: 45–56.
- Moore, B. d., D. E. Palmquist and J. R. Seemann. 1997. Influence of plant growth at high CO₂ concentrations on leaf content of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and intracellular distribution of soluble carbohydrates in tobacco, snapdragon, and parsley. *Plant Physiol.* 115: 241–248.
- 乗越 亮・今西英雄・市村一雄. 2007. キンギョソウの花冠展開にともなう浸透圧および糖質濃度の変動. 園学研. 6 (別2) : 333.
- 乗越 亮・山田邦夫・鈴木克己・今西英雄・市村一雄. 2003. バラ花卉におけるアポプラスト液の糖質含量の測定. 園学雑. 72 (別2) : 465.
- 乗越 亮・山田邦夫・鈴木克己・今西英雄・市村一雄. 2005. バラ花卉の展開時における浸透圧の変化と糖質の役割. 園学雑. 74 (別2) : 501.
- Riens, B., G. Lohaus, D. Heineke and H. W. Heldt. 1991. Amino acid and sucrose content determined in the cytosolic, chloroplastic, and vacuolar compartments and in the phloem sap of spinach leaves. *Plant Physiol.* 97: 227–233.
- Shimizu, H. and K. Ichimura. 2005. Effects of silver thiosulfate complex (STS), sucrose and their combination on the quality and vase life of cut *Eustoma* flowers. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 74: 381–385.
- Speer, M. and W. M. Kaiser. 1991. Ion relations of symplastic and apoplastic space in leaves from *Spinacia oleracea* L. and *Pisum sativum* L. under salinity. *Plant Physiol.* 97: 990–997.
- Tsurusaki, K., Y. Matuda and N. Sakurai. 1997. Distribution of indole-3-acetic acid in the apoplast and symplast of squash (*Cucurbita maxima*) hypocotyls. *Plant Cell Physiol.* 38: 352–356.
- Vergauwen, R., W. van den Ende and A. van Laere. 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.
- Welbaum, G. E. and F. C. Meinzer. 1990. Compartmentation of solutes and water in developing sugarcane stalk tissue. *Plant Physiol.* 93: 1147–1153.
- Winter, H., D. G. Robinson and H. W. Heldt. 1993. Subcellular volumes and metabolite concentrations in barley leaves. *Planta* 191: 180–190.
- Winter, H., D. G. Robinson and H. W. Heldt. 1994. Subcellular volumes and metabolite concentrations in spinach leaves. *Planta* 193: 530–535.
- Yamada, K., M. Ito, T. Oyama, M. Nakada, M. Maesaka and S. Yamaki. 2007. Analysis of sucrose metabolism during petal growth of cut roses. *Postharv. Biol. Technol.* 43: 174–177.
- 山田邦夫・三島慶子・尾山智子・前坂昌宏・山木昭平. 2005. バラ花卉の生長に伴うエクспанシンmRNAの発現解析. 園学雑. 74 (別1) : 442.
- Yamaki, S. 1984. Isolation of vacuoles from immature apple fruit flesh and compartmentation of sugars, organic acids, phenolic compounds and amino acids. *Plant Cell Physiol.* 25: 151–166.
- Yamaki, S. and M. Ino 1992. Alteration of cellular compartmentation and membrane permeability to sugars in immature and mature apple fruit. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 117: 951–954.
- Yoshida, K., T. Kondo, Y. Okazaki and K. Katou. 1995. Cause of blue petal colour. *Nature* 373: 291.