秋季の窒素施肥量がニホンナシの耐寒性と脂質含量に及ぼす影響

誌名	園芸学研究
ISSN	13472658
著者名	松本,和浩 加藤,正浩 竹村,圭弘 田辺,賢二 田村,文男
発行元	園芸学会
巻/号	9巻3号
掲載ページ	p. 339-344
発行年月	2010年7月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

園学研. (Hort. Res. (Japan)) 9 (3) : 339–344. 2010.

原　著

秋季の窒素施肥量がニホンナシの耐寒性と脂質含量に及ぼす影響

松本和浩[1,2]・加藤正浩[1,3]・竹村圭弘[1]・田辺賢二[1]・田村文男[1]*

[1] 鳥取大学農学部　680-8553　鳥取市湖山町南
[2] 弘前大学農学生命科学部附属生物共生教育研究センター藤崎農場　038-3802　南津軽郡藤崎町藤崎字下袋
[3] 鳥取県農林総合研究所園芸試験場　689-2221　東伯郡北栄町由良宿

Influences of Applied Nitrogen Amount in Autumn on Cold Hardiness and Lipid Content of Japanese Pear

Kazuhiro Matsumoto[1,2], Masahiro Kato[1,3], Yoshihiro Takemura[1], Kenji Tanabe[1] and Fumio Tamura[1]*

[1]*Faculty of Agriculture, Tottori University, Koyama, Tottori 680-8553*
[2]*Fujisaki Farm, Teaching and Research Center for Bio-coexistence, Faculty of Agriculture and Life Science, Hirosaki University, Fujisaki, Aomori 038-3802*
[3]*Tottori Prefectural Agriculture and Forest Research Institute Horticultural Experiment Center, Hokuei, Tottori 689-2221*

Abstract

We investigated the influence of the amount of applied nitrogen on cold hardiness and lipid content of Japanese pear 'Nijisseiki' and 'Hosui'. 'Hosui' was more sensitive to excessive nitrogen application than 'Nijisseiki' as shown by the increase of nitrogen contents in the shoot, decrease of cold hardiness and growth inhibition the next spring. Total lipid content and phosphatidylcholine (PC) content of 'Hosui' were lower than 'Nijisseiki'. An increase in lipid PC and unsaturated lipid content induced by chilling were inhibited by excessive nitrogen application in both cultivars. Thus, excessive nitrogen application may induce a decrease in cold hardiness by decreasing the lipid content and the unsaturated index.

Key Words : global warming, meteorological disasters, nitrogen, unsaturated lipid

キーワード : 窒素，不飽和脂肪酸，気象災害，温暖化

緒　言

近年，ニホンナシの栽培現場では春先に正常な発芽がみられない「枝枯れ」の症状が多発している（阪本，2009）．発生は赤梨の‘豊水’や‘幸水’を中心としているものの，鳥取の主力品種‘二十世紀’においても発生がみられるようになってきた．

原因については諸説あるが，地球温暖化や，それに伴う異常気象が強く影響しているものと予測される．そのなかでも，秋の気温が以前よりも高く推移するため，低温順化が十分に行われないまま厳しい低温に遭遇し，植物の持つ耐寒性が発揮されないことが障害発生の原因のひとつであると考えられる（Haynes・Lindstrom, 1992）．

低温順化の過程では糖，アミノ酸およびタンパク質といった多くの物質や細胞器官，なかでも生体膜に変化が生じ，これらの複合的な変化の結果，植物は高い耐寒性を獲得する（Palta, 1990; Pike・Berry, 1980; 酒井，1982; Wang, 1982）．植物は膜脂質の組成や構成脂肪酸を変動させ，低温下での膜の流動性を保持し，膜機能を維持していることが知られている．アルファルファやコムギでは，冬季に膜の構成脂肪酸の不飽和度が上昇することが報告されている（Gerloff ら，1966; Willemot, 1977）．ニホンナシおよびナシ属植物においても種間および季節間で膜の脂肪酸組成や耐寒性に差異があることが報告されており，耐寒性の獲得と膜の脂肪酸組成に何らかの関係があることが示唆されている（Liao ら，1996, 1997）．

しかし，これら生理学的な報告と栽培現場でみられる現象を結びつける報告は無く，その検証が望まれている．先に述べたように栽培現場では‘二十世紀’に比べ‘豊水’および‘幸水’で枝枯れが発生しやすく，また，秋季の窒素の過剰施用が枝枯れの発生を助長しているように見受けられる．

そこで，本研究ではニホンナシの枝枯れの原因を耐寒性の品種間差異と窒素過多にあると仮定し，発生のメカニズムを生体膜の脂肪酸の面から検証した．品種による耐寒性の差異を現象面のみならずその機構も含めて明らかにすることは，近年の異常気象の多発する環境下でニホンナシを安定栽培するうえでの貴重な知見となると考えられる．

2009 年 10 月 19 日　受付．2009 年 12 月 19 日　受理．
* Corresponding author. E-mail: tamura@muses.tottori-u.ac.jp

材料および方法

1. 植物材料

実験には容量8Lの駄温鉢に植栽した2年生のマンシュウマメナシ台‘二十世紀’および‘豊水’樹を用いた．実験は鳥取大学農学部の実験圃場で行ない，両品種とも1処理区当り5樹を供試した．

2. 施肥処理

秋季の施肥窒素の量と形態を変えた以下の3処理区を設け実験を行った．①標準施肥区：硫安，苦土過リン酸および塩化カリウムを施与した．②窒素多肥区：施与資材は①と同じで硫安のみ3倍施与した，③有機肥料多肥区：窒素施与量が②と同量になるよう有機質肥料を施与した．窒素施肥量の設定には鳥取県の‘二十世紀’の若年樹の施肥基準（浦木，2000）をもとにして，1,000 m^2 当たり年間4 kg（N : P : K = 10 : 6 : 8）の10%を秋季に施用すると仮定した．また，根域の狭いポットでの栽培のため植栽本数を1,000 m^2 当たり160本という設定を行った．従って，標準施肥区，窒素多肥区の硫安施用量はそれぞれ1ポット当たり12 g（N = 2.52 g）および36 g（N = 7.56 g）とした．また，両区とも苦土過リン酸および塩化カリウムを1ポット当たりそれぞれ8.5 g（P_2O_5 = 1.36 g），4 g（K_2O = 2.0 g）施用した．有機肥料多肥区は，苦土有機入り粒状複合756A（N : P_2O_5 : K_2O = 7 : 5 : 6，Nのうち有機質窒素4%，アンモニア態窒素3%，中央化成，大阪）を1ポット当たり107 g（N = 7.5 g）施用した．施肥は10月15日に行った．

3. 耐寒性の評価および窒素含量の測定

10月27日，11月29日，12月26日，1月28日および2月26日の計5回1年生枝を採取し，Liaoら（1996）の方法に従い，−5，−10，−15，−20，−25および−30°Cの低温処理を以下の手順で行なった．プログラムフリーザー（日立コスモピアC）中に枝を静置し，5°Cに4時間遭遇後，1°C・h^{-1} で降温させ，所定の温度に達した後2時間保持し，その後2°C・h^{-1} で昇温させ，5°Cに達した後4時間置き処理を終了した．処理後に20°Cで水挿しし，2日後に障害発生程度を観察することによって耐寒性を評価した．また，採取した1年生枝の一部を皮部と木部に分け，裁断，乾燥，粉砕した後，試料をケルダール法で分解後，希硫酸を捕集液として水蒸気蒸留を行い，全窒素含量をインドフェノール法で測定した．

さらに，春先の萌芽状況とその後の生育を調査するため，2月の試料採取終了後も樹体は通常の管理を行った．施肥は10月に行った以降は，3月下旬に前述の苦土有機入り粒状複合756Aを1ポットあたり20 g施与した．また，萌芽状況の調査には窒素含量や脂質の分析に用いなかった5個体も加え，各処理区合計10個体で調査した．

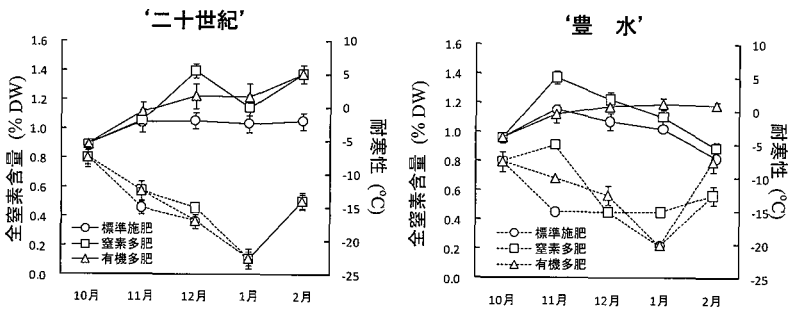
4. 脂質の抽出および総脂質と各脂質の脂肪酸組成の分析

上記と同様に採取した1年生枝を用い，Liaoら（1996）の方法に従い皮部と葉芽から脂質を抽出し，総脂質および各脂質の脂肪酸組成をガスクロマトグラフ（日立，G3000，検出器：FID，カラム：2.0 mm × 2.0 m，充填剤：DECS/UniportB，80/100メッシュ）で分析した．調査を行った脂質は主要リン脂質としてフォスファチジルイノシトール（PI），フォスファチジン酸（PA），フォスファチジルコリン（PC），およびフォスファチジルエタノールアミン（PE）の4種，主要糖脂質としてモノガラクトシルジグリセリド（MGDG）およびジガラクトシルジグリセリド（DGDG）の2種，計6種とした．また，分析を行った脂肪酸はパルミチン酸（$C_{16:0}$），ステアリン酸（$C_{18:0}$），オレイン酸（$C_{18:1}$），リノール酸（$C_{18:2}$）およびリノレン酸（$C_{18:3}$）の計5種とした．脂肪酸の不飽和度は，{(mol% $C_{18:1}$) + (2 × mol% $C_{18:2}$) + (3 × mol% $C_{18:3}$)}/100により算出した．葉芽の脂質の不飽和度については，統計ソフトJMP IN（SAS Institute, Cary, NC）．を用い，2元配置の分散分析（ANOVA）を行った．

結　果

1. 秋季の施肥方法の違いが窒素含量，耐寒性および春季の生育に及ぼす影響

全窒素含量の推移をみると，いずれの処理とも，施肥直後から窒素の吸収が開始されることが明らかとなった．窒素多肥区は通常施肥区に比べ，施肥後の上昇率が著しく，特に‘豊水’で‘二十世紀’に比べ早期に急激な上昇がみ



第1図　秋季の窒素施肥方法の違いが全窒素含量（皮部）および耐寒性に及ぼす影響
ー：全窒素含量（%）（乾物重ベース）（n = 5），…：耐寒性（°C）
耐寒性は50%の芽が被害を受けている温度を限界温度として評価した
図中の縦線は標準誤差を表す

第1表 秋季の窒素施肥方法の違いが春季の生育に及ぼす影響

品種	処理区	生育個体（%）		
		正常	不良	枯死
‘二十世紀’	標準施肥	100	0	0
	窒素多肥	80	20	0
	有機多肥	60	40	0
‘豊水’	標準施肥	90	10	0
	窒素多肥	20	30	50
	有機多肥	40	40	20

調査は5月15日に行った（n = 10）

られた．一方，有機多肥区では両品種とも，施肥直後は通常施肥区同様に推移したものの，その後も緩やかな上昇を続け，厳冬期においても高いレベルで推移した（第1図）．

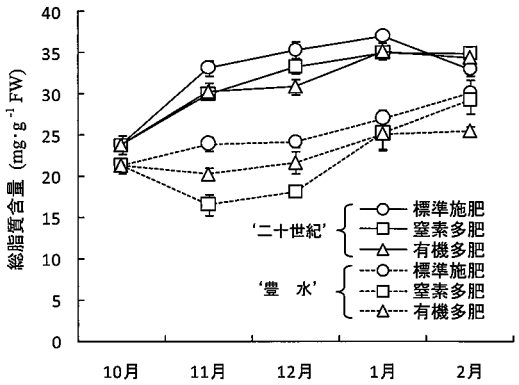
耐寒性についてみると，‘二十世紀’では通常施肥区に比べ11月に両多肥区で，12月に窒素多肥区でわずかに耐寒性が劣っていたが，処理による影響は‘豊水’に比べわずかであった．一方，‘豊水’は，両多肥区，特に窒素多肥区で11月の耐寒性が標準施肥区に比べ著しく劣り，1，2月においても窒素多肥区，有機多肥区でそれぞれ耐寒性が標準施肥区に比べて劣った（第1図）．

春季の生育については，‘豊水’は窒素多肥区で枯死率が50%と高い値を示し，生育不良個体も含め，処理が重大な影響を及ぼしていた．また，有機多肥区においても，60%が生育不良を示すか枯死した．一方，‘二十世紀’では，いずれの処理区でも枯死した個体はみられなかったが，両多肥区とも萌芽不良による発育遅延がみられた（第1表）．

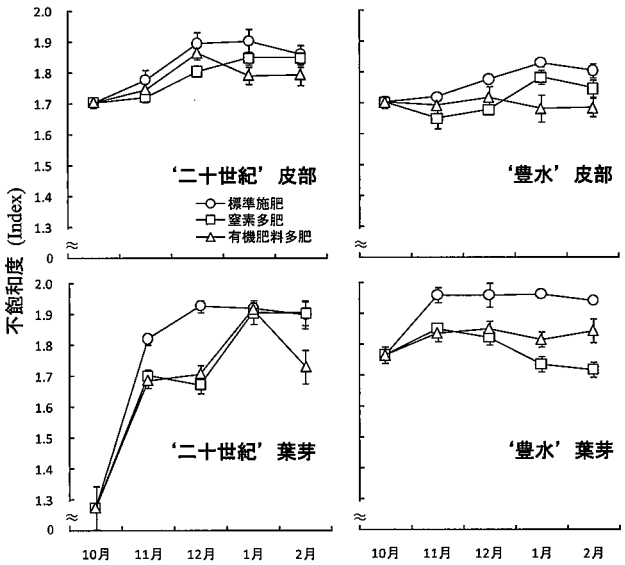
2. 秋季の施肥方法の違いが総脂質および脂質含量と不飽和度に及ぼす影響

総脂質含量の変動については，皮部での品種間，処理間による差異はわずかで，いずれも10 mg・g^{-1} FW前後で推移した（データ略）．一方，葉芽の総脂質含量は，いずれの時期，処理区においても，‘二十世紀’が‘豊水’を上回っていた．両品種とも，標準施肥区に比べ，窒素多肥区，有機多肥区の脂質含量が少なかった．低温順化期である10～12月の総脂質含量は，‘二十世紀’の全処理区および‘豊水’の標準施肥区では上昇がみられるものの，‘豊水’の窒素多肥区および有機多肥区では横ばいもしくは減少がみられた（第2図）．

総脂質の不飽和度は，両品種で，皮部，葉芽とも標準施肥区に比べ窒素多肥区，有機多肥区で概して低い値を示した．皮部では両品種とも窒素多肥区で12月までは標準施肥区に比べ低い値を示したものの，その後上昇し，標準施肥区に迫った．一方，有機多肥区で12月以降も不飽和度が低下した．葉芽は皮部に比べ両多肥区と標準施肥区の不飽和度の差が大きく，特に‘豊水’の両多肥区では11月以降，不飽和度の上昇が全くみられず，窒素多肥区では低下が著しかった．一方，‘二十世紀’の両多肥区においては，11月，12月と標準施肥区に比べ著しく低い値を示したものの，



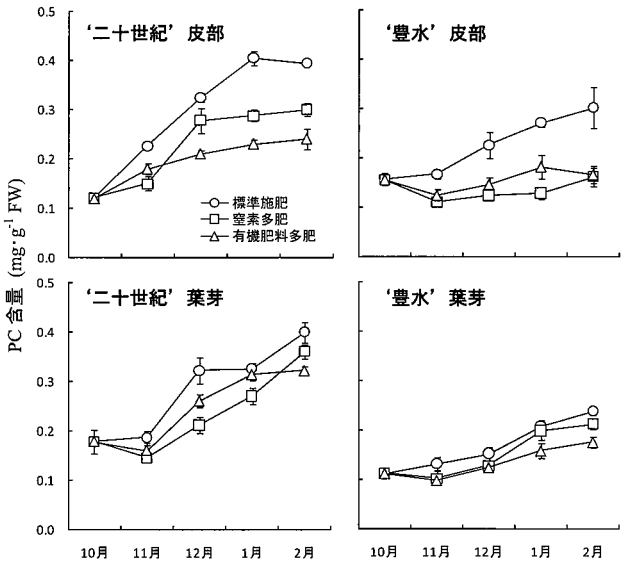
第2図 秋季の窒素施肥方法の違いが総脂質含量（葉芽）に及ぼす影響（n = 5）
ー：‘二十世紀’，…：‘豊水’図中の縦線は標準誤差を表す



第3図 秋季の窒素施肥方法の違いが総脂質の不飽和度に及ぼす影響
図中の縦線は標準誤差を表す（n = 5）

1月には標準施肥区と同程度になり，有機多肥区ではその後再び低下したものの，窒素多肥区は標準施肥区と同様に推移した（第3図）．

総脂質中の各脂質のうち最も含量が多く，品種間，施肥処理区間で顕著な差異を示したのはフォスファチジルコリン（PC）であった．‘二十世紀’の場合，皮部，葉芽ともにいずれの処理区においても時間の経過とともに上昇する傾向がみられた．窒素多肥区，有機多肥区は標準施肥区に比べPCの増加量が少なかった．一方，‘豊水’においては，葉芽の全処理区および皮部の標準施肥区でPCの上昇がみられたが，‘二十世紀’と比較すると，上昇程度はわずかであった．‘豊水’の皮部では，PCが窒素多肥区および有機多肥区で施肥後ほとんど上昇せず，その傾向は窒素多肥区で特に顕著であった（第4図）．



第4図　秋季の窒素施肥方法の違いがフォスファチジルコリン（PC）含量に及ぼす影響
図中の縦線は標準誤差を表す（n = 5）

葉芽の各脂質の不飽和度は，PA を除き，'豊水' で '二十世紀' に比べ高い傾向がみられた．PI を除きいずれの脂質でも両品種とも標準施肥区に比べ両多肥区で不飽和度が低い傾向がみられた（第2表）．

考　察

ニホンナシの枝枯れと耐寒性，過剰施肥との関連については以前から指摘されていた問題である（秋元，1983）．さらに近年は気候の温暖化に伴い，枝枯れや眠り症といった凍害や休眠不足が原因と考えられる発育障害が九州地方において顕著に発生し始めている（阪本，2009）．しかし，これらの問題と施肥量や品種間差異の関係を明らかにし，生理的な面から考察した報告は見当たらず，詳細は明らかになっていなかった．

本研究では，'二十世紀' と '豊水' では窒素肥料の吸収特性が異なり，特に '豊水' では速効性肥料の硫安の多肥により，樹体内窒素含量が急激に上昇することが明らかとなった．また，'二十世紀' は多肥を行っても，耐寒性の変

第2表　秋季の窒素施肥方法の違いが葉芽の脂質の不飽和度に及ぼす影響

脂質	月	二十世紀			豊水			ANOVA[z]		
		標準施肥	窒素多肥	有機多肥	標準施肥	窒素多肥	有機多肥	品種（A）	施肥（B）	A × B
PI	10	0.87	0.87	0.87	0.86	0.86	0.86	NS	NS	NS
	11	0.88	0.86	0.87	0.87	0.82	0.82	NS	NS	NS
	12	0.87	0.85	0.87	0.90	0.87	0.88	NS	NS	NS
	1	0.88	0.85	0.87	0.95	0.88	0.88	*	*	NS
	2	0.89	0.87	0.87	0.95	0.89	0.88	NS	NS	NS
PA	10	1.55	1.55	1.55	1.30	1.30	1.30	**	NS	NS
	11	1.65	1.57	1.58	1.32	1.31	1.30	**	NS	NS
	12	1.77	1.65	1.63	1.35	1.34	1.34	**	**	*
	1	1.79	1.63	1.67	1.40	1.33	1.36	**	**	NS
	2	1.77	1.70	1.68	1.40	1.33	1.36	**	**	NS
PC	10	1.60	1.60	1.60	1.65	1.65	1.65	NS	NS	NS
	11	1.62	1.63	1.66	1.83	1.75	1.77	*	NS	NS
	12	1.75	1.63	1.75	1.90	1.75	1.83	**	**	NS
	1	1.84	1.64	1.70	1.90	1.76	1.83	**	**	NS
	2	1.80	1.81	1.57	1.89	1.75	1.83	**	**	**
PE	10	1.52	1.52	1.52	1.80	1.80	1.80	**	NS	NS
	11	1.80	1.80	1.75	1.81	1.80	1.83	NS	NS	NS
	12	1.81	1.80	1.70	1.88	1.81	1.82	**	**	NS
	1	1.79	1.79	1.60	1.88	1.85	1.83	**	**	*
	2	1.80	1.82	1.60	1.88	1.83	1.84	**	**	**
MGDG	10	1.69	1.69	1.69	2.05	2.05	2.05	**	NS	NS
	11	2.20	2.00	2.00	2.19	2.16	2.17	**	**	*
	12	2.00	1.95	1.96	2.25	2.15	2.16	**	*	NS
	1	1.94	1.92	1.93	2.25	2.15	2.20	**	NS	NS
	2	1.94	1.80	1.78	2.21	2.18	2.19	**	**	*
DGDG	10	1.90	1.90	1.90	2.20	2.20	2.20	**	NS	NS
	11	1.98	1.98	1.98	2.30	2.16	2.17	**	NS	NS
	12	2.20	2.18	2.00	2.29	2.09	2.18	**	**	**
	1	2.20	2.18	2.01	2.28	1.89	2.18	NS	**	**
	2	2.20	2.17	2.00	2.18	1.85	2.12	**	**	**

[z] NS, *, ** はそれぞれ有意差なし，5% または 1% 水準で有意差ありを示す

化はわずかであったものの，‘豊水’は多肥により，耐寒性が著しく低下した（第1図）．特に，‘豊水’の多肥区の春季の生育障害は深刻であった（第1表）．秋元（1983）は，過剰施肥による枝の遅伸びが枝枯れの原因のひとつであることを示唆しており，軟弱伸長しやすい‘幸水’および‘豊水’は凍害が発生しやすく，‘二十世紀’は発生しにくいことを報告している．林・田辺（1991）も‘二十世紀’であみ出された礼肥の概念を‘幸水’，‘豊水’に適用する危険性を指摘している．‘豊水’は‘二十世紀’と同じ台木に接木しても，新根の発生量と細根の量が多いことが報告されている（田中，1981）．また，‘豊水’は休眠も‘二十世紀’に比べ浅いことが報告されている（Tamura ら，2001）．これらのことが，‘豊水’が‘二十世紀’に比べ，窒素の吸収がよい一因となっているものと推察される．本実験により窒素の吸収特性の面からも，‘豊水’は秋季の窒素過剰施用に特に注意が必要であることが示された．

植物の低温順化の過程では糖やデンプン，抗酸化物質など，様々な物質の含量や組成が変化することが報告されている（黒田ら，1991; 冷ら，1993; 瀬古澤，2004）．脂質含量や組成，脂肪酸組成もそのひとつで，ナシ属植物においても，耐寒性と密接な関係があることが示されている（Liao ら，1996, 1997）．脂質は生体膜を構成する重要な成分のひとつであり，低温下での膜の流動性の維持は膜脂質の構成脂肪酸組成や不飽和度が深く関係していることが報告されている（Gerloff ら，1966; Willemot, 1977）．本研究では，多肥処理により‘二十世紀’，‘豊水’ともに低温順化に伴う総脂質含量の増加が抑えられ，‘豊水’の窒素多肥区では11～12月にむしろ低下した（第2図）．また，総脂質および各脂質の不飽和度も，多肥処理により低下した（第3図，第2表）．さらに，主要リン脂質であるPC含量の増加も，窒素多肥により両品種ともに抑制されたが，‘豊水’の皮部においては増加がほとんどみられず，施肥直後の11月にはむしろ低下していることから（第4図），‘豊水’の11月における著しく低い耐寒性（第1図）と何らかの関連があるものと推察された．

植物の生体膜を形成する主要な脂質はグリセロ糖脂質とグリセロリン脂質であり，脂肪酸とアルコールがエステル結合したものの頭部に糖またはリン酸が結合したものである（Browse, 2002）．主要成分の脂肪酸の生合成には多大な代謝エネルギーが必要で，炭素数18の脂肪酸を合成するのに少なくとも7分子のATPと14分子のNAD(P)Hが必要である（Ohlrogge・Jaworski, 1997）．同様に脂肪酸の不飽和化の過程も多くのエネルギーを必要とする（Ohlrogge・Browse, 1995）．低温順化期間中の樹体内では，膜の流動性を維持するために，脂肪酸組成を変化させたり，不飽和度を上昇させたり様々な変化が起こるものと考えられるが，秋季に多肥した場合，窒素同化に多くのエネルギーが割かれてしまい，脂質代謝が順調に行われない可能性も考えられる．

もちろん，Browse（2002）が指摘しているように，膜脂質の不飽和度だけが低温障害と密接に関係しているわけではなく，窒素多肥による，糖やデンプン含量の低下，それに伴う，体内の水分状態の変化，脂質含量そのものなども複合的に耐寒性に影響を及ぼしていると考えられる．実際，本実験でも各脂質の不飽和度は耐寒性の弱い‘豊水’で，耐寒性の強い‘二十世紀’に比べ高いという，矛盾した傾向がみられた（第2表）．このように，脂肪酸組成や不飽和度の差異のみでは耐寒性の複雑な機構を説明するには不十分であるため，今後，炭水化物やATP，各代謝酵素の活性の変化などの継続した調査が必要である．しかし，窒素肥料の多寡により，脂質にこのように大きな変化が起こっていることを示した研究は無いことから，今後，この面からも耐寒性の問題へのアプローチを続ける必要があると考えられる．

本研究では，秋季に窒素を多量に施用することで耐寒性が低下することが明らかになった．その影響は，有機態窒素を多く含む肥料に比べ化学肥料で，‘二十世紀’に比べ‘豊水’で顕著であった．多肥により，脂質や脂肪酸含量の増加および脂質の不飽和度の上昇が抑制されることが確認された．‘豊水’は‘二十世紀’に比べ窒素に対する反応が顕著で，低温順化つまり，耐寒性を高める準備が遅れるため，春先の発育障害を受けやすいと考えられた．‘二十世紀’でも窒素多肥により，‘豊水’ほどではないものの同様の生態変化が起こっていることは，‘二十世紀’も春季の発育不良を呈する危険性を秘めていることになる．地球温暖化により，秋季の気温が高く推移することは化学肥料の吸収増のみならず，有機肥料の分解も進みやすく，肥効が早期に現れやすいことが危惧される．これは，有機肥料は比較的耐寒性に影響を及ぼさないというこれまでの認識を改める必要がある．秋季の礼肥として施用される窒素は葉で行われる光合成の機能回復をもたらし，貯蔵養分を増加させる重要なものであるが，施用に当っては今後，過剰にならないよう種類，量ともに慎重に検討する必要があると考えられる．

摘　要

秋季の窒素施肥量の違いがニホンナシ‘二十世紀’と‘豊水’の耐寒性と脂質含量に及ぼす影響を調査した．‘豊水’は‘二十世紀’に比べ，多肥による影響を受けやすく，施肥後，樹体内窒素の増加が著しく，耐寒性の上昇が抑制され，春季の生長も阻害された．脂質およびPC含量は‘二十世紀’に比べ‘豊水’で少なかった．両品種とも多肥処理により，脂質およびPC含量の増加が抑制され，脂質の不飽和度の上昇も抑制された．このように，窒素多肥による脂質含量や脂質不飽和度の低下が，耐寒性の低下に影響を及ぼしていると考えられた．

引用文献

秋元稔万．1983．胴枯症，枝枯症の問題．p. 技120–124．農業技術体系　果樹　第3巻　ナシ・西洋ナシ．農文協．

東京.

Browse, J. 2002. Lipid metabolism. p. 247–255. In: L. Taiz and E. Zeiger (eds). Plant physiology Third edition. Sinaure. Sunderland, MA, USA.

Gerloff, E. D., T. Richardson and M. S. Stahmann. 1966. Changes in fatty acid of alfalfa roots during cold hardening. Plant Physiol. 42: 1280–1284.

林　真二・田辺賢二. 1991. くだものづくりの基礎. 鳥取県農業協同組合連合会. 鳥取.

Haynes, C. L. and O. M. Lindstrom. 1992. Cooling and warming effects of cold hardiness estimations of three woody ornamental taxa. HortScience 27: 1308–1309.

黒田治之・匂坂勝之助・千葉和彦. 1991. 厳寒期におけるリンゴ属植物の耐凍性と過酸化物代謝. 園学雑. 60: 719–728.

冷　平・板村裕之・山村　宏. 1993. 数種のカキ属植物とカキ品種における耐凍性とアントシアニン形成との関係. 園学雑. 61: 795–804.

Liao, R., K. Tanabe, F. Tamura and A. Itai. 1996. Seasonal variations in fatty acid composition and cold hardiness of Japanese pear in response to air temperature and growing stages. Environ. Control Biol. 34: 303–311.

Liao, R., K. Tanabe, F. Tamura and A. Itai. 1997. Changes of lipid metabolism and their effects on cold hardiness of Japanese pear during flowering and fruit setting periods. Environ. Control Biol. 35: 21–28.

Ohlrogge, J. and J. Browse. 1995. Lipid biosynthesis. Plant Cell 7: 957–970.

Ohlrogge, J. B. and J. G. Jaworski. 1997. Regulation of fatty acid synthesis. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 48: 109–136.

Palta, J. P. 1990. Stress interactions at the cellular and membrane levels. HortScience 25: 1377–1381.

Pike, C. S. and J. A. Berry. 1980. Membrane phospholipid phase separation in plants adapted to or acclimated to different thermal regimes. Plant Physiol. 66: 238–241.

酒井　昭. 1982. 植物の耐凍性と寒冷適応—冬の生理・生態学. 学会出版センター. 東京.

阪本大輔. 2009. 日本ナシと気象～気候温暖化が日本ナシに及ぼす影響. 果実日本. 64 (7): 60–63.

瀬古澤由彦. 2004. ニホンナシの凍霜害発生機構とその防止法に関する研究. 筑波大農林学研究. 11: 1–52.

Tamura, F., K. Tanabe, A. Itai and M. Morimoto. 2001. Variations in the chilling requirements for breaking leaf bud endodormancy in wild pear species and pear cultivars. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 70: 596–598.

田中章雄. 1981. ナシ根群に関する調査. 鳥取県果樹試年報. 昭和56年度：118–120.

浦木松寿. 2000. 施肥の基礎と施肥設計. p. 277–291. 農文協編. 果樹園芸大百科4　ナシ. 農文協. 東京.

Wang, C. Y. 1982. Physiological and biochemical responses of plants to chilling stress. HortScience 17: 173–186.

Willemot, C. 1977. Simultaneous inhibition of linolenic acid synthesis in winter wheat roots and frost hardening by BASF 13-338, a derivative of pyridazinone. Plant Physiol. 60: 1–4.