

サツマイモ ‘高系14号’ の内部褐変症の発生に関する組織形態的および生化学的要因の検討

| | |
|-------|----------------------------------|
| 誌名 | 園芸学研究 |
| ISSN | 13472658 |
| 著者名 | 福岡,信之 増田,大祐 池下,洋一 金森,友里 |
| 発行元 | 園芸学会 |
| 巻/号 | 8巻1号 |
| 掲載ページ | p. 47-53 |
| 発行年月 | 2009年1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



サツマイモ ‘高系 14 号’ の内部褐変症の発生に関する 組織形態的および生化学的要因の検討

福岡信之^{1a*}・増田大祐²・池下洋一¹・金森友里¹

¹ 石川県農業総合研究センター砂丘地農業試験場 929-1126 石川県かほく市

² 石川県珠洲農林事務所 927-1215 石川県珠洲市野々江町

Relationship between the Occurrence of Internal Browning and Anatomical and Chemical Factors in the Tuberous Root of Sweet Potato (*Ipomoea batatas* L.) cv. Kokei No. 14

Nobuyuki Fukuoka^{1a*}, Daisuke Masuda², Youichi Ikeshita¹ and Yuri Kanamori¹

¹Sand Dune Agricultural Experimental Station, Ishikawa Agricultural Research Center, Kahokushi, Ishikawa 929-1126

²Suzu Agricultural Office, Suzushi, Ishikawa 927-1215

Abstract

The present study investigated the anatomical and chemical factors causing the internal browning (IB) in *Ipomoea* tuberous roots cv. Kokei No. 14. The experimental results demonstrated that roots exhibiting IB were more prevalent during the maturation period and an increase in the severity of IB symptoms was accompanied by a parallel increase in tuberous root weight. Heating treatment during maturation period inhibited optimal root growth during this period, reducing IB occurrence. Destroyed parenchyma cells were often observed in tuberous roots with severe browning compared with those in normal roots. A pronounced increase in polyphenol oxidase (PPO) and decrease of glutathione reductase (GSHR) was detected in the former cells as compared with the latter. These observations suggest that activation of the H₂O₂ detoxifying pathway derived from PPO accompanied a decline in H₂O₂-decomposing capacity of the ascorbate-glutathione cycle by cell destruction is one of the main reasons for the occurrence of IB.

Key Words : ascorbate-glutathione cycle, parenchyma cell, polyphenol oxidase

キーワード : アスコルビン酸グルタチオン回路, 柔細胞, ポリフェノールオキシダーゼ

緒言

サツマイモ (*Ipomoea batatas* L.) は, 単位面積当たりの乾物生産量が多く, 食用としてばかりではなく, 飼料用や工業用原料としても利用されており, バイオマス資源としての価値も高まりつつある. なかでも, 食用は青果, 焼いも, 加工食品原料など, その用途が多岐に及び, これらは品質が最重要視されている.

一般に, 園芸作物では収穫物に生理障害が発生すると品質が大幅に低下するが, サツマイモにおいても塊根部に裂開 (小柳ら, 1987), 皮脈 (渡辺ら, 1987), 丸いも (岩瀬ら, 1984) などの生理障害が発生することが知られている. ところで, 近年, 福岡ら (2006) によって, サツマイモで塊根内部が褐変を呈する生理障害があることが報告された. 園芸作物において, 貯蔵器官の内部が水浸状を呈した

り, 褐変したりする生理障害としては, ダイコン (Fukuoka・Enomoto, 2001; 川城・武田, 1986) やナシ (Kajiura ら, 1976; 猪俣ら, 1993; 佐久間ら, 1995) などの報告がある. しかし, サツマイモでは塊根内部が褐変する症状があることは生産現場でもほとんど知られておらず, 研究事例も国内外ともに皆無といって良い.

そこで, 本研究では, サツマイモの内部褐変症が発生した塊根と健全な塊根を用いて根部組織や褐変誘導に関与する酵素活性を比較するとともに, いくつかの異なる栽培条件下での障害の発生様相の差異について検討し, 本障害の発生原因の基礎的知見を得ようとした.

材料および方法

5種類の実験を石川県砂丘地農業試験場の露地圃場および金沢市近郊現地圃場で行った. 品種は, いずれの実験も ‘高系 14 号’ (鳴戸系統) とし, 栽植密度は畦幅 80 cm, 株間 40 cm とした.

1. 障害発生の経時的变化の調査 (実験 1)

障害の発生様相の経時的变化をみるため, 2007 年 5 月 18

2008 年 6 月 5 日 受付. 2008 年 7 月 7 日 受理.

* Corresponding author. E-mail: nfukuoka@ishikawa-pu.ac.jp

^a現在 : 石川県立大学

日に定植し、定植 95, 123, 154 日後に 12 株ずつ採取した。施肥は、基肥に BM 有機金沢甘藷専用肥料（窒素 5%, リン酸 10%, カリ 12%）を $200 \text{ kg} \cdot 10 \text{ a}^{-1}$ 施用した。調査は、地上部重、平均塊根重、内部褐変症の発生状況について行い、塊根の調査は定植 95 日目では 30 g 未満の塊根を、123 日目以降は 50 g 未満の塊根を除外して行った。内部褐変症の発生の調査は、塊根を約 2 mm 間隔で輪切りにした後、障害の発生状況を無、微、少、中、甚の 5 階級に区分し（第 1 図）、階級ごとに障害程度別の発生率を算出して行った。

2. 塊根の大きさと障害発生との関係の検討（実験 2）

障害発生の調査用材料は、2006 年 5 月 28 日に定植し、10 月 24 日（149 日後）に収穫した 30 株分の塊根を用いた。施肥は基肥に BM 有機金沢甘藷専用肥料を $240 \text{ kg} \cdot 10 \text{ a}^{-1}$ 施用した。塊根の大きさと障害発生との関係をみるため、収穫した塊根は直ちに 100 g 以上 200 g 未満、200 g 以上 300 g 未満、300 g 以上の 3 階級に分類し、階級別に内部褐変症の発生状況を調査した。また、内部褐変症の調査は実験 1 に準じた。

3. 定植時期と障害発生との関係の検討（実験 3）

2006 年 5 月 31 日と 6 月 15 日に定植する 2 区を設けた。施肥は、基肥に BM 有機金沢甘藷専用肥料を $240 \text{ kg} \cdot 10 \text{ a}^{-1}$ 施用した。調査は、10 月 24 日に各区 10 株採取し、地上部重、平均塊根重、内部褐変症の発生状況について行った。

塊根の調査は、100 g 未満の塊根を除外して行い、内部褐変症の調査は実験 1 に準じた。

4. 生育後半の高温処理が障害発生に及ぼす影響の検討（実験 4）

2006 年 5 月 31 日に対照区と高温区の 2 区を設けて定植した。高温区は畦の直上に高さ 50 cm のトンネルを設け、8 月 31 日（定植 92 日目）から 10 月 18 日（定植 140 日目）まで 0.05 mm 厚のポリオレフィンフィルムを被覆した。また、対照区は自然状態の無処理とした。調査は、10 月 18 日に各区 10 株採取し、実験 3 と同様に行った。処理期間中の気温ならびに地温は、畦中央部の高さ 30 cm の位置と地表下 10 cm の位置に設置したセンサーを用いて計測し、計測データは温度記憶計（Model SK-L200T（株）佐藤計量器製作所）で 1 時間ごとに記録した。

5. 障害根と健全根の酵素活性ならびに根部組織の比較（実験 5）

材料は、2005 年に金沢市内の現地圃場で栽培された 500 g 前後の障害程度が甚大な塊根と健全な塊根を用いた。根部組織の観察は根中央部について行い、採取した材料は直ちにホルマリン 5%、酢酸 5%、60% エタノール水溶液 90% の混合液（FAA）で固定した。その後、材料をアルコールシリーズ（エタノール濃度 50%、70%、80%、90%、100%）で脱水、パラフィンケーキを作成し、ロータリーミク

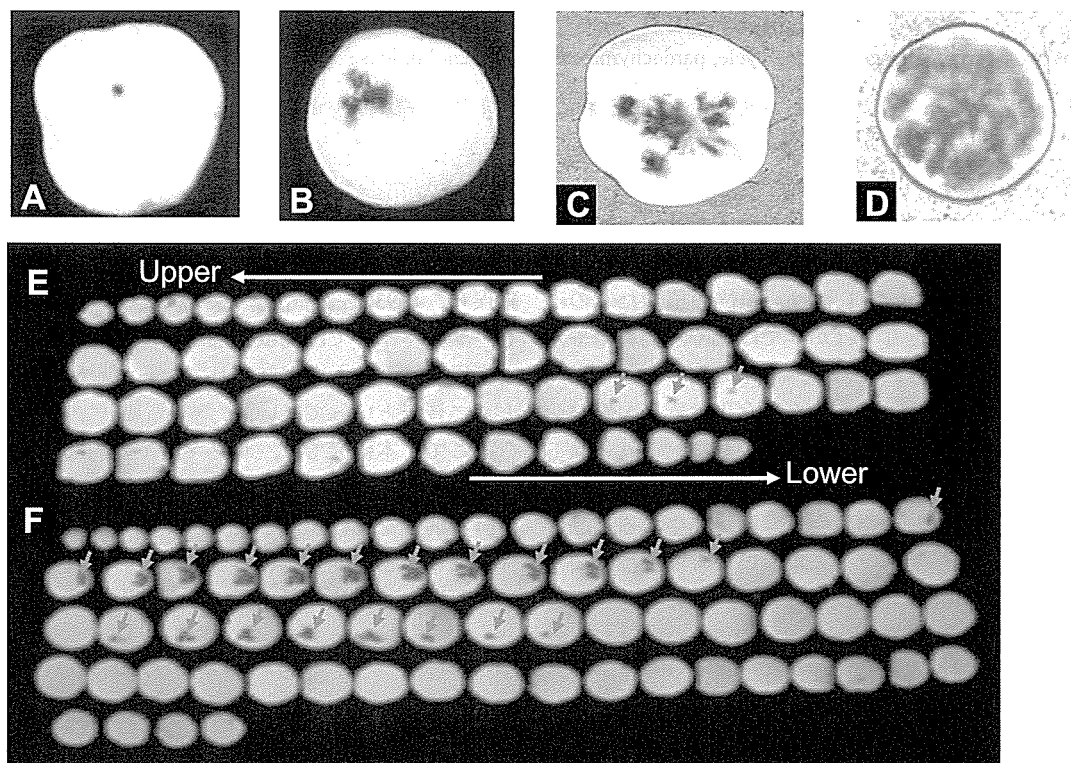


Fig. 1 Typical internal browning in *Ipomoea* tuberous root.

The degree of browning was classified by visual inspection into five categories; none, slight (A), little (B), moderate (C), and severe (D) discoloration. E and F represent roots with category A and C, respectively.

Arrows indicate disorderly portions.

ロトームで10 μm の厚さに切った切片をヘマトキシリンとエオシンで二重染色, 顕微鏡下で柔細胞の様相を観察した.

酵素活性の調査は, 塊根中央部のポリフェノールオキシダーゼ活性 (以下, PPO と記す) とグルタチオンレダクターゼ活性 (以下, GSHR と記す) について行った. PPO 活性の測定は, 約1gの凍結試料に5mLの50mMリン酸緩衝液 (pH 7.5), 0.1gのポリビニルピロリドンを加え, 水中で2分間ホモジナイズ後, 10,000gで10分間遠心分離し, 上清を粗酵素液とした. 活性の測定は, 50mM HEPES 緩衝液 (pH 7.5), 1%カテコール, 粗酵素液を含む反応液2.1mLを30°Cの恒温水槽で5分間反応させ, 420nm下での吸光度の増加を測定した. GSHR 活性の測定は, 約1gの凍結試料に10mMのシステインを含む9mLの100mMリン酸緩衝液 (pH 7.5) を加え, 水中で2分間ホモジナイズ後, 10,000gで10分間遠心分離し, 上清を粗酵素液とした. 活性の測定は, 100mMリン酸緩衝液 (pH 7.2), 0.1mM NADPH, 0.5mM還元型グルタチオン, 粗酵素液を含む反応液2.5mLを25°Cの恒温水槽で5分間反応させ, 340nm下での吸光度の減少を測定した.

結 果

1. 障害発生を経時的変化の調査 (2007年) (実験1)

地上部重は定植123日目までは増加したが, その後は落葉に伴って漸減した (第2図). 平均塊根重は定植95日目では110gと小さかったが, 154日目には約2倍の224gとなった. 内部褐変症の発生は, 定植95日目の塊根ではほとんどなかったが, 123日目では障害程度が微または少のものが約30%の塊根に認められた (第3図). 障害の症状はその後急速に進展し, 154日目の障害発生率は123日目の約2倍の58%に達した.

2. 塊根の大きさと障害発生との関係の検討 (2006年) (実験2)

障害発生のない健全な塊根の比率は, 100g以上200g

未満の階級で約70%あったが, 200g以上300g未満では30%前後にまで低下し, 300g以上では僅か5%となった (第4図). また, 大きな塊根ほど障害の症状が進展した塊根の発生割合が高かった.

3. 定植時期と障害発生との関係の検討 (2006年) (実験3)

地上部重は5月31日定植, 6月15日定植ともに約500gと大差なかった (第1表). 一方, 平均塊根重は, 5月31日定植で275gと6月15日定植の213gに比べて大きかった. 内部褐変症の発生は, 定植時期によって大きく異なり, 5月31日定植で85%と6月15日定植の約20%に比べて4倍程度高かった (第5図). また, 5月31日定植は障害の症状が進展した塊根の発生割合が高かった.

4. 生育後半の高温処理が障害発生に及ぼす影響の検討 (2006年) (実験4)

処理期間中の日最高気温は, 高温区で40~50°Cとなり,

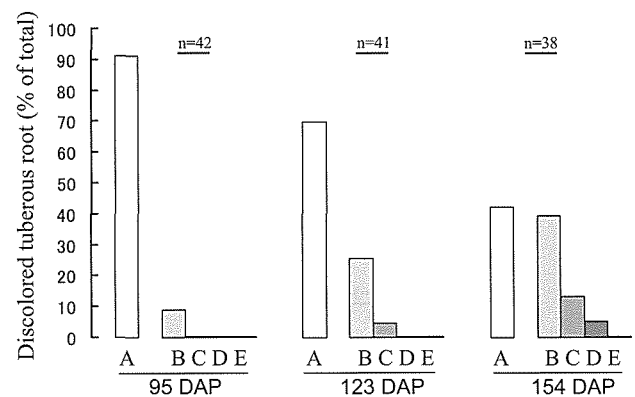


Fig. 3 Changes in the occurrence of internal browning during maturation period (2007).

The degree of browning was classified by visual inspection into five categories; none (A), slight (B), little (C), moderate (D), and severe (E) discoloration. DAP indicates days after planting.

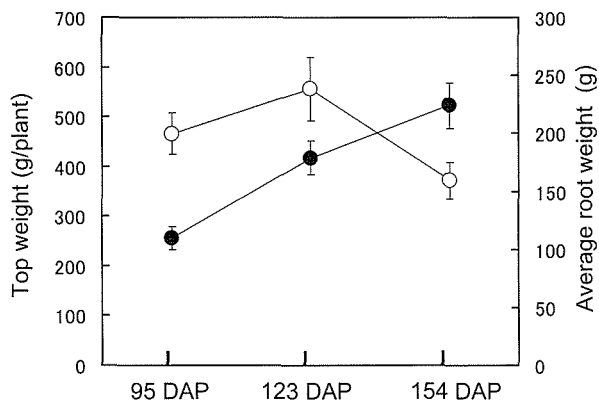


Fig. 2 Changes in top (○) and root weight (●) during maturation period (2007).

DAP indicate days after planting. Vertical bars represent SE (n = 10).

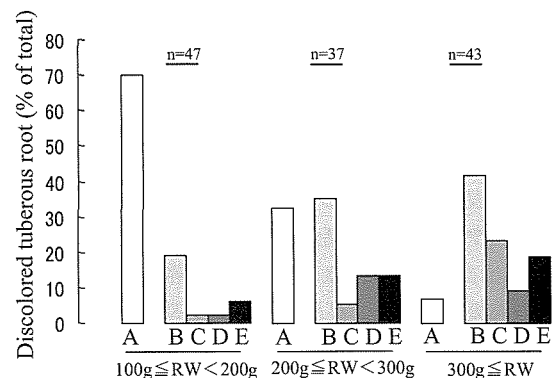


Fig. 4 Relationship between the root weight and the occurrence of internal browning (2006).

The degree of browning was classified by visual inspection into five categories; none (A), slight (B), little (C), moderate (D), and severe (E) discoloration. RW indicates root weight.

Table 1 Effect of planting time on plant growth at the harvest time (2006).

| Planting time | Top weight (g) | Underground weight (g) ^z | Average root weight (g) ^y | T/R rate (%) ^x |
|---------------------------|----------------|-------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------|
| May 31 | 506 | 974 | 275 ± 16 ^w | 52 |
| June 15 | 502 | 865 | 213 ± 15 | 58 |
| Significance ^v | NS | * | * | * |

^zTuberous roots above 100 g were collected and total weight per plant was calculated.

^yTuberous roots above 100 g were collected and average root weight was calculated.

^xT and R indicate top and underground weights, respectively.

^wMeans ± SE (n = 34–36).

^vNS and * indicate non-significance and significance at the $P < 0.01$ level by Duncan's multiple-range test, respectively.

Table 2 Effect of film covering on plant growth at the harvest time (2006).

| Treatment | Top weight (g) | Underground weight (g) ^z | Average root weight (g) ^y | T/R rate (%) ^x |
|----------------------------|----------------|-------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------|
| Control | 502 | 990 | 275 ± 16 ^w | 51 |
| Film covering ^v | 300 | 870 | 233 ± 13 | 34 |
| Significance ^u | * | * | * | * |

^zTuberous roots above 100 g were collected and total weight per plant was calculated.

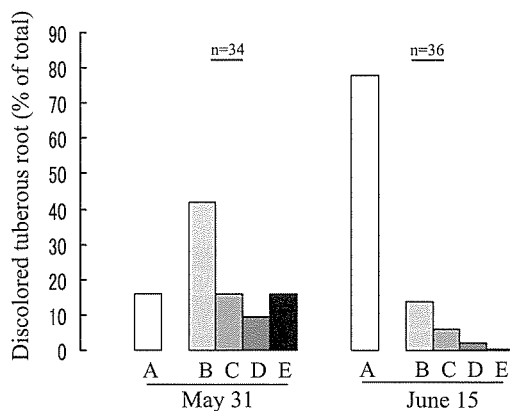
^yTuberous roots above 100 g were collected and average root weight was calculated.

^xT and R indicate top and underground weights, respectively.

^wMeans ± SE (n = 31–33).

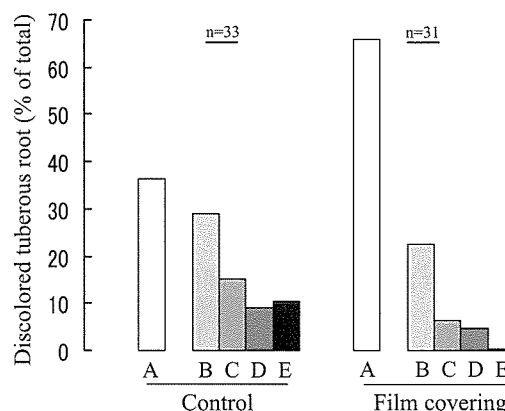
^vTunnels 50 cm high and 80 cm wide were laid above the rows and these were covered with polyolefin (PO) film (0.05 mm thick) from 92 to 140 days after planting.

^u* indicate significance at the $P < 0.01$ level.

**Fig. 5** Effect of planting time on the occurrence of internal browning (2006).

The degree of browning was classified by visual inspection into five categories; none (A), slight (B), little (C), moderate (D), and severe (E) discoloration.

対照区の 35°C 前後より高かった (データ省略)。また、日最高地温も、高温区で 30 ~ 35°C と対照区の 20 ~ 25°C より 10°C 前後高かった。高温区は、処理期間中、葉の黄化と落葉が激しかった。この結果、収穫時の地上部重は高温区で 300 g と対照区の 502 g に比べて小さかった (第 2 表)。また、平均塊根重も、高温区で 233 g と対照区の 275 g に比べて小さかった。内部褐変症の発生は高温区で約 30% と低く、対照区では約 2 倍の 63% に達した (第 6 図)。また、対照区では障害の症状が進展した塊根の発生割合が高かった。

**Fig. 6** Effect of film covering on the occurrence of internal browning (2006).

The degree of browning was classified by visual inspection into five categories; none (A), slight (B), little (C), moderate (D), and severe (E) discoloration.

5. 障害根と健全根の酵素活性ならびに根部組織の比較 (2005 年) (実験 5)

障害根と健全根で根中央部の組織を比較した結果、障害根では柔細胞が萎縮・崩壊した箇所が随所であり、これらの箇所に大型の破生間隙の形成が認められた (第 7 図)。PPO 活性は、障害根が $7,900 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ と健全根に比べて 2.3 倍程度高かった (第 8 図 A)。これとは逆に、GSHR 活性は、健全根が $120 \text{ nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ と障害根に比べて約 6 倍高かった (第 8 図 B)。

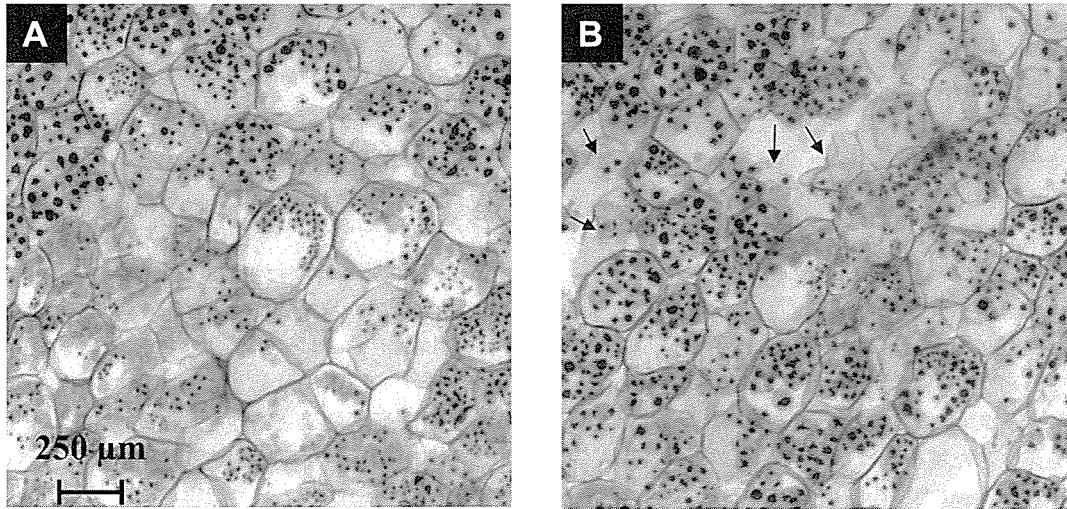


Fig. 7 Comparison of cell formation between none (A) and severe (B) discolored tuberous root. Arrows indicate destroyed cells.

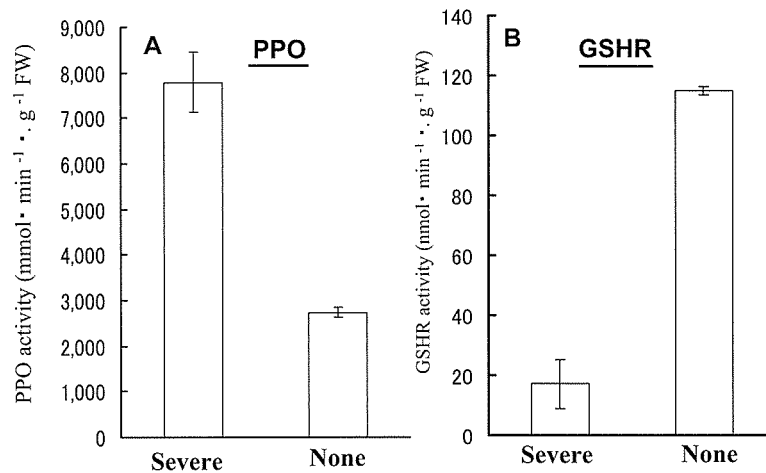


Fig. 8 Comparison of enzyme activities between roots showing discoloration rated as none and severe. Vertical bars indicate SE (n = 3).

考 察

ダイコンの根身内部にみられる褐変症は生育中期までは認められず、その後に発生することが (Fukuoka・Enomoto, 2001; 川城・武田, 1986), 収穫期の根重と障害発生との間には正の相関があることが知られている (福岡ら, 2007). また、ナシ果実に発生するみつ症は、成熟期の果実の加齢に伴って症状が進展し (猪俣ら, 1993; 松浦・坂本, 1980), 大きな果実で発生率が高く (佐久間ら, 1998), 症状が進展した果肉は褐変を呈することが報告されている (川瀬ら, 1995). 本実験では、サツマイモで、まず、内部褐変症の発生様相を経時的に調査したが、本障害の発生は定植 95 日目まではほとんど認められず、その後の急激な塊根の肥大成長に伴って増加した。また、定植 140 日後に収穫した塊根を重量別に分類し、各階級における障害の発生様相を調査したが、本障害は同じ収穫期でも塊根の大きさによって発生様相

が大きく異なり、100 g 以上 200 g 未満の小さな塊根ではほとんど無く、300 g 以上の大きな塊根で多発することがわかった。さらに、収穫時期を揃えて定植期の早晚と障害発生との関係を見たが、生育期間の長い 5 月定植は 6 月定植に比べて、塊根が大きく障害の発生も多かった。したがって、サツマイモでみられる内部褐変症の発生も、ダイコンやナシと同様に成熟期に発生する障害で、この時期に塊根が旺盛に肥大すると発生が助長されるものと考えられた。

ダイコンの内部褐変症の発生は、成熟期の高温や高地温によって助長されることが知られている (Fukuoka・Enomoto, 2001). そこで、本実験ではサツマイモの内部褐変症の発生に対する成熟期の高温の影響を検討したが、本障害の発生は成熟期の高温処理によって逆に抑えられることが認められた。高温処理によって障害発生が抑制された場合の植物体の生育様相をみると、高温区では落葉によって地上部の生育量が小さく、また、地下部の生育も抑えられて平均塊

根重が小さかった。さらに、本研究とは別に、ハウス下で畦に電熱線や灌用水用ポリビニルホースを埋設して成熟期の地温を変える実験も行ったが、高温下で経過するハウス栽培ではいずれの処理区も障害の発生が軽微であった（データ省略）。これらの実験結果は、サツマイモの内部褐変症の発生は成熟期の高温ストレスでは助長されないことを示唆しており、上記したように成熟期の旺盛な塊根肥大に伴う別の生理的な要因が関与しているものと考えられる。

ニホンナシでは、みつ症は成熟期に過熟となった場合に発生し（猪俣ら, 1993）、障害部は健全部に比べてソルビトール含量が高く、細胞壁が崩壊していることが報告されている（佐久間ら, 1998; 山木, 1982）。サツマイモにおいても、内部褐変症が発生した塊根では崩壊した柔細胞の痕跡が随所にみられ、この部位に大型の破生間隙が形成されていた。ジャガイモでは葉部から塊茎部への糖の転流形態がスクロースであることが（Maloneら, 2006）、サツマイモではスクロースの転流量が多い場合に塊根肥大が促進されることが知られている（坪根ら, 1998）。サツマイモの内部褐変症は成熟期の旺盛な塊根肥大によって助長されたことから、この時期の過度の塊根への糖の流入が細胞崩壊と密接に関係している可能性がある。本実験では糖含量の測定は行わなかったが、今後は塊根組織への糖の流入量や細胞内外の糖濃度と細胞崩壊や障害発生との関係についての詳細な検討が必要と考える。

ところで、高等植物は病害虫の侵害（Grantzら, 1995）や切断傷害（Thompsonら, 1987）などの外的ストレスによって、過酸化水素含量が増加することが知られている。過酸化水素は生体にとって有毒な活性酸素の一つで、通常、植物体は活性酸素を消去して活性酸素害から生体を防御する種々の機能を有している（今堀ら, 1997; 重岡, 1992）。アスコルビン酸グルタチオン回路は生体内の活性酸素の消去に関与し（Baisakら, 1994; 重岡, 1992）、グルタチオンレダクターゼ（GSHR）はこの回路の鍵酵素の一つである（Halliwell・Foyer, 1978）。ダイコンではアスコルビン酸グルタチオン回路の機能が低下すると、この回路での活性酸素の消去機能低下の代替として、ポリフェノールオキシダーゼ（PPO）を介する一連の褐変誘導系が活性化することが報告されている（Fukuoka・Enomoto, 2001）。本実験では障害根と健全根でPPO活性とGSHR活性を比較したが、前者は後者に比べてPPO活性が高く、GSHR活性が低かった。GSHRなどのアスコルビン酸グルタチオン回路に関与する酵素は細胞内に存在し、細胞内で発生した活性酸素を消去することが知られている（重岡, 1992）。このことは、細胞が崩壊した条件下では、アスコルビン酸グルタチオン回路の機能低下が急速に進む可能性を示唆している。サツマイモの内部褐変症の発生原因の生理機作については非酵素的褐変も含めて今後さらなる検討が必要だが、細胞崩壊によって発生した活性酸素がアスコルビン酸グルタチオン回路の機能低下によって消去されず、PPOの介在する褐変誘導系

で消去され、褐変現象が進行したことも一原因となっているものと考えられる。

本実験では、サツマイモの内部褐変症の発生と成熟期の塊根肥大との間に密接な関係がある可能性が示唆された。このことは、減肥、密植、かん水量の低減等によって成熟期の過度の塊根肥大を抑えれば、障害発生が抑止できる可能性を示唆しており、今後はこれらの栽培法と障害発生との関係についての検討が必要である。

摘 要

サツマイモ‘高系14号’の塊根の内部褐変症の発生に関与する組織形態的および生化学的要因について検討した。内部褐変症の発生は塊根成熟期に認められ、この時期の塊根重の急激な増加によって障害の症状が進展し、この時期に高温処理して塊根肥大を抑制すると、障害の発生が抑えられた。内部褐変症が発生した塊根と健全根で根部組織を比較した結果、障害根は崩壊した柔細胞の痕跡が随所にみられた。また、障害根は健全根に比べ、PPO活性が高く、GSHR活性が低かった。以上より、塊根成熟期の細胞崩壊によるアスコルビン酸グルタチオン回路での活性酸素の消去機能の低下が、PPOを介した活性酸素の消去系を活性化し、このことが褐変現象を誘起する一原因となったものと考えられた。

引用文献

- Baisak, R., D. Rana, P. B. B. Acharya and M. Kar. 1994. Alterations of the activities of active oxygen scavenging enzymes of wheat leaves subjected to water stress. *Plant Cell Physiol.* 35: 489–495.
- Fukuoka, N. and T. Enomoto. 2001. The occurrence of internal browning induced by high soil temperature treatment and its physiological function in *Raphanus* root. *Plant Sci.* 161: 117–124.
- 福岡信之・工藤卓雄・棧敷孝治・増田大祐・金森友里・榎本俊樹. 2007. ロジット・モデル分析によるダイコンの内部褐変症の障害進展に関与する温度条件の解析. *園学研.* 6: 559–564.
- 福岡信之・増田大祐・金森友里. 2006. サツマイモの生育障害防止技術の開発. (2) 内部褐変症対策技術の検討. 石川農総研砂丘地農試成績書. 平18年: 47–51.
- Grantz, A. A., D. A. Brummell and A. B. Bennett. 1995. Ascorbate free radical reductase mRNA levels are induced by wounding. *Plant Physiol.* 108: 411–418.
- Halliwell, B. and C.H. Foyer. 1978. Properties and physiological function of a glutathione reductase purified from spinach leaves by affinity chromatography. *Planta* 139: 9–17.
- 今堀義洋・周燕飛・上田悦範・阿部一博・茶珍和雄. 1997. 切断傷害によるストレスがピーマン果実のアスコルビン酸代謝に及ぼす影響. *園学雑.* 66: 175–183.

- 猪俣雄司・村瀬昭治・長柄 稔・篠川俣雄・鈴木邦彦. 1993. ニホンナシ ‘豊水’ のみつ症の発生と膜の透過性との関係. 園学雑. 62: 267-275.
- 岩瀬一行・坪 存・鯉渕 登・宇都木久夫・新妻芳弘. 1984. サツマイモの商品性向上に関する研究. 第1報 耕種的にみた丸いも発生要因と対策. 茨城農試研報. 23: 95-107.
- Kajiura, I., S. Yamaki, M. Omura and I. Shimura. 1976. Watercore in Japanese (*Pyus serotina* Rehder var. ‘cultura’ Rehder). I. Description of the disorder and its relation to fruit maturity. *Scientia Hort.* 4: 261-270.
- 川瀬信二・関本美知・長門壽男・石田時昭・一畝田済. 1995. ニホンナシ ‘豊水’ のみつ症の発生と予測. 千葉農試研報. 36: 67-75.
- 川城英夫・武田英之. 1986. ダイコンの赤しんに関する研究. 第1報. 発生推移及び気・地温, 土壌水分, 肥料葉面散布の影響. 園学要旨. 昭61春: 210-211.
- 小柳敦史・中谷 誠・渡辺 泰. 1987. サツマイモ塊根裂開症の発症要因に関する研究. 日作紀. 56: 190-197.
- Malone J. G., V. Mittova, R. G. Ratcliffe and N. J. Kruger. 2006. The response of carbohydrate metabolism in potato tubers to low temperature. *Plant Cell Physiol.* 47: 1309-1322.
- 松浦永一郎・坂本秀之. 1980. ニホンナシ “幸水” の成熟特性と収穫適期判定. 栃木農試研報. 26: 111-118.
- 佐久間文雄・片桐澄雄・多比良和生・梅谷 隆・檜山博也. 1998. ニホンナシ ‘豊水’ のみつ症に及ぼす摘葉・摘果強度の影響. 園学雑. 67: 381-385.
- 佐久間文雄・梅谷 隆・多比良和生・片桐澄雄・檜山博也. 1995. ニホンナシ ‘豊水’ のみつ症発生に及ぼす果実生長初期の高温とジベレリンの影響. 園学雑. 64: 243-249.
- 重岡 成. 1992. 活性酸素代謝の分子的機作の解明. 日本農化雑. 66: 1739-1747.
- Thompson, J. E., R. L. Legge and R. F. Barber. 1987. The role of free radicals in senescence and wounding. *New Phytol.* 105: 317-344.
- 坪根正雄・窪田文武・齋藤和幸・石田朗子. 1998. スクロースの茎内注入がサツマイモ塊根の肥大に及ぼす影響. 日作紀. 62 (別2): 140-141.
- 渡辺 泰・中谷 誠・小柳敦史. 1987. カンショ塊根異常症の発生実態および発症要因解明研究の追究の現状. 農業研究センター研究資料. 1987. 3: 1-17.
- 山木昭平. 1982. ニホンナシ果実の生理障害 (ボケ, 石ナシ, みつ症果など) における生化学的特長. 昭57秋園芸学会シンポジウム要旨. 7-16.