ポット試験における一時的な地下水位の上昇と 湛水期間がニンジンの生育に及ぼす影響

草川知行*・井上 満^a

千葉県農林総合研究センター 266-0006 千葉県千葉市緑区大膳野町

Damage to Pot-cultured Carrot Growth due to a Temporarily Raised Groundwater Level and Flooding Period

Tomoyuki Kusakawa and Mituru Inoue

Chiba Prefectural Agriculture and Forestry Research Center, Daizenno-chou, Midoriku, Chiba-shi, Chiba 266-0006

Abstract

Temporary rise in groundwater level and flooding period experiments were carried out to examine excess moisture injury in pot-cultured carrot. Thickened roots showed rotting and suppressed thickening in the low parts when groundwater level was kept at 15 cm for 14 days but thickened roots showed no damage at a groundwater level of 20 cm. Flooding for three days did not cause rotting of thickened roots but flooding for five days or longer caused thickened the roots to rot.

Key Words : excess moisture injury, growth retardation, soil moisture, root, rot

キーワード : 土壌水分, 腐敗, 根, 生育抑制, 湿害

緒 言

千葉県中央部に広がる北総台地は、火山灰土壌で排水性が良く、平坦であることから露地野菜が広く栽培され、特に千葉県における夏まき秋冬どりニンジンの中心的な産地である。しかしながら、2004年10月10および21日に関東地方を相次いで通過した台風22および23号は千葉県においても大量の降雨をもたらし、本来排水が良いはずの台地上のニンジン産地は湛水あるいは冠水によって深刻な被害を受けた。この時期は秋冬どりニンジンの播種からおよそ2か月が経過し、地下部の肥大期に相当する。台風通過後の聞き取り調査によると、10日間程度の湛水からは場における腐敗が顕著になり、ニンジンの被害は期間が長いほど大きかった。主な被害はニンジン肥大根の腐敗、生育不良による収量の減少、裂根、しみ腐病などの病害の発生による品質の低下であった。

湛水条件となった時の植物の反応は、地上部では萎凋や生育の停滞が起こり、根では成長の停滞や崩落がみられる(Kawase, 1981)。また、根の酸素要求量が多い野菜は湿害を受けやすい(位田, 1952)とされ、ニンジンは地上部か

ら根への酸素の移行が少ない(位田, 1953)とされている。

湿害回避には、ほ場の排水性を改善する必要がある。メロンでは畝の高さを高くすると梅雨期の萎凋程度が軽くなる(鈴木ら, 1993)ことから、ニンジンにおいてもほ場整備による排水対策がとれない場合は、地下水位を下げるために高畝による耕種的手段が有効と考えられる。しかし、ニンジンの湿害に関する試験は転換畑を想定して地下水位を一定にした条件が多く(幸田, 1983; 望月・金田, 1996)、集中豪雨や台風などによる一時的な地下水位の上昇や、湛水を想定した試験例はない。そのため、高畝栽培に求められる畝の高さや湛水に耐えられる期間などの耕種的手段を講じるための基礎データが必要である。

そこで、ポット試験で一時的に異なる地下水位および湛水期間を変えてニンジン栽培を行い、湿害による肥大根の腐敗、生育不良を生じさせる条件を明らかにすることを目的に実験を行った。

材料および方法

1. 試験装置

千葉県農林総合研究センターの無加温温室内に大型水槽(幅100 cm×奥行70 cm×深さ60 cm)を6基設置し、直径30 cm、長さ70 cmの塩化ビニル管を各水槽に6本立ててポットとした(第1図)。塩化ビニル管ポットの底部から水の出入りができるように水槽底部に底面給水シート(ラブリマットU, ユニチカ)を敷いた。ポットは底部に土壌の

2009年7月6日 受付. 2010年2月12日 受理.

本報告の一部は、園芸学会平成19年度秋季大会および平成20年度秋季大会で発表した。

* Corresponding author. E-mail: t.kskw@mc.pref.chiba.lg.jp

^a現在: JA 千葉みらい

第1図 試験装置の外観

流出を防ぐために1 mm 目合いのネットを張り、畑土壌(黒ボク土)を60 cm まで充填し、ニンジン栽培した。栽培期間中は適宜かん水を行った。水槽底部にドレンコックを設け、水槽内の水位を調節することで地下水位試験および湛水期間試験を行った。

2. 地下水位試験

2006年3月10日にニンジン品種‘愛紅’(住化農業資材)を播種し、発芽後に間引きして1ポット4株とした。施肥は、窒素、りん酸、加里各成分を10 a 当たり20 kg に相当する量を施用した。聞き取り調査から10日間以上の湛水で被害が顕著になったことから地下水位処理期間は14日間とし、ニンジンの地下部肥大初期に当たる播種後70日目の5月19日(前期処理とする)および地下部肥大中期にあたる播種後88日目の6月6日から(中期処理とする)行った。試験区は前期処理ではポット地表面まで湛水した「前期0 cm 区」、ポット地表面下15 cm まで地下水位処理した「前期15 cm 区」とした。中期処理では、ポット地表面下15 cm まで地下水位処理した「中期15 cm 区」、地表面下20 cm まで地下水位処理した「中期20 cm 区」、地表面下30 cm まで地下水位処理した「中期30 cm 区」とした。試験区は水槽ごとに設置し、各試験区の株数は24株とした。なお、前期および中期処理の対照として地下水位処理を行わない「無処理区」を設けた。

処理期間中の地温は、前期処理では前期0 cm 区、前期15 cm 区と無処理区について、中期処理では中期15 cm 区と無処理区についてポット地表面下10 cm の地温を1時間ごとに測定した。ニンジンの生育は、前期処理では処理開始15日後(播種後85日)および栽培終了時(播種後112日)に、中期処理では処理開始10日後(播種後102日)および栽培終了時(播種後112日)調査した。なお、中期処理の処理開始10日後の調査では無処理区の調査は行わなかった。調査株数は、生育途中の調査では各ポットから1株、栽培終了時には全株とした。抜き取り調査は肥大根の生育異常を観察するとともに腐敗株数、草丈、葉長、根径(肥大根の最大根径)、肥大根長、地上部および地下部の新鮮重を測定した。

ニンジンの生育阻害と土壌水分状態との関係を明らかに

するために、ニンジン栽培終了後にポット地表面下15 cm まで地下水位処理を行いポット内の土壌水分をEC H₂O 土壌水分計(Em5b, Decagon Devices)を用いて測定した。センサーは、ポット地表面下30, 15, 10, 7および5 cm の深さに水平方向に設置した。あらかじめ土壌水分(容積%)を調査した土壌で計測を行い、回帰式から土壌水分を求めた。

3. 湛水期間試験

2007年8月13日にニンジン品種‘向陽二号’(タキイ種苗)を播種し、発芽後に間引きして1ポット4株とした。施肥は地下水位試験と同様に行った。処理は2007年10月16日から10日間行った。試験区は水槽ごとに設置し、ポット地表面まで湛水し、湛水処理10日後に落水した「10日間区」、ポット地表面まで3日間湛水後に地下水位を20 cm に下げ、湛水処理10日後に落水した「3日間区」、同様に5日間湛水後に地下水位を20 cm に下げ、湛水処理10日後に落水した「5日間区」、7日間湛水後に地下水位を20 cm に下げ、湛水処理10日後に落水した「7日間区」および「無処理区」とした。試験区は水槽ごとに設置し、各試験区の株数は24株とした。

地下水位処理試験同様に地温を10日間区と無処理区において1時間ごとに測定し、処理開始10日後(播種後73日)および栽培終了時(播種後115日)に生育調査を行った。

結 果

1. 地下水位試験

地下水位処理期間中の地表面下10 cm の地温は試験区間で差が認められず、前期処理では平均で21.7℃、中期処理では茎葉が繁茂していたために地温が低くなり平均で21.2℃であった。

前期0 cm 区は処理開始5日目には葉に萎凋が認められ、14日間の処理後には調査株の肥大根がすべて腐敗した。前期処理の処理開始15日後の調査では、前期15 cm 区の地上部および地下部の新鮮重はそれぞれ54.1および73.0 g と無処理区の41.7および60.7 g とほぼ同様の生育であったが(第1表)、全調査株に肥大根の上部のみに側根が認められ、下部の肥大が悪く「くびれ」が生じていた。

中期処理の処理開始10日後の調査では、試験区の中で最も条件が悪いと思われる中期15 cm 区の地上部および地下部の新鮮重はそれぞれ51.6および147.3 g であった。前期15 cm 区で認められた「くびれ」は中期15 cm 区では認められず、中期20 cm 区、中期30 cm 区には地上部、肥大根ともに障害は認められなかった。

栽培終了時では前期0 cm 区の地上部および地下部の新鮮重は他の試験区より軽く、それぞれ30.0および18.8 g であった。前期15 cm 区は、調査株の75%にくびれが認められ、地上部および地下部の新鮮重はそれぞれ42.6および204.0 g と無処理区の地上部および地下部新鮮重の46.4および191.3 g と比較して「くびれ」が認められたにもかかわらず生育量には影響がなかった。中期15 cm 区の地上部およ

第1表 異なる地下水位で栽培したニンジンの生育

調査日	地下水位処理	くびれ ^y								新鮮重				腐敗株率 (%)	備考				
		草丈		葉数		根径		位置 (cm)	肥大根長 ^x		地上部		地下部						
		(cm)	95%CI ^z	(枚)	95%CI	(mm)	95%CI		(cm)	95%CI	(g)	95%CI	(g)			95%CI			
前期処理開始 15日目	無処理	57.9	3.8	6.6	1.1	30.1	5.4	7.6				41.7	12.9	60.7	28.9	0.0			
	前期 0 cm	51.8	3.2	5.1	0.9	21.8	2.4					17.8	3.9	9.7	2.5	100.0	腐敗		
	前期 15 cm	64.0	4.6	7.3	0.7	36.7	2.1					54.1	9.0	73.0	9.5	0.0	くびれ有り		
中期処理開始 10日目	中期 15 cm	64.0	14.1	7.3	1.5	45.4	9.4					51.6	22.9	147.3	64.5	0.0			
	中期 20 cm	60.8	3.8	11.0	8.7	47.8	6.8					20.5	2.8	47.2	14.0	166.9	61.6	0.0	
	中期 30 cm	71.3	11.4	8.8	1.5	46.1	3.3					19.5	3.8	55.2	12.2	167.7	57.8	0.0	
栽培終了時	無処理	63.6	4.2	7.4	0.4	48.6	2.5	7.8				20.9	1.8	46.4	6.4	191.3	16.0	0.0	
	前期 0 cm	46.4	15.0	6.8	2.4	32.3	8.4					2.6	0.8	30.0	21.5	18.8	27.5	100.0	腐敗
	前期 15 cm	58.5	3.3	6.5	1.3	58.6	9.1					20.1	2.1	42.6	16.0	204.0	67.6	0.0	くびれ有り
	中期 15 cm	56.8	4.1	8.2	1.2	51.3	5.9					20.3	5.9	38.7	8.8	186.2	38.4	16.7	一部腐敗
	中期 20 cm	70.4	4.2	8.3	1.9	53.8	4.6					20.9	5.0	57.4	21.0	215.5	54.4	0.0	
	中期 30 cm	64.6	3.5	6.9	0.5	52.8	3.4					21.9	11.5	44.9	9.0	232.0	28.1	0.0	

^z95%CIは95%信頼区間を示す n=6^y「くびれ位置」は右に示すように肥大根の上部からくびれ位置までの長さを示す
「くびれ」は前期15 cm区のみに認められた ^x前期処理開始15日目の調査では肥大根の生育が十分ではないために調査を行っていない

第2図 地下水位処理の収穫時における肥大根の状況

び地下部新鮮重もそれぞれ38.7および186.2 gであった。中期20 cm区、中期30 cm区の地上部および地下部の新鮮重は無処理区との間に明瞭な差は認められなかった。前期15 cm区は根径が栽培終了時で58.6 mmと無処理区の48.6 mmより太かった。

第2図に栽培終了時の肥大根の様子を示した。くびれは前期15 cm区のみに認められ、くびれ位置は7.6～7.8 cmであった。肥大根長は中期処理10日目の調査では18.3～20.5 mmであった。栽培終了時は地下部が腐敗した前期0 cm区のみ2.6 cmと短かったが、他の試験区は20.3～21.9 mmあり、処理による差は認められなかった。地下部腐敗株率は前期0 cm区は100%腐敗し、前期15 cm区も栽培終了時に16.7%あった。

15 cmの地下水位処理を行ったときの土壌水分(容積%)を第3図に示した。地下水位以下の深さ30 cmの土壌水分は71.2%であったのに対して、深さ15 cmでは66.1%、深

第3図 ポット地表面から15 cmまで地下水位処理した時の深さ別土壌水分

さ 10 cm では 66.6%, 深さ 7 cm では 63.3%, 深さ 5 cm では 64.4%であった。

2. 湛水期間試験

地下水位処理期間中の地表面下 10 cm のポット内平均地温は、湛水 10 日間区が 18.6°C、無処理区では 18.9°C であった。

落水直後の処理 10 日目の調査では、地下部新鮮重は無処理区が 36.6 g と最も大きかった（第 2 表）。湛水 3 日間区は無処理区に比較して地上部、地下部ともに新鮮重は低かったが、湛水 5、7 および 10 日間区に比較して地上部、地下部重共にわずかに高い傾向があった。栽培終了時の地下部新鮮重は、無処理区が 207.8 g と最も重く、湛水 3 日間区は 175.8 g、湛水 5 日間区は 148.9 g、湛水 7 日間区は 130.7 g、

湛水 10 日間区が 88.9 g と最も軽く、湛水期間が長くなるにつれて軽くなる傾向がみられた。

処理 10 日目で湛水 10 日間区は 67% の地下部が腐敗した。湛水 5、7 日間区は地下部腐敗株率が 17 および 33% であったが、湛水 3 日間区と無処理区には地下部の腐敗は認められなかった。栽培終了時も同様の傾向であった。障害株率は湛水 10 日間区が 100% で最も高く、湛水 3 日間区はえくぼ状の陥没が認められた株があり、18% であった。欠株は湛水 3、5 および 10 日間区でそれぞれ 4.2% あった。湛水 5 および 7 日間では肥大根が短い株が認められた（第 4 図）。肥大根の先端部分が空洞となっており、断面をみると上部にも空洞が認められた（第 5 図）。

第 2 表 湛水期間を異にしたニンジンの生育比較

調査日	試験区	新鮮重												地下部 腐敗株率 ^y (%)	地下部 障害株率 ^x (%)
		草丈		葉数		根径		肥大根長		地上部		地下部			
		(cm) 95%CI ^z		(枚) 95%CI		(mm) 95%CI		(cm) 95%CI		(g) 95%CI		(g) 95%CI			
湛水処理開始 10 日目 (播種後 73 日)	無処理	49.3	2.9	6.5	0.9	26.5	2.0	14.2	1.6	27.0	4.9	36.6	7.1	0	
	湛水 10 日間	47.3	5.0	5.0	1.3	18.2	6.4	6.8	2.6	16.1	5.3	12.9	11.4	67	
	湛水 7 日間	46.0	3.6	6.2	1.2	18.9	3.1	12.2	1.8	21.0	4.9	14.2	6.3	17	
	湛水 5 日間	47.5	7.7	5.7	0.5	19.4	3.4	10.3	3.7	21.6	6.2	14.5	6.5	33	
	湛水 3 日間	46.7	5.9	6.0	0.7	23.4	3.3	11.8	0.8	24.1	9.7	21.3	8.2	0	
栽培終了時 (播種後 115 日)	無処理	53.3	3.3	7.2	0.8	51.9	4.6	16.1	2.0	42.4	13.6	207.8	53.3	0	0
	湛水 10 日間	50.1	3.5	7.0	1.0	47.2	6.2	8.9	2.8	41.3	16.0	88.9	37.6	64	100
	湛水 7 日間	51.2	4.2	8.2	0.7	48.3	1.7	13.7	2.5	46.7	7.6	130.7	21.2	25	42
	湛水 5 日間	50.5	2.4	8.0	0.6	51.0	4.1	14.3	1.8	42.6	8.5	148.9	33.0	18	45
	湛水 3 日間	57.5	2.4	8.0	0.7	51.4	3.2	15.0	1.4	50.9	9.2	175.8	27.6	0	18

^z 95%CI は 95%信頼区間を示す n = 6

^y 地下部腐敗株率は処理時に腐敗および腐敗部分から再生したと認められる株率

^x 地下部障害株率は栽培終了時に調査した

第 4 図 湛水期間を異にしたニンジンの栽培終了時における生育

第5図 湛水7日間区で認められた肥大根の再生の様子
左（枠内）は再生途中と思われる株（湛水10日間区）

考 察

地下水位試験の結果、地下水位 15 cm では前期処理、中期処理共に肥大根に障害、腐敗が認められ、中期処理の地下水位 20 cm では正常に肥大した。これは、春まきニンジンでは約 40 cm 以下の地下水位が適し、夏まきニンジンの適水位を 60 cm とした幸田（1983）や、砂地土壌の春ニンジンにおいて地下水位を 30 cm とすると総収量は低下するものの形状が良好となったとする望月ら（1996）の試験結果よりも高かった。これらの試験は降雨による一時的な地下水位の上昇ではなく、水田転換畑を想定した生育期間全体にわたって一定の地下水位を保つ処理であったのに対して、本試験では地下水位の高い期間は 14 日間と比較的短期間の処理であった。このため、地下水位が上昇しても地下部へのダメージが小さく影響が現れにくいと考えられた。

生育途中の地下水位上昇に関して荒木ら（2001）は、ハウレンソウにおいて栽培期間中に地下水位が 10 cm 上昇すると初期の地下水位が 70 cm であっても地上部の生育が抑制され、これは根系の縮小が原因であると報告している。本試験では肥大根から生じている側根については調査していないが、前期 15 cm 区の肥大根は上部にのみ側根が認められ、下部の側根は脱落していることを観察しており、荒木らの報告と同様に地下水位の上昇によって側根が腐敗して根系が縮小した可能性がある。前期 0 cm 区は 5 日目に地上部の萎凋が確認されたことから、5 日間の湛水で根の障害から水分の吸収が障害されたと考えられた。しかしながら、荒木ら（2001）の結果と異なり、地上部および地下部の新鮮重に影響は認められず、肥大根の上部が肥大した。

前期 15 cm 区で認められたくびれは中期 15 cm 区では認められなかった。このことから、高土壌水分による障害の感受性が肥大根の発達ステージによって異なっており、ステージの早い段階では障害を受けやすいと考えられた。ニンジンの生育ステージごとの湿害に対する反応を調査した報告は見あたらないが、湛水の時期によって被害が異なると考えられるので今後調査をする必要がある。

肥大根のくびれが生じる深さと土壌水分との関係につい

ては、肥大根の株肥大が抑制されくびれが生じた深さは 7.6 ~ 7.8 cm である。栽培終了後に行った地下水位 15 cm としたとき土壌水分の測定結果（容積%）を見ると、15 および 10 cm では 66% 程度、7 および 5 cm では 63 ~ 64% であった。

森ら（1967）は土壌の空気量が畑作物の根の伸長に影響を及ぼすとし、幸田（1989）は、麦稈や稲わらを鋤込むことで作土層の気相率が改善され、湿害回避が出来るとしている。また、寺林ら（2008）は水耕栽培したニンジンにおいて、培養液中の通気時間を短くすると先端部分の肥大が抑制され、肥大抑制の見られない通気区では酸素濃度が 6 ppm であったのに対して、肥大抑制が認められた通気区の酸素濃度は 3 ppm であったことから、酸素濃度が 3 ppm 以下では肥大が抑制されるとしている。このことから、本試験ではくびれの発生した 7.6 ~ 7.8 cm 以下の深さにおいて地下水位の上昇に伴って土壌水分が 66% 以上になり、肥大根周辺の土壌の気相率が低下し、それに伴い土壌中の酸素濃度が 3 ppm 以下になり、根の呼吸が障害されたと考えられた。

湛水期間では、湛水 3 日間区は湛水 5 日間区や湛水 7 日間区に比較してニンジン地下部の腐敗がなく、肥大根の肥大は無処理に比較してわずかに劣るものの良好であった。無処理区と比較すると、処理開始後 10 日目の調査において湛水 3 日間区の地上部、地下部の生育はわずかに小さく、これは 3 日間の湛水によって根の機能が低下したか腐敗したために生育が一時中断したのではないかと考えられた。5 日間以上の湛水では肥大根が腐敗した。これらのことから 3 日間程度の湛水期間であれば速やかに地下水位を 20 cm 以下にすれば一部に肥大根の障害を生じるものの腐敗は生じないと考えられた。なお、湛水 5 および 7 日間で認められた肥大根が短い株は第 5 図に示したように、湛水処理により肥大根のほとんどが壊死したのち、生存していた部分から再生したと考えられ、中心部の空洞は周辺組織から再生したためと考えられた。

トマトやダイズでは、湿害は根圏において酸素不足から根の窒素吸収が著しく抑制されることによって光合成速度が低下し、乾物生産が抑制されるとしている（杉本ら、1988; 馬

ら, 2005; 中野ら, 2008). 本試験では湛水時のニンジンの生理的な反応は調査していないが, 湛水期間の3日間区での生育抑制は側根の養水分吸収が抑制されたためと考えられた. 5日間の湛水では肥大根が腐敗したが, 肥大根の湛水時の耐性は側根とは異なると考えられる. ニンジンの湛水時における根の耐性については今後調査する必要がある.

以上から, 集中豪雨や台風などによる一時的な地下水位の上昇, 湛水を想定した場合, 3日以内に湛水を解消し, 地下水位を深さ20 cm以上に下げること, ニンジンの腐敗による収量減が回避できると考えられた.

摘 要

ポットでニンジン栽培し, 一時的に地下水位を上昇させた条件および湛水期間を変えて湿害の発生程度を比較した. 14日間地下水位を上昇させて栽培したところ, 地下水位15 cmでは肥大根の下部に肥大抑制や腐敗が認められたが, 地下水位20 cmでは肥大根の障害は認められなかった. 3日間の湛水では, 肥大根に腐敗は認められなかったが, 湛水期間が5日間以上では肥大根に腐敗が認められた.

引用文献

- 荒木陽一・剣持謙二・濱野 恵・山田 盾. 2001. 地下水位制御がハウレンソウの生育ならびに品質に及ぼす影響. 農研センター研報. 34: 1-16.
- 位田籐久太郎. 1952. 蔬菜の根の生理に関する研究(第1報) 蔬菜の根の酸素要求に就いて. 園学雑. 21: 10-16.
- 位田籐久太郎. 1953. 蔬菜の根の生理に関する研究(第3報) 茎葉の有無が根の酸素要求量に及ぼす影響について. 園学雑. 22: 24-27.
- Kawase, M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. HortScience 16: 8-12.
- 幸田浩俊. 1983. 野菜類と普通作物による低湿地帯の田畑輪換栽培に関する研究. 第1報. 地下水位と作物の生育・収量(作土層の水分吸引圧・気相率, および土壌養分の動態との関係). 茨城農試研報. 22: 24-63.
- 幸田浩俊. 1989. 野菜類と普通作物による低湿地帯の田畑輪換栽培に関する研究. 第3報. 有機物施用による作土層の気相率の増加. 茨城農試研報. 29: 83-97.
- 馬 啓林・山口武祝・中田 昇・中野貴章・田中朋之・中野淳一. 2005. ダイズ茎基部からの出液を用いた過湿による根茎機能低下の評価. 根の研究. 14: 3-8.
- 望月康秀・金田雄二. 1996. 砂地畑における地下水位の高低が5寸ニンジン‘光輝200’‘向陽2号’の生育, 形態に及ぼす影響. 静岡農試研報. 41: 63-69.
- 森 哲郎・小川和夫. 1967. 土壌の物理的要因と作物の生育に関する研究. 第1報. 土壌の空気量・硬度と作物の生育. 東海近畿農試研報. 16: 77-104.
- 中野有加・河崎 靖・鈴木克己. 2008. 湛水処理をした栄養成長期と果実肥大期のトマトにおける ^{13}C 光合成産物の分配および出液速度の変化. 園学研. 7: 209-213.
- 杉本秀樹・雨宮 昭・佐藤 亨・竹之内 篤. 1988. 水田転換畑におけるダイズの過湿障害. 第2報. 土壌の過湿処理が出液, 気孔開度ならびに無機成分の吸収に及ぼす影響. 日作紀. 57: 77-82.
- 鈴木雅人・中原正一・浅野伸幸. 1993. ネット型メロンのトンネル早熟栽培における地下水位と生育との関係. 茨城農総セ園研報. 2: 13-20.
- 寺林 敏・原田直美・伊達修一・藤目幸廣. 2008. 水耕ニンジン(*Daucus carota* L.)の根の肥大に及ぼす通気および培養液水位の影響. 園学研. 7: 439-444.