

## ‘Beast’ 장미 꽃목굽음지의 생장, 화기 및 내생 호르몬 변화

서지현 · 김완순\*

서울시립대학교 환경원예학과

### Growth, Floral Morphology, and Phytohormone Levels of Flowering Shoots with Bent Peduncle in Greenhouse-grown Cut Rose ‘Beast’

Ji Hyeon Seo and Wan Soon Kim\*

Department of Environmental Horticulture, University of Seoul, Seoul 130-743, Korea

**Abstract.** The bent peduncle phenomenon (BPP) is known as a kind of physiological disorders found in cut rose plants, which causes the reduction of cut flower yields. As yet unknown mechanisms, however, it has not been easy to find solutions for BPP. To address this challenge, this study was conducted to investigate the characteristics of floral morphology, growth, and endogenous phytohormone level of BPP shoots in cut rose plants (*Rosa hybrida* L. ‘Beast’). Morphological observation confirmed the fact that BPP was accompanied by the early formation and being phyllody of a specific sepal among five sepals, which gave rise to peduncle bending in the upper part of the phyllody with fasciation. Year-round BPP frequency in ‘Beast’ cultivar was in the range of 5 to 20% with seasonal change, increasing rapidly with an average temperature rise in summer. Except bent peduncle, the BPP shoots appeared to grow normally in terms of speed and size of floral development in comparison with normal. However, carbohydrate distribution to the floral part in BPP shoots was significantly reduced. The level of endogenous IAA (3-Indoleacetic acid) within the floral part in BPP shoots was highly maintained during floral development, in contrast to normal shoots. GA<sub>3</sub> contents were not significantly different between normal and BPP shoots. This study indicates that BPP would be induced by a series of courses: abnormally early formation of a specific sepal relative to high temperature, being phyllody of the sepal with fasciation, and continuous supply of endogenous IAA by phyllody.

**Additional key words:** auxin, fasciation, malformation, phyllody, physiological disorder

## 서 언

절화 장미는 국내외적으로 생산량이 높은 대표적인 화훼 작물로 온도나 일장에 영향을 받지 않고 일정한 크기로 성장하면 화아분화가 이루어지는 자가유도적 개화특성을 가지고 있다(Halevy, 1972; Horridge and Cockshull, 1974). 국내에서는 주로 시설재배를 통해 연중 생산되기 때문에 절화 장미의 생산성은 재배시설의 환경과 밀접한 관계를 가지고 있으며, 특히 부적합한 재배시설 환경은 다양한 생리적 장애를 유발하게 된다(Kim and Lieth, 2012).

생리적 장애(physiological disorder)란 부적합한 생육환

경조건에 의한 비정상적인 생육반응이 나타나는 현상을 말하며, 절화 장미의 생리적 장애로는 대표적으로 엽원기부터 수술형성 과정에 부적합한 저온환경에 의해 화아 발육이 정지되는 블라인드 현상(blindness), 개화 직전 부적합한 저온에 의해 꽃잎이 짧아지고 많아지면서 수술과 암술 부위가 꽃잎 밖으로 노출되어 절화의 상품가치가 떨어지는 불헤드 현상(bullhead), 그리고 화아발육 과정에서 꽃자루 상단의 꽃목 부분이 휘어져 역시 상품가치를 상실하는 꽃목굽음 현상(bent peduncle phenomenon, BPP) 등이 있다(Halevy and Zieslin, 1969; Moe, 1971).

꽃목굽음 현상은 저온기에 많이 발생하는 블라인드와 불

\*Corresponding author: [wskim2@uos.ac.kr](mailto:wskim2@uos.ac.kr)

※ Received 29 May 2013; Revised 20 August 2013; Accepted 20 August 2013. 본 논문은 농촌진흥청 공동연구사업(과제번호: PJ90701504)의 지원에 의해 이루어진 것임.

© 2013 Korean Society for Horticultural Science

헤드 현상과는 달리 품종에 따라 차이는 있으나 고온기에 주로 발생하며 최근에 보급된 국내육성 절화 장미 품종들에서 20% 내외로 발생하는 것으로 조사되었다(Seo and Kim, 2012). 따라서 꽃목굽음 현상에 대한 대책 마련이 시급한 실정이지만, 꽃목굽음 현상에 대한 소개와 고온 및 옥신 관계 등에 대한 일부 연구들을 제외하고는 원인에 대한 명확한 이해는 아직까지 이루어지지 않고 있다(An et al., 2002; Zaccari, 2009). 한편, 국화(Takahiro et al., 1999), 글라디올러스(Cohat, 1993), 카네이션(Akarui and Hamretomu, 1972; Hiroi et al., 1972) 등 대표적인 절화류에 대한 꽃목굽음 현상 연구는 오래 전부터 보고되어졌으나 절화 장미와는 다른 양상을 보여 직접적으로 응용하기는 곤란한 실정이다. 따라서 본 연구에서는 절화 장미의 꽃목굽음 현상에 대한 원인과 발생 기작을 이해하고자 국내 육성품종인 'Beast'를 대상으로 연중 꽃목굽음 현상의 발생 빈도, 꽃목굽음지의 생장과 화기 형태, 화아 발육 과정에서의 식물호르몬 옥신과 지베렐린의 변화를 분석하였다.

## 재료 및 방법

### 실험재료 및 생육특성 조사

식물재료는 파주시 소재 절화 장미 재배 농가의 4년생 국내육성 장미 'Beast' 품종(*Rosa hybrida* L. 'Beast')을 대상으로 하였다. 먼저 꽃목굽음 현상의 연중 발생 빈도를 알아보기 위하여 절화를 생산 중인 모식물체 444주를 대상으로 2012년 1월부터 12월까지 매월 2회씩 개화 발육 중인 전체 신초에 대하여 꽃받침조각이 변형되며 꽃목굽음 현상을 보이는 신초(이하 "꽃목굽음지", bent peduncle phenomenon flowering shoots, BPP)를 구분하여 조사하였다. 또한 2012년 4-6월 수확단계의 정상적인 신초(이하 "정상지", normal flowering shoots)와 꽃목굽음지 각각 20개를 대상으로 개화소요일수, 신초의 길이, 생체중, 건물중, 마디수, 엽면적, 꽃잎수 등 생장 지표를 조사하였다.

### C, N 분석

동화산물 축적과 분배를 알아보기 위하여 전탄수화물(T-C)과 전질소(T-N)를 분석하였다. 전탄수화물 함량은 건조시료 0.1g에 0.7N HCl 20mL를 첨가하여 100°C의 항온수조에서 2시간 30분간 반응시킨 후, No. 6 여과지에 여과 후 100mL로 정량한 것을 0.5mL 취하여 anthrone 용액 5mL(95% H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 100mL + anthrone 20mg)와 증류수 0.5mL를 첨가하여 100°C 항온수조에서 7분 반응 후 급냉하여 UV-2450(UV-VIS spectrophotometer, Shimadzu, Japan) 625nm에서 측정하였다. 전질

소 분석을 위해 건조 시료 0.1g에 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 1mL와 50% HClO<sub>4</sub> 10mL를 첨가한 후 분해조에서 300°C로 가열하여 투명해질 때까지 분해과정을 거친 다음, 증류수를 첨가한 후 No. 6 여과지를 사용하여 여과 후 100mL로 정량하고 질소증류장치(Kjeltec 2300, Foss, Sweden)로 분석하였다.

### 내생 호르몬 분석

장미 정상지와 꽃목굽음지의 내생 호르몬 수준을 비교하고자 생육단계별로 옥신의 일종인 IAA(3-Indoleacetic acid)와 지베렐린의 일종인 GA<sub>3</sub> 농도를 분석하였다. 생육 단계는 화아형성 이전 단계(bud break, 신초길이 약 2cm 미만)와 화아형성 이후 화아크기에 따른 5단계(S<sub>1</sub>, 화아길이 0.5cm 미만; S<sub>2</sub>, 화아길이 1cm; S<sub>3</sub>, 화아길이 1.5cm; S<sub>4</sub>, 화아길이 2cm; S<sub>5</sub>, 화아길이 2.5cm 이상)로 구분하였다.

호르몬 추출을 위해 Miao et al.(2011)에 따라 액체질소로 동결한 장미 시료 2g을 마쇄한 후, 80% cold methanol 10mL를 넣고 4°C에서 15시간 동안 추출 후 다시 5mL 첨가 후 3시간 추출하였다. 원심분리(4°C, 5000rpm 15분) 후 상정액을 10mL씩 분주하여 40°C에서 감압 건조시켰다. 호르몬 분석을 위해 각각 IAA 이동상[60% methanol, 0.1% phosphoric acid(v/v)], GA<sub>3</sub> 이동상(25% methanol, phosphoric acid로 pH 3.0 조정)으로 분리하여 시린지 필터 2μL로 1mL 필터링 후 HPLC(LC-20 AD, Shimadzu, Japan)를 이용하여 분석하였다. 내부표준물질은 IAA[3-Indoleacetic acid ≥ 98% (HPLC), Sigma]와 GA<sub>3</sub>[90% gibberellin A<sub>3</sub> basis(HPLC), Sigma]를 사용하였다. IAA는 C18 Sep-Pak cartridge를 이용해 45°C에서 0.5mL·min<sup>-1</sup>로 UV 270nm에서 12분에 검출하였으며, GA<sub>3</sub>는 45°C에서 1mL·min<sup>-1</sup>로 UV 280nm에서 23분에 검출하였다.

### 통계분석

통계분석용 프로그램인 SAS package(Statistical analysis system, version 9.3, SAS Institute Inc., USA)를 이용하여 ANOVA(Analysis of variance) 분석을 실시하였으며, 각 처리간의 유의성은 DMRT(Duncan's new multiple range test) 5% 수준으로 하였다.

## 결과 및 고찰

### 꽃목굽음지의 화기 형태, 발생빈도, 생장특성

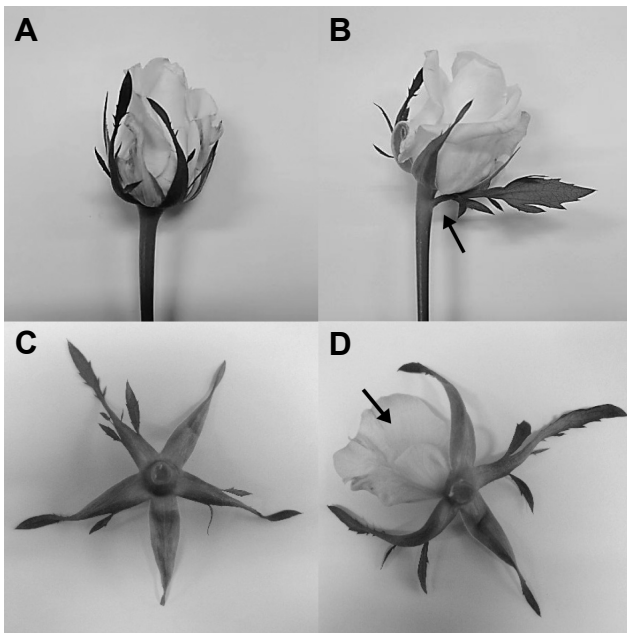
꽃목굽음지의 화기 형태를 관찰한 결과, 특정 꽃받침조각 하나가 나머지 4개의 꽃받침조각 위치보다 1-2cm 아래에 위치하였고 정상적인 모양의 꽃받침조각이 아닌 일과 유사

한 형태로 변형되어 발육하였으며, 변형된 꽃받침조각과 정상적인 꽃받침 사이에서 꽃자루의 일부가 편평해지는 대화 현상(fasciation)과 함께 변형된 꽃받침조각 방향으로 꽃목이 굽는 화기 형태를 나타냈다(Fig. 1). 이것은 화아기관 분화과정에서 최초로 형성되는 5개의 꽃받침조각 중에서 특정 꽃받침조각 하나가 초기에 형성된 결과로 보이며, 이것이 잎과 유사한 형태로 변형되는 증상은 Masters(1869)가 명명한 “phyllody”, 즉 엽상화 현상으로 판단된다. 엽상화는 잎과 유사한 형태의 조직이 화아기관을 대체하는 것으로 기형화의 일종이다(Sim et al., 2004). 이러한 꽃목굽음 현상은 계절에 따라 발생 빈도가 달라졌는데, ‘Beast’ 품종의 경우 1월부터 5월까지 10% 미만으로 낮게 유지되다가 고온기인 6월부터 8월에 20%까지 급격히 증가하였고 9월 이후 다시 10% 수준으로 감소하는 경향을 보였다(Fig. 2). 한편, 꽃목굽음지의 경우 개화소요일수, 신초 길이, 생체중, 마디수,

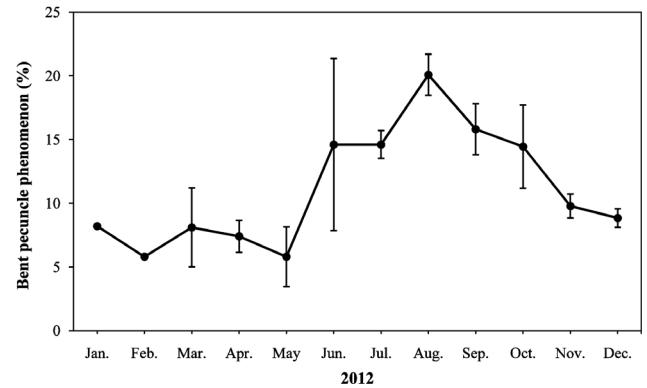
엽면적, 꽃잎수 등 성장지표가 정상지와 유의적인 차이를 보이지 않아 꽃목이 굽는 현상 외에 신초 생장은 정상적으로 진행되고 있는 것으로 확인되었으나, 꽃 부분에서 정상지보다 꽃목굽음지의 생체중이 유의적으로 낮게 나타나 꽃목굽음지는 줄기 조직의 대화현상으로 인한 세포 불균형에 의해 수분이동에 영향을 받는 것으로 판단된다. 또한 신초 전체 생체중에 대한 꽃 부분의 생체중이 꽃목굽음지가 19%로 정상지 25.3%보다 감소하는 경향을 보였으나 통계적인 유의성은 확인되지 않았다(Table 1).

### 꽃목굽음지 건물 분배 특성

꽃목굽음지의 경우 정상지보다 잎으로의 건물(dry mass) 분배 비율이 42.1%로 높았던 반면 꽃으로의 건물 분배는 14.5%로 정상지의 20%보다 5.5% 이상 낮아졌다(Table 2 and Fig. 3). 한편 T-C와 T-N 함량은 부위별로 유의적인 차이를 보이지 않았고, C/N을 역시 유의적 차이를 보이지 않았으나, 꽃으로의 T-C와 T-N의 분배 특성을 살펴보면 꽃목굽음지에서는 T-C 12.9%, T-N 15.4%, 정상지에서는 각각 19.7%, 14.3%로 나타났다(Table 2). 이것을 종합해보면 꽃으로의 건물 분배와 동화산물(T-C) 축적은 정상지보다 상대



**Fig. 1.** Morphological difference between normal flower (A, C) and bent peduncle flower (B, D) of greenhouse-grown cut rose ‘Beast’. Arrows indicate a phylloid sepal early differentiated from the sepal whorl including other four sepals (B) and a substitute petal (D).



**Fig. 2.** Seasonal change in occurrence of flowering shoots with bent peduncle phenomenon in greenhouse-grown cut rose ‘Beast’ in Paju, Korea. Data were collected from 444 four-year-old flowering plants. Vertical bars mean the standard error (n = 1,320).

**Table 1.** Comparison of growth characteristics between normal and bent peduncle flowering shoots of cut rose ‘Beast’.

Flowering shoot condition	Days to flowering	Shoot length (cm)	Shoot weight (g)			No. of nodes (ea)	Leaf area (cm <sup>2</sup> )	No. of petals (ea)
			Leaves	Floral bud	Stem			
Normal	38.3 ± 0.7 <sup>z</sup>	72.4 ± 1.7	11.9 ± 0.9	8.1 ± 0.3	11.9 ± 0.9	18.7 ± 0.5	734.3 ± 85.6	80.7 ± 3.1
BPP <sup>y</sup>	39.5 ± 0.2	72.4 ± 2.4	13.6 ± 1.4	6.4 ± 0.4	13.6 ± 1.4	18.4 ± 0.5	708.4 ± 101.8	77.1 ± 2.2
Significance	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns

<sup>z</sup>Data are shown as mean ± standard error (n = 20).

<sup>y</sup>Bent peduncle phenomenon

ns,\* Non-significant or significant at p = 0.05, respectively.

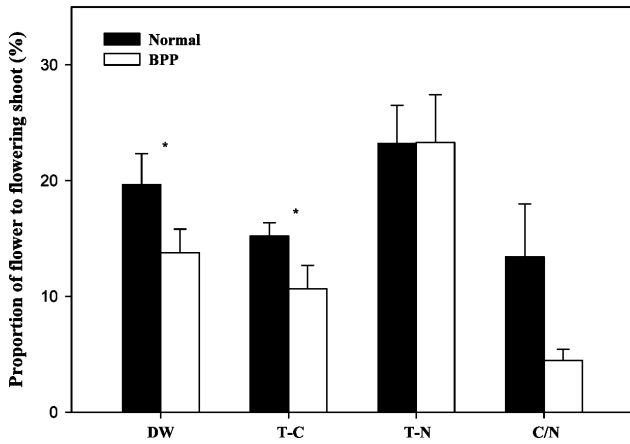
**Table 2.** Comparison of dry weight distribution, total carbohydrate (T-C), total nitrogen (T-N), C/N ratio between normal flowering shoots and bent peduncle phenomenon (BPP) flowering shoots of cut rose 'Beast'.

Flowering shoot condition	Dry weight (g)			T-C (%)		T-N (%)		C/N ratio (%)	
	Leaves	Floral bud	Stem	Leaves	Floral bud	Leaves	Floral bud	Leaves	Floral bud
Normal	2.2 ± 0.3 <sup>z</sup>	1.3 ± 0.1	3.0 ± 0.5	18.5 ± 2.2	16.4 ± 1.9	7.2 ± 1.9	6.6 ± 1.4	3.7 ± 1.1	3.2 ± 0.8
BPP <sup>y</sup>	3.5 ± 0.3	1.2 ± 0.1	3.6 ± 0.6	20.8 ± 0.6	17.1 ± 1.9	6.7 ± 1.4	7.4 ± 1.4	3.8 ± 0.6	2.4 ± 0.3
Significance	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

<sup>z</sup>Data are shown as mean ± standard error (n = 20).

<sup>y</sup>Bent peduncle phenomenon.

ns, \*\* Non-significant or significant at  $p = 0.05$ , and  $0.01$ , respectively.

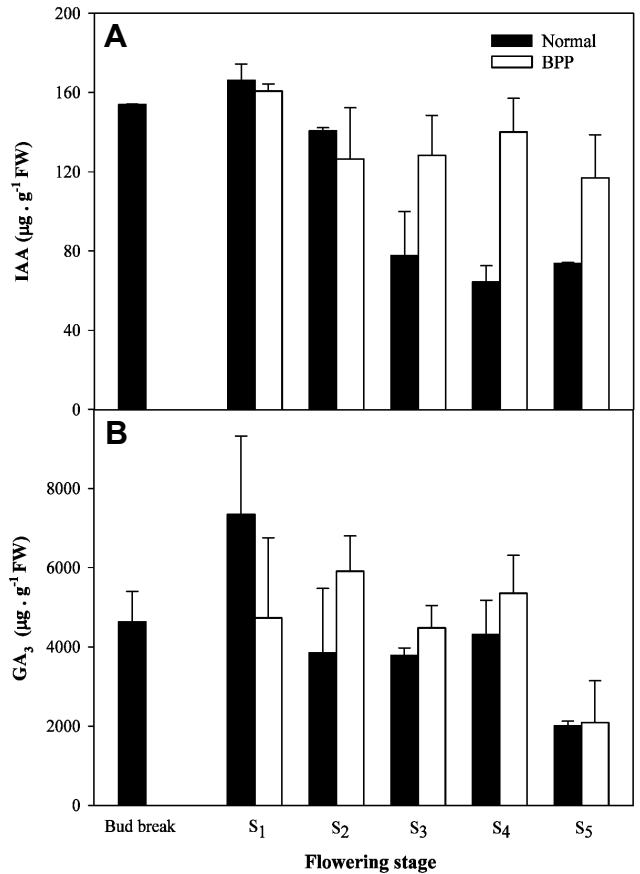


**Fig. 3.** Comparison of flower proportion in shoot dry weight (DW), total carbohydrate (T-C), total nitrogen (T-N), and C/N ratio between normal and bent peduncle flowering shoots of greenhouse-grown cut rose 'Beast'. Vertical bars mean standard error (n = 6). \*Significant at  $P = 0.05$ .

적으로 감소하였으며, 꽃에서의 C/N을 역시 낮아지는 경향을 보였다(Fig. 3).

### 꽃목굽음지 내생 호르몬 변화 특성

정상지에서 IAA 함량은 bud break 단계를 기준으로 화아 발육 초기 단계(S<sub>1</sub>)에서 가장 높았고 이후 화아가 발육할수록(S<sub>1</sub> → S<sub>5</sub>) 점차 감소하였다(Fig. 4). 꽃목굽음지에서도 화아 발육 초기(S<sub>2</sub>)까지는 정상지와 유사한 경향을 보였으나, 이후 화아 발육 과정(S<sub>3</sub> → S<sub>5</sub>)에서도 정상지보다 지속적으로 높게 유지되었다(Fig. 4A). GA<sub>3</sub> 함량 역시 IAA와 마찬가지로 화아 발육 초기 단계(S<sub>1</sub>)에서 가장 높았고 이후 점차 감소하였으며(S<sub>1</sub> → S<sub>4</sub>), 특히 화아가 2.5cm 이상 발육했을 때(S<sub>5</sub>) 유의적으로 감소하였다. 하지만 전체 생육 단계별로 꽃목굽음지와 정상지간 GA<sub>3</sub> 함량은 유의적 차이를 보이지는 않았다(Fig. 4B). 내생 식물호르몬은 종자발아와 번식 등의 생리적 과정을 포함해 식물 생육 전반에 걸쳐 온도, 광도, 비생물적 스트레스, 병충해 등과 같은 다양한 외부 환경조건에 따라 생장 조절에 관여한다(Hanano et al., 2006). 옥신의 경우 식물 생장 조절에 영향을 가장 핵심적인 내생 식물



**Fig. 4.** Changes in endogenous IAA (3-Indoleacetic acid) (A) and GA<sub>3</sub> (B) between normal and bent peduncle flowering shoots of greenhouse-grown cut rose 'Beast' during flower development after bud break. Bud break was defined as shoots less than 2 cm in length and flower development was divided five stages: S<sub>1</sub>, floral bud less than 0.5 cm; S<sub>2</sub>, floral bud 1 cm; S<sub>3</sub>, floral bud 1.5 cm; S<sub>4</sub>, floral bud 2 cm; and S<sub>5</sub>, floral bud 2.5 cm more. Vertical bars mean standard error (n = 3).

호르몬으로 주로 유엽이나 정단부에서 생성되어 정단분열 조직이 화아분열조직으로 전환되어 화아분화가 진행될 때 화아기관들의 형태형성에 직접적으로 영향을 미치는 것으로 알려져 있으며(Aloni et al., 2006), 절화 장미의 꽃목굽음 역시 화아기관 형성 시 옥신이 관여할 것으로 생각되고 있다(Zaccai et al., 2009). 지베렐린의 경우 종자 발아, 뿌리 생

장, 줄기 신장은 물론 화아유도 과정과 정단분열조직의 화아분열조직으로의 전환결정에도 관여하며(Davenport, 2000), 이 때 화아기관 형성 관련 유전자에 직접적으로 영향을 주는 것으로 알려져 있다(Yu et al., 2004). 한편, 절화 장미의 꽃목굽음지의 경우 지베렐린(GA<sub>3</sub>)보다는 옥신(IAA)의 반응이 좀더 구체적으로 확인되었으며, 특히 정상지와 유의적인 차이를 나타낸 것이 특징이다.

Seo and Kim(2012)이 보고한 바와 같이 이번 연구에서도 꽃목굽음지의 경우 특정 꽃받침조각의 엽상화와 줄기의 일부가 편평해지는 대화 현상(fasciation)이 관찰되었다(Fig. 1). 이것은 신초의 정단분열조직이 화아분열조직으로 전환된 이후 화아의 첫번째 기관분화 단계에서 특정 꽃받침조각 하나가 먼저 형성되면서 정상적인 꽃받침조각 대신 엽상화로 진전되는 과정에서 줄기 세포분열 역시 불균형하게 이루어져 대화 현상이 발생하는 것으로 판단된다. 대화 현상은 분열조직 유지와 기관분화 단계의 균형을 조절하는 유전자인 stem fasciation gene(STG 유전자)에 의해 발생되며, STG 유전자는 세포분열과 관련되어 내생 IAA의 영향을 받는 것으로 보고되었다(Fambrini et al., 2006; Tang and Knap, 1998).

이상의 결과에서 꽃목굽음 현상은 엽상화된 꽃받침조각으로부터 생성되는 IAA의 직접적인 영향뿐만 아니라 꽃목조직 내 세포분열 속도의 불균형과 대화 현상으로 유발되는 동화산물의 불균형 분배와도 관련이 있는 것으로 판단된다. 또한 꽃목굽음 현상이 고온기에 증가하는 점을 고려할 때, 이탈되는 특정 꽃받침조각의 조기 형성이 부적합한 고온 환경에 의해 유발될 것으로 생각되지만 이에 뒷받침할 만한 명확한 증거는 확인되고 있지 않아 금후 장미 화아 형성과 관련하여 화아기관 분화단계, 특히 꽃받침조각의 분화 단계에서 분자수준의 관련 인자 탐색 연구가 필요할 것으로 판단된다.

## 초 록

꽃목굽음 현상(bent peduncle phenomenon, BPP)은 절화 장미의 생산성 저하를 유발하는 생리적 장애의 하나로 알려져 있으나, 관련 기작이 명확히 구명되어 있지 않아 아직까지 대책 마련이 곤란한 실정이다. 이를 해결하고자 국내육성 장미 품종인 'Beast'(Rosa hybrida L. 'Beast')를 대상으로 꽃목굽음지의 화기형태, 성장, 내생 호르몬 변화 특성을 분석하였다. 화기형태 관찰을 통해 꽃목굽음지는 5개의 꽃받침조각 중 하나가 조기에 형성되고 엽상화되면서 대화현상을 나타냈다. 연중 BPP 발생 빈도는 계절에 따라 5-20%로 여름철 고온기에 급증하였다. 꽃목굽음지는 정상지와 비

교하여 꽃목굽음 증상 외 성장량과 속도면에서 차이를 보이지 않았으나, 꽃으로의 동화산물 분배는 현저하게 감소되었다. 정상지와는 달리 꽃목굽음지에서의 내생 호르몬 IAA 함량은 화아발육기간 내내 높게 유지되었으나, GA<sub>3</sub> 함량은 차이를 보이지 않았다. 본 연구에서 BPP는 고온과 관련된 특정 꽃받침조각의 엽상화, 대화현상을 나타내면서 꽃으로의 동화산물 불균형 분배, 높은 IAA에 의해 유발되는 것으로 보인다.

추가 주요어 : 옥신, 대화 현상, 기형화, 엽상화, 생리장해

## 인용문헌

- Akarui, Y. and U. Hamretomu. 1972. Studies on the crooked neck of carnation. II. Effect of day length and temperature on occurrence of crooked neck. J. Hyogo Agri. Expt. Res. 20:115-118.
- Aloni, R., E. Aloni, and M. Langhans. 2006. Role of auxin in regulating Arabidopsis flower development. Planta 223:315-328.
- An, D.C., Y.D. Chin, J.C. Hawng, J.G. Kim, Y.M. Chung, and B.R. Jeong. 2002. Occurrence state of flower neck malformation and morphological observation of malformed tissue of cut rose. J. Kor. Soc. Hort. Sci. 43:623-627.
- Cohat, J. 1993. Gladiolus, p. 297-320. In: A.D. Hertogh and M.L. Nard. (eds.). The physiology of flower bulbs. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, The Netherlands.
- Davenport, T.L. 2000. Processes influencing floral initiation and bloom: The role of phytohormones in a conceptual flowering model. Hort. Technol. 10:734-739.
- Fambrini, M., E. Bonsignori, F. Rapparini, G. Cionini, V. Michelotti, D. Beritini, R. Baraldi, and C. Rugliesi. 2006. Stem fasciated, a recessive mutation in Sunflower (*Helianthus annuus*), alters plant morphology and auxin level. Ann. Bot. 98:715-730.
- Halevy, A.H. 1972. Phytohormones in flowering regulation of self-inductive plants. Proc. 18th Int. Hort. Congr. 5:187-198.
- Halevy, A.H. and N. Zieslin. 1969. The development and causes of petal blackening and malformation of 'Baccara' rose flower. Acta Hort. 14:149-157.
- Hanano, S., M.A. Domagalska, F. Nagy, and S.J. Davis. 2006. Multiple phytohormones influence distinct parameters of the plant circadian clock. Genes Cells 11:1381-1392.
- Hiroi, A., T. Tamoz, and H. Osabu. 1972. Studies about crooked neck of carnation. 1. Effects of growing environments on occurrence of crooked neck. The research report of Heigo Agricultural Experiment Station 20:113-114.
- Horridge, J.S. and K.E. Cockshull. 1974. Flower initiation and development in the glasshouse rose. Sci. Hort. 2:273-284.
- Kim, W.S. and J.H. Lieth. 2012. Simulation of year-round plant growth and nutrient uptake in *Rosa hybrida* over flowering cycles. Hort. Environ. Biotechnol. 53:193-203.
- Masters, M.T. 1869. Vegetable teratology: An account of the principal deviations from the usual construction of plants (No. 45). The Ray Society by Robert Hardwicke, London. p. 240-257.

- Miao, M., X. Yang, X. Han, and K. Wang. 2011. Sugar signaling is involved in the sex expression response of monoecious cucumber to low temperature. *J. Exp. Bot.* 62:797-804.
- Moe, R. 1971. Factors affect in flower abortion and malformation in roses. *Physiol. Plant* 24:291-300.
- Seo, J.H. and W.S. Kim. 2012. Seasonal changes in bent peduncle phenomenon of greenhouse roses. *Kor. J. Hort. Sci. Technol.* 30(Suppl. II):142. (Abstr.)
- Sim, S., A. Rowhani, and D. Golino. 2004. Phyllody in roses. *American Rose* 39(18):32-34.
- Takahiro, T., K. Tasuo, M. Hiroshi, and M. Yuriko. 1999. Histological observations on crooked neck, its degree and rate of development among clonal lines of *Chrysanthemum* cv. 'Shuhonochikara'. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 68:655-660.
- Tang, Y. and H.T. Knap, 1998. Fasciation mutation enhances meristematic activity and alters pattern formation in soybean. *J. Plant Sci.* 159:249-260.
- Yu, H., T. Ito, Y. Zhao, J. Peng, P. Kumar, and M. Meyerowitz. 2004. Floral homeotic genes are targets of gibberellin signaling in flower development. *PNAS* 101:7827-7832.
- Zaccari, M., R. Ackerman, O. Genis, J. Riov, and M. Zik. 2009. The bent peduncle phenomenon in roses is a developmental process involving auxin. *Plant Sci.* 176:736-743.