養液栽培におけるイチゴ‘麗紅’の 養水分吸収に及ぼす根温の影響

宇田川雄二¹・伊東 正²・五味 清²

¹ 千葉県農業試験場 280 千葉市

² 千葉大学園芸学部 271 松戸市

Effects of Root Temperature on the Absorption of Water and Mineral Nutrients by
Strawberry Plants ‘Reiko’ Grown Hydroponically

Yuji Udagawa¹, Tadashi Ito² and Kiyoshi Gomi²

¹Chiba Prefectural Agricultural Experiment Station, Chiba 280-02

²Faculty of Horticulture, Chiba University, Matsudo 271

Summary

This experiment was undertaken to find the effects of root temperature on apparent absorption of water and uptake of nutrients of ‘Reiko’ strawberry plants grown hydroponically. The roots were exposed to 8°, 13°, 18°, and 23°C.

1. The rate of water absorption was apparently hastened by higher root temperature at the beginning of treatment and subsequently decreased.

2. Higher nutrient uptake resulted at the beginning of the experiment by exposing roots to higher temperature. Nutrient uptake by strawberry roots exposed to 8°C gradually increased over 5 days, whereas it decreased in those exposed to 18° or 23°C.

3. After 11 days, the most rapid nutrient uptake by roots was recorded at 18°C. The uptake of P, Ca, Mg, NO₃-N, and K was suppressed in that order at lower root temperature; that of NO₃-N, Mg, Ca, K, and P was suppressed in that order at higher root temperature 11 to 31 days after experiment was started.

4. The highest inorganic nutrient accumulation by whole plants was recorded in plants whose roots were exposed to 18°C. The Ca, P, K, and Mg content per plant decreased with decreasing root temperature. The significant decreases in N and Mg contents were observed in plants whose roots were in nutrient solutions kept at 23°C rather than those roots bathed at 18°C.

緒 言

イチゴの養液栽培は、根が褐変し老化しやすく、根重が少なく、生産が不安定である。その原因の一つに根温の影響があり、高根温によって新出根の伸長速度は高くなるが、根の褐変や伸長停止も早く、根の呼吸速度は高く、葉の単位面積当たりの光合成速度は低くなり(12)、数10日～数か月後には根重が低下し、葉重が増加したという報告がある(8, 9, 11, 12)。

一方、Roberts・Kenworthy(9)は45°～75°Fの根温

の範囲で2か月処理すると、葉のカリウム(以下Kという)含有率が低根温で低下するとし、Proebsting(8)は45°～90°Fの根温の範囲で3か月処理すると、根のK含有率が高根温で低下し、リン(以下Pという)の含有率が65°F前後で最大となったと報告している。佐藤(11)は13°および23°Cの根温で試験し、クラウンのP含有率は13°Cで高く、K含有率は各器官において13°Cで高かったと報告している。Norton・Wittwer(6)は根温を55°Fから45°Fに低下すると、Pの吸収量が極端に低下したと報告している。しかし、これらの報告では、乾物重や含有率の値に2～6倍の変異があり、各無機成

分含有率に及ぼす根温の影響も一致していない。イチゴの葉身や葉柄の無機成分含有率は、開花期や着果期には急激に低下し、収穫期には比較的安定するという採取時期による差異(3)や、品種による差異があった(4)とする報告もある。しかし、前記報告の含有率等の差異が採取時期や品種の差異に起因するとするには大きすぎ、これによって根温を異にした養分吸収の特性が明らかにされたとは考えにくい。

さらに、根温が養水分吸収に及ぼす生理的機作を検討するには、根温処理の経過とともに生じる養水分吸収の推移を明らかにする必要がある。植物体の無機成分含有率ないし含有量では、処理前の含有無機成分も含めて定量してしまい、養分吸収量を直接推定することは困難であり、吸水量を明らかにすることはできない。一方、養液栽培によって、培養液の各養分の減少量や養液の減少量から養水分吸収量を直接的に算出することは容易に行える。そこで、養分吸収量を直接的に算出し、あわせて植物体の無機成分含有量を求め、その差異を明らかにする必要がある。

本研究は根温を異にした養液栽培イチゴの、処理開始から31日後までの養水分吸収の推移、ならびに植物体の無機成分含有量との関連を明らかにすることにより、根温が養水分吸収に及ぼす生理的機作を検討するとともに、異なる根温における管理上の好適培養液組成や濃度について検討した。

材料および方法

本研究は1987年から1988年まで千葉県農業試験場および千葉大学園芸学部でイチゴ品種‘麗紅’を用いて、4回の栽培試験を行った。低気温条件下の試験には、露地の平床に仮植した株をNutrient Film Technique(以下 NFT という)装置に定植した。高気温条件下の試験には露地の平床育苗した苗を抜き取り、0℃一定の冷蔵庫に貯蔵し、翌年出庫して、17℃の井戸水の流水中で6時間馴化した株を NFT 装置に定植した。

全試験とも新根が発生した定植3日後から8[°]、13[°]、

18[°]、23℃の4水準の根温の処理を開始した。根温の精度は設定温度±1℃以内であった。供試した NFT はチャンネルの長さが4 m、幅が0.28 m、勾配が1/60で、給液は2 liter/minの連続とした。培養液の組成は千葉農試イチゴ用培養液処方(NO₃-N:4.9 me/liter, P:1.3 me/liter, K:2.7 me/liter, Ca:2.2 me/liter, Mg:1.8 me/liter)で、その濃度はEC 0.8 mS/cmとした。供試株数は1区44株で、結果はその平均で示した。培養液中の無機成分の分析は、硝酸態窒素(以下 NO₃-N という)およびPはテクニコン社製トラックス800を用いて行い、K、カルシウム(以下 Ca という)およびマグネシウム(以下 Mg という)は原子吸光光度法で行った。植物体内の無機成分の分析法は、窒素(以下 N という)はケルダール法、Pはバナドモリブデン酸法、K、Ca および Mg は培養液分析法に準じた。

第1表の4回の栽培について、その期間を根温処理開始後10日間隔で、前、中、後期に分け、以下のよう

1. 前期の養水分吸収に及ぼす根温の影響

NFTの培養液量を0.5 liter/株とし、毎日培養液を交換し、その培養液量と各成分濃度からみかけの吸水量と各養分の吸収量を算出した。

2. 中、後期の養水分吸収に及ぼす根温の影響

NFTの培養液量を1.0 liter/株とし、処理開始後10、17、24日目に培養液を交換し、交換前後の培養液および31日目の残存培養液の液量と各成分濃度からみかけの吸水量と各養分の吸収量を算出した。

3. 植物体の無機成分含有量に及ぼす根温の影響

処理開始後31日目に植物体を採取して、根、クラウン、葉柄、葉身、花房の各器官に分別し、70℃で24時間通風乾燥して乾燥重を測定後、粉碎して無機成分分析に供試した。

Table 1. Testing period of ‘Reiko’ strawberries.

Season of cultivation	Harvesting of daughter plants	Trans-planting	Setting
Low temp. season	'87. 9. 12. '87. 9. 12.		'87. 11. 25. '88. 1. 12.
High temp. season ^z	'87. 10. 20. '87. 10. 20.	'87. 12. 8. '87. 12. 8.	'88. 7. 20. '88. 8. 26.

^z Plant stored at 0℃ prior to setting.

Fig. 1. Daily changes in apparent absorption of water (A) and uptake of nitrate nitrogen (B), phosphorus (C), potassium (D), calcium (E), and magnesium (F) of strawberry plants grown under condition of different root temperatures in NET for 10 days from start of treatment. ∇ — ∇ : 8°C, $\bullet$ — $\bullet$: 13°C, $\blacktriangle$ — $\blacktriangle$: 18°C, $\blacksquare$ — $\blacksquare$: 23°C.

結 果

1. 前期の養水分吸収に及ぼす根温の影響

処理開始後 10 日間のみかけの吸水量および $\text{NO}_3\text{-N}$, P, K, Ca および Mg の吸収量の推移を第 1 図に示した。高根温区はどみかけの吸水量が多く、各根温区とも処理直後が最も低くその後徐々に増加した。

各養分の吸収量は、23°C 区および 18°C 区は処理直後が高く、その後減少したのに対し、13°C 区はほとんど変化がなく、8°C 区は処理直後が低く、その後増加した。

2. 中、後期の養水分吸収に及ぼす根温の影響

処理開始後 10, 17, 24 日目からそれぞれ 7 日間のみかけの養水分吸収量および吸収濃度を測定したところいずれの期間もほぼ同様の傾向を示した。そこで、処理開始 11 日から 31 日までのみかけの平均養水分吸収量を第 2 表に示した。

18°C 区のみかけの吸水量は 23°C 区より低かったが、各養分の吸収量は最も高かった。8°C および 13°C 区のみかけの吸水量は低く、各養分の吸収量も低く、8°C 区

では、P, Ca, Mg, NO₃-N は 18℃区の 60%以下、13℃区では Ca が 18℃区の 70%, Mg, P, K は 18℃区の 90%以下であった。23℃区のみかけの吸水量は最も多かったが、養分吸収量は 18℃区の 85%以下であった。

処理開始後 11 日から 31 日までのみかけの吸収濃度を第 3 表に示した。みかけの吸収濃度は 8℃区および 13℃区で高い傾向があり、23℃区で低かった。

3. 植物体の無機成分含有量に及ぼす根温の影響

根、葉および全植物体の無機成分含有量を、第 4 表に示した。N 含有量は、葉では低根温で低かったが、根では高根温で低く、植物体全体では 23℃区のみ低かった。

P 含有量は、根では低根温ほど低かったが、葉では 13℃区と 18℃区が高く、植物体全体では 8℃区のみ低

Table 2. Effect of root temperatures on apparent water absorption and nutrient uptake of strawberry plants during the final 20 days of treatment.

Temp. (°C)	Apparent water absorption (ml·plant ⁻¹ ·day ⁻¹)	Nutrient uptake (mg·plant ⁻¹ ·day ⁻¹)				
		NO ₃ -N	P	K	Ca	Mg
8	35.6 a ^z	2.97 a	0.42 a	4.94 a	0.93 a	0.46 a
13	62.2 b	3.22 ab	0.88 b	5.55 b	1.45 b	0.69 b
18	81.3 c	4.87 c	0.97 c	6.21 c	2.10 d	0.83 c
23	94.0 d	3.64 b	0.94 c	5.33 b	1.79 c	0.62 b

^z Mean separation within column by Duncan's multiple range test, 5% level.

Table 3. Effect of root temperature on nutrient uptake per apparent water absorption of strawberry plants during the final 20 days of treatment (me·liter⁻¹).

Temp. (°C)	NO ₃ -N	P	K	Ca	Mg
8	5.95 d ^z	1.14 b	3.55 d	1.30 c	1.07 b
13	3.70 b	1.37 c	2.28 c	1.16 b	0.92 b
18	4.28 c	1.15 b	1.95 b	1.29 c	0.84 b
23	2.77 a	0.97 a	1.45 a	0.95 a	0.55 a

^z Mean separation within column by Duncan's multiple range test, 5% level.

Table 4. Effect of root temperature on inorganic nutrient content of strawberry plants after 31 days of treatment (mg·plant⁻¹).

Plant part	Temp. (°C)	N	P	K	Ca	Mg
Root	8	139.4 b ^z	17.5 a	49.4 a	23.1 a	17.9 a
	13	111.1 a	22.6 b	62.3 c	47.4 b	16.1 a
	18	106.6 a	23.9 b	56.3 b	54.7 c	16.7 a
	23	115.1 a	33.0 c	57.8 b	68.5 d	16.8 a
Leaf	8	117.9 a	16.9 a	140.9 a	44.0 a	21.5 a
	13	158.7 b	38.0 c	233.5 b	61.1 c	29.7 b
	18	159.5 b	37.6 c	234.7 b	86.6 b	35.3 c
	23	132.7 ab	28.7 b	219.4 b	57.5 b	25.4 a
Whole plant	8	303.3 ab	45.5 a	256.5 a	81.6 a	47.0 a
	13	314.3 b	71.2 b	362.7 b	123.1 b	52.8 b
	18	313.7 b	73.8 b	373.6 b	159.2 c	59.7 b
	23	294.4 a	73.4 b	355.2 b	151.1 bc	48.7 a

^z Mean separation within column by Duncan's multiple range test, 5% level.

かった。

K含有量は、根では13℃区が高く、葉では8℃区のみ低く、植物体全体では8℃区のみ低かった。

Ca含有量は、根では低根温ほど低く、葉では18℃区が最も高く、植物体全体では18℃区が最も高く、8℃区が最も低かった。

Mg含有量は、根では差がなかったが、葉では18℃区が最も高く、植物体全体では13°と18℃区が高く、8°と23℃区が低かった。

無機成分含有量に対する処理期間中の養分吸収割合は、第5表に示したように、Kについては一定の傾向がなかったが、N、P、Ca、Mgは低根温ほど低かった。

4. 処理後の期間を異にした根温と養水分吸収量

第1図および第1表から、根温によるみかけの水分および各養分吸収量は、処理開始後5日ほどで、ほぼ急激な変動がなくなったと考えられ、さらに、処理開

始後11日以後は安定したと考えられた。そこで、処理開始後の時期を1～5日、6～10日および11～31日の3時期に分け、根温と水分および各養分吸収量との関係を回帰分析した結果を第6表に示す。

処理開始後1～5日、6～10日の根温を説明変数(x)、みかけの吸収量を従属変数(Y)とすると、回帰式は $Y = -12.2 + 4.28x$ 、 $Y = 3.6 + 4.02x$ の1次式が得られ、1℃で約4 ml/株/日のみかけの吸収量が増加した。処理11～31日後の根温とみかけの吸収量とは負の2次式が得られ、29.5℃でみかけの最大吸収量となった。

処理開始後1～5日の根温と各養分吸収量とには、いずれも正の1次式が得られた。

処理開始後6～10日の根温と各養分の吸収量とにはいずれも負の2次式が得られ、処理11～31日後の根温と各養分の吸収量とにも負の2次式が得られた。

Table 5. Effect of root temperatures on the uptaken nutrient volume during treatment per inorganic nutrient content in whole plants expressed as percentage (%).

Temp. (°C)	N	P	K	Ca	Mg
8	27.1 a	25.9 a ²	56.4 d	32.0 a	28.4 a
13	33.5 b	37.9 b	47.1 b	38.5 b	42.6 b
18	40.1 c	46.9 c	50.6 c	44.6 c	46.3 c
23	43.4 d	53.1 d	42.2 a	47.7 d	51.1 d

² Mean separation within column by Duncan's multiple range test, 5% level.

Table 6. Regression analysis of root temperature and apparent water absorption and nutrient uptake by strawberry plants during three developmental period.

Item	Water	NO ₃ -N	P	K	Ca	Mg	
1～5 days treatment	Regression equation ^z Max. root temperature ^y Max. absorption volume ^x	L***	L**	L**	L**	L**	L**
6～10 days treatment	Regression equation ^z Max. root temperature ^y Max. absorption volume ^x	L**	Q** 19.9 4.58	Q** 21.3 1.11	Q*** 17.0 6.13	Q** 20.8 1.99	Q** 18.3 0.88
11～31 days treatment	Regression equation ^z Max. root temperature ^y Max. absorption volume ^x	Q*** 29.5 99.8	Q** 18.0 4.23	Q** 18.9 1.01	Q*** 16.7 6.00	Q Q** 19.4 1.95	Q** 16.9 0.80

^z Word of 'L' or 'Q' shows the linear equation or the quadratic equation by regression analysis respectively. Sign of '-' or '.' shows positive equation or negative one, respectively. ** or *** indicates significant at $P \leq 1\%$ or $P \leq 0.1\%$ level, respectively.

^y It showed root temperature that obtained the maximum uptake of nutrient with quadratic equation. Unit is °C.

^x It showed uptake of nutrient that obtained the maximum with quadratic equation. Unit is ml-plant⁻¹·day⁻¹ in apparent absorption of water or mg-plant⁻¹·day⁻¹ in uptake of nutrients.

考 察

みかけの水分吸収に及ぼす根温の影響：Gray (2)は高根温によって蒸散速度が高くなったと報告した。また、宇田川ら(12)は高根温で吸水量および蒸散速度が高くなったと報告した。本実験でも高根温ほどみかけの吸水量が高かった。なお、処理開始11~31日後の吸水量は23℃区の高根温において低下したが、これは高根温における根量の減少(12)が原因と考えられた。

根温処理に伴う養水分吸収の推移：根温処理直後はみかけの吸水量および各養分吸収量とも、高根温ほど高かったが、処理日数を経るとともに高根温区のそれが低下し、最大吸収量を示す温度は低下した。それとともに、最大吸収量も低下した。これらから、イチゴの養水分吸収の機構は根温処理日数にともなって変化するものと考えられた。

山崎ら(14)は、作物ごとに固有の選択的養分吸収があることを認め、実用的な培養液管理のためのみかけの吸収濃度を明らかにした。本試験では、根温処理開始11日以降1週間ごとの3期間には、根温によるみかけの養分吸収濃度には差があったが、測定時期による差はなかった。このことは、処理開始11日以降においては、根温に順応した生育が進行する段階に達したことを示すものと考えられた。この段階からの養水分の吸収は、根温による選択的な養分吸収が行われ、みかけの養分吸収濃度が根温によって異なることが明らかとなったものと考えられる。また、高根温ほど各養分の吸収濃度が低かったことから実用的な培養液管理において高根温ほど低濃度の培養液管理をすることが望ましいことが示唆された。

養分吸収量と植物体の無機成分量との差異：体内無機成分量に対する根温処理期間の吸収量の割合は、低根温ほど低かった。これは、低根温による養分吸収量の減少割合が体内の無機成分量に直接的に反映されなかったことによるものと考えられた。この原因は、供試したイチゴ苗の根量、クラウン径、葉数、葉柄長、葉色、各器官の重量および無機成分含有量には4回の栽培試験で各々差異があったが、各栽培の苗としては正常な生育をしているものであった。そのための必要な養分が既に根温処理前に蓄積されていて、無機成分量はその成分まで含めた値となったことやNにはアンモニア態窒素(以下 $\text{NH}_4\text{-N}$ という)で吸収される分まで含まれることにもよる。そのため、無機成分含有量を用いて吸収量を推定すると、低根温による吸収抑制を過少評価することになると考えられた。

なお、Ganmore-Neumann・Kafkafi(1)はイチゴの $\text{NO}_3\text{-N}$ と $\text{NH}_4\text{-N}$ の吸収割合が培養液温によって影響されたと報告している。また、Sasakawa・Yamamoto(10)は水稻を用いて、低根温では $\text{NO}_3\text{-N}$ に比べて $\text{NH}_4\text{-N}$ の吸収量が高いと報告した。本試験においても $\text{NO}_3\text{-N}$ の吸収が低根温によって抑制されているにもかかわらずN成分含有量は低下しなかった。これは、培養液中の $\text{NH}_4\text{-N}$ の成分量は少ないが、低根温における $\text{NH}_4\text{-N}$ の吸収が $\text{NO}_3\text{-N}$ の吸収に対して相対的に増加したことによるものではないかと考えられた。

根温が養分吸収量に及ぼす作用機作：Proebsting(8)は植物体全体の無機成分含有量が、N、P、Kとも75°Fで最大となり、その前後の根温では低かったと報告した。本試験結果では、植物体全体の無機成分含有量は、成分によって異なるが、18℃区が最も高く、その前後の根温では低かった。しかし、結果を割愛したが、器官別の無機成分含有率には根温による一定の傾向はなく、Proebsting(8)の結果と同様に、乾物重の差異が無機成分含有量の差異として現れた。Roberts・Kenworthy(9)は、低根温での生長の減少が、養分吸収の減少によるとするには疑問があると報告し、Valle・Harmon(13)はダイコンの養分吸収量は生長量に影響されたと報告した。本試験からも、無機成分含有率に一定の傾向がなく、乾物重の最も高い18℃区の無機成分含有量が高かったことから、根温による生育の差異が養分吸収の差異によって生じたとは考えられなかった。少なくとも、無機成分含有率や含有量および中期以降の養分吸収量の差異は、根温を異にした生育量の差異の結果として生じたと考えられた。

しかし、処理開始直後の養分吸収量は高根温ほど高かった。これは高根温によって根の代謝や呼吸が活性化され、養分吸収容量が増加し(7)、硝酸還元酵素活性が高くなり(5)、根の呼吸速度が高くなり(12)、吸収エネルギーを得易いことと、養分要求量が増加したことによると考えられた。処理開始直後の養分吸収は根温の直接的な影響を受けた結果であり、その後数日間の養分吸収量の推移は、根温の直接的な影響による養分吸収から根温に対応した生育差異による養分吸収量に移行する過渡的な養分吸収の姿であると考えられた。

根温を異にするイチゴの養分吸収は、処理直後の短期間のみ根温の直接的な影響を受けるが、その後は水分吸収量を異にした生育の差異の結果生じる養分要求量の差異によると考えられた。

摘 要

8°~23℃の4水準の根温による養液栽培イチゴ‘麗紅’について、その経日的な養水分吸収の推移と器官別の無機成分含有量に及ぼす影響を検討した。

1. みかけの吸水量は、処理直後には高根温ほど多く、その後、高根温ほど増加が低下した。

2. 各養分の吸収量は、根温処理直後には高根温ほど多かった。8℃区の養分吸収量は、その後5日間に徐々に増加したのに対し、23°および18℃区は減少した。

3. 処理11日以降は、全養分とも18℃区で最も吸収量が高かった。低根温によってPの吸収が最も抑制され、次いでCa, Mg, NO₃-N, Kの順で吸収が抑制され、高根温によってNO₃-Nの吸収が最も抑制され、次いでMg, Ca, K, Pの順で吸収が抑制された。

4. 植物体の無機成分含有量は18℃で最も高く、低根温によってCa, P, K, Mgの含有量が低かった。23℃区ではNおよびMgの含有量が18℃区に比べて低かった。

謝 辞 本研究の実施に当たり有益な助言を頂いた千葉農試青木宏史室長に記して感謝の意を表する。

引用文献

1. Ganmore-Neumann, R. and U. Kafkafi. 1983. The effect of root temperature and NO₃⁻/NH₄⁺ ratio on strawberry plants. I. Growth, flowering, and root development. *Agronomy J.* 75 : 941-947.
2. Gray, G. F. 1941. Transpiration in strawberries as affected by root temperature. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 39 : 269-273.
3. John, M. K., H. A. Daubeney and F. D. McElroy. 1975. Influence of sampling time on elemental composition of strawberry leaves and petioles. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 100 : 513-517.
4. John, M. K., H. A. Daubeney, F. D. McElroy and M. Garland. 1976. Genotypic influence on elemental composition of strawberry tissues. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 101 : 438-441.
5. Layzell, D. B., P. Rochman and D. T. Canvin. 1984. Low root temperatures and nitrogenase activity in soybean. *Can. J. Bot.* 62 : 965-971.
6. Norton, R. A. and S. H. Wittwer. 1963. Foliar and root absorption and distribution of phosphorus and calcium in the strawberry. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 82 : 277-286.
7. Phillips, R. L. and M. J. Bukovac. 1967. Influence of root temperature on absorption of foliar applied radiophosphorus and radiocalcium. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 90 : 555-560.
8. Proebsting, E. L. 1957. The effect of soil temperature on the mineral nutrition of the strawberry. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 69 : 278-281.
9. Roberts, A. N. and A. L. Kenworthy. 1956. Growth and composition of the strawberry plant in relation to root temperature and intensity of nutrition. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 68 : 157-168.
10. Sasakawa, H. and Y. Yamamoto. 1978. Comparison of the uptake of nitrate and ammonium by rice seedling. *Plant Physiol.* 62 : 665-669.
11. 佐藤紀男. 1972. 促成イチゴの温度管理に関する研究. 第2報. 夜間の気・地温の組合せが促成イチゴの生育, 収量および養分吸収に及ぼす影響. 神奈川園試報. 20 : 50-57.
12. 宇田川雄二・伊東 正・五味 清. 1989. 養液栽培におけるイチゴ‘麗紅’の生理生態特性に及ぼす根圏温度の影響. 園学雑. 58 : 627-633.
13. Valle, C. G. and S. A. Harmon. 1968. Turnip growth and mineral composition as influenced by soil temperature and two fertility levels. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 92 : 578-582.
14. 山崎肯哉・鈴木芳夫・篠原 温. 1976. そ菜の養液栽培(水耕)に関する研究, 特に培養液管理とみかけの吸収濃度(n/w)に就いて. 東教大農紀要. 22 : 53-100.