

メロン果実の貯蔵に関する研究第2報

誌名	園藝學會雜誌
ISSN	00137626
著者	北村, 利夫 梅本, 俊成 岩田, 隆 赤沢, 経也
巻/号	44巻2号
掲載ページ	p. 197-203
発行年月	1975年9月

メロン果実の貯蔵に関する研究(第2報)

追熟中における呼吸量およびエチレン生成量の変化と品種間差異

北村利夫・梅本俊成*・岩田 隆・赤沢経也

(山形大学農学部)

Studies on the storage of melon fruits

II. Changes of respiration and ethylene production during ripening with reference to cultivars.

Toshio KITAMURA, Toshinari UMEMOTO, Takashi IWATA,
and Tsuneya AKAZAWA

Faculty of Agriculture, Yamagata University, Tsuruoka, Yamagata

Summary

The changes of respiration rate and ethylene production of melon fruits in the course of ripening after harvest were investigated with reference to cultivars and harvest maturity. Four cultivars of melon fruits of Raifu, Prince, Elizabeth, and Honey King were harvested at different stages of maturity and stored at 20°C.

1. All of the Raifu melons harvested at three different ages of 28, 32, and 34 days after anthesis showed a typical climacteric pattern of respiration. Ethylene production changed in parallel with respiration rate during the course of the climacteric, and the time of the peaks of both coincided, however, a little but definite increase of ethylene production was detected prior to the onset of respiration rise. The older the age at harvest time became, the sooner the peaks of ethylene and respiration appeared, and the greater the magnitude of ethylene peak became.

2. Prince melon did not show the typical and complete climacteric pattern of respiration, but there was a rise of ethylene production without corresponding rise of respiration. The early-harvested fruits, 21 days after anthesis, showed a climacteric-like rise of respiration, but the time of the increase did not coincide with that of ethylene production. The fruits harvested 24 days after anthesis showed a trend of gradual decrease of respiration, but did a rise of ethylene production shortly after harvest.

3. Elizabeth melons showed a similar change to those of Prince melons, that is, while respiration rate decreased gradually throughout the experimental period, ethylene production exhibited a peak 3—4 days after harvest.

4. In Honey King melons, the respiratory pattern was a monotonous drift downwards. Ethylene production in the fruits harvested 40 days after artificial pollination was slightly detected only when the fruits reached to a senescent stage, and that in the fruits harvested 55 days after pollination occurred at a very low level through approximately 10 days after harvest, and did not at progressive stage of over-ripe. Abnormally softened fruit called as "fermented fruits" showed a rise of respiration rate with a corresponding rise of ethylene production and tissue breakdown.

5. It is supposed that the striking difference among cultivars in the respiratory pattern of harvested fruits would relate to the ripening characteristics and the storage life of these fruits. Prince, Elizabeth, and Honey King melons have a comparatively

1974年12月19日受理

* 山形県園芸試験場砂丘分場

good shelf life and they attain ripening gradually without an appreciable respiratory peak, while in Raifu melon having poor shelf life ripening occurs rapidly with a climacteric rise of respiration.

緒言

メロン果実の貯蔵性は品種によつて大変異なる。たとえば冬メロンでは数か月も日持ちするといわれているが、露地用ネットメロンでは収穫後短時間のうちに果肉の軟化崩壊、発酵などの老化現象が起り、適食期間の短い品種が多い。

前報(3)で、比較的日持ちのよい温室メロン‘アールス・フェボリット’と日持ちの劣る露地用ネットメロン‘ライフ’の2品種について採取後の呼吸量、エチレン生成量および揮発性成分生成量を調べたところ、両品種の間でそれらの変化のパターンに相違のあることが認められ、メロン果実の品種間の貯蔵性を左右する内的要因の存在を示唆するように思われた。本報では4品種のメロンを用いて採取後における上述の変化のパターンを採取時の熟度と関連させて調査し、品種間における貯蔵性の違いとの関係を考察した。

材料と方法

実験に供したメロン果実は‘ライフ’、‘プリンス’、‘エリザベス’および‘ハニーキング’の4品種である。実験は主に1973年に行なつたが、‘プリンス’の一部と‘エリザベス’は1974年に行なつた。

‘ライフ’は山形大学付属農場で露地栽培されたもので、開花28日後(7月15日)、32日後と34日後に採取した。‘プリンス’は山形県園芸試験場砂丘分場で露地栽培され、1973年には開花21日後(7月6日)、24日後と28日後に採取し、1974年には開花24日後(7月5日)と29日後に採取した。‘エリザベス’は‘ライフ’と同じ場所で露地栽培され、開花27日後(7月5日)と29日後に採取した。‘ハニーキング’は鶴岡市近郊の農家のビニールハウスで栽培され、交配40日後(9月17日)と55日後に採取した。採取した果実は直ちに20°Cの定温室に入れ、個別別に呼吸量およびエチレン生成量を測定した。呼吸量の測定は果実をデシケーター内に4~6時間密封し、その間に排出された炭酸ガスを同封したアルカリ溶液に吸収させ標準酸の滴定値より算出した。エチレンは呼吸量の測定と同様に密封したデシケーター内のhead spaceガスを注射器で採取し、FIDガスクロマトグラフィーにより測定した。

実験結果

(1) ‘ライフ’

呼吸量およびエチレン生成量の変化 開花後

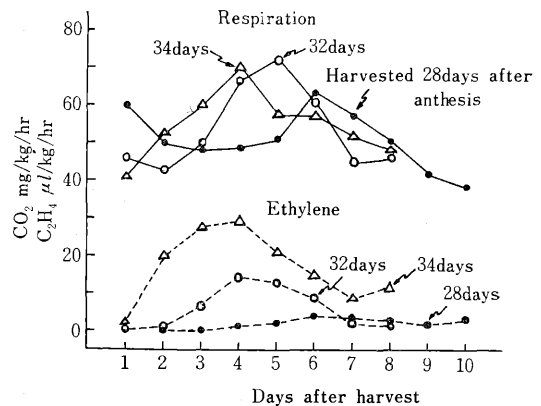


Fig. 1. Respiration and ethylene production of ‘Raifu’ melons harvested at different ages and held to ripen at 20°C. Each curve represents the average of 4 individually determined fruits.

28日、32日および34日に果実をそれぞれ採取し、20°Cで呼吸量およびエチレン生成量の変化を調べた結果を第1図に示す。三つの時期に採取した果実のいずれにも呼吸のピークが見られたが、採取時期の違い、すなわち熟度の進んだ果実ほど採取後短期間にピークに達した。ピークに達するまでの日数は開花後28日採取の果実で6日、32日採取の果実で5日、34日採取の果実で4日であつた。エチレン生成は呼吸の増大に先行して微量ながら明らかとなり、呼吸の増大に伴いその生成量は急増し、両者同時期にピークに達しその後減少した。エチレン生成の最大値は開花後28日採取の果実で3.5 μl/kg/hr、34日のもので29.2 μl/kg/hrと採取時の熟度の進んだ果実ほど非常に高まつた。

果皮色の変化と果実の軟化 採取当初の果皮色は、開花後28日採取の果実では全面緑色、32日のものでは果面の2/3が緑色消失して灰白色に、34日のものでは緑色がほとんど消失して果面全体が灰白色であつた。採取後の果皮色の変化をみると、呼吸の急上昇の頃に花こん部より黄色化が始まり、その2~3日後には果面全体が黄色となつた。この変化は各時期に採取した果実に共通してみられた。果実の軟化は着色が完了した頃より始まり、早い時期に採取した果実ほど軟化の進み方は急速であつた。

(2) ‘プリンス’

呼吸量およびエチレン生成量の変化 1973年

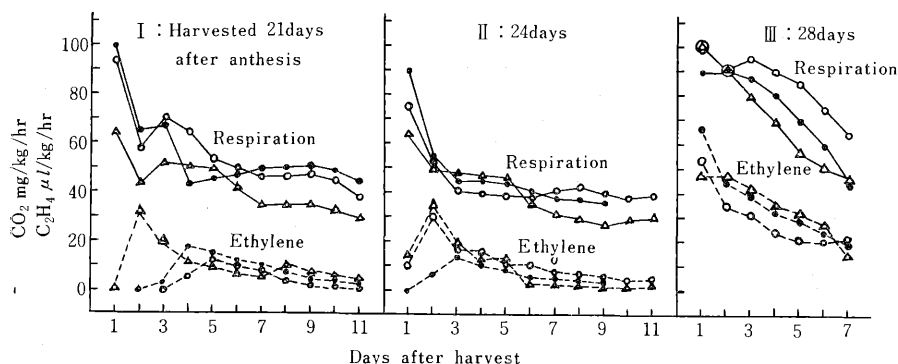


Fig. 2. Respiration and ethylene production of individual 'Prince' melons harvested at different ages and held to ripen at 20°C (1973).

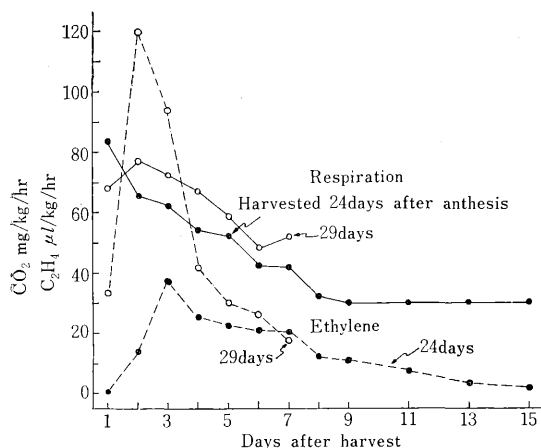


Fig. 3. Respiration and ethylene production of 'Prince' melons harvested at different ages and held to ripen at 20°C. Each curve represents the average of 4 individually determined fruits (1974)

と翌'74年の2か年にわたって採取後の呼吸量およびエチレン生成量の変化を調べた。第2図に'73年の結果を示す。それによると開花後21日採取の果実(I)の呼吸量の変化は全体として減少の傾向にあつたが、採取後3~4日に多少の増大がみられた。エチレン生成はこの呼吸の増大時期の前あるいは後にピークを示し、呼吸とエチレン生成の増大の時期は両者一致しなかつた。24日の果実(II)では、呼吸は終始減少しピークはみられなかつたが、エチレン生成は採取後2日にピークを示した。28日の果実(III)では、エチレン生成量は採取後1日が最も多く、その後急速に減少した。呼吸も採取後単調に減少した。次に'74年の結果を第3図に示す。開花後24日採取の果実の呼吸は採取後8日まで減少し、その後はほぼ一定の値で推移した。エチレン生成は採取後3日にピークに達しその後漸減した。29日の果実の呼吸は採取後2日に少し増大したが、その後減少した。エチレン

生成は採取後1日にすでに高い値を示し、2日に急上昇してピークに達しその後急速に減少した。

果皮色の変化と果実の軟化 'プリンス'は成熟期に入ると果皮の緑色が次第に薄くなり、熟期に達すると灰白色となる。1973年の開花後21日の果皮色はまだ緑色が薄く残っており、24日および28日の果皮はほとんど灰白色であつた。'74年の開花後24日の果皮色は緑色が薄く残っており、29日の果皮は灰白色であつた。これら兩年の果実の採取後の果皮色の変化はすべて認められず、採取当初の薄い緑色あるいは灰白色を維持した。果実の軟化は1973年では開花後28日採取の果実、'74年では29日のもので採取後6~7日に起つた。21日および24日の果実は測定期間中軟化しなかつた。

(3) 'エリザベス'

呼吸量およびエチレン生成量の変化 開花後27日と32日に果実をそれぞれ採取し、20°Cで呼吸量およびエチレン生成量の変化を調べた結果を第4図に示す。開花後27日に採取の果実の呼吸は採取後9日まで漸減しその後はほぼ一定の値で推移した。エチレン生成

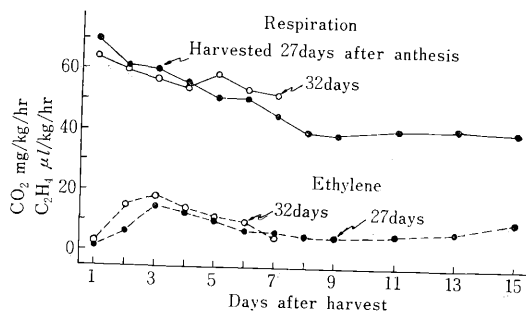


Fig. 4. Respiration and ethylene production of 'Elizabeth' melons harvested at different ages and held to ripen at 20°C. Each curve represents the average of 4 individually determined fruits.

は採取後3日にピークに達しその後減少し、9日以降はやや漸増の傾向であつた。開花後32日に採取の果実の呼吸はゆるやかに減少した。エチレン生成は3日にピークに達しその後漸減した。

果皮色の变化と果実の軟化 採取当初の果皮色は、開花後27日に採取の果実では果面の1/3~1/2が黄化し残りは緑色であつた。32日のものは果面の2/3~3/4が黄化していた。採取後の果皮色の变化をみると、開花後27日に採取の果実はエチレン生成のピーク時より2日後に、32日のものはエチレン生成のピーク時に果面全体にわたり黄色となつた。果実の軟化は、開花27日に採取の果実では採取後12日頃より花こん部から起つた。32日のものは採取後6日に果面全体にわたり軟化し始めた。

(4) 'ハニーキング'

呼吸量およびエチレン生成量の変化 交配後40日および55日に採取した果実について個体別に20°Cで呼吸量およびエチレン生成量の変化を測定した。前者の結果を第5図-Iに示す。AおよびB個体の採取後の呼吸はともに多少の増減はあるが、4週間位まで減少の傾向をたどり、その後漸増した。エチレン生成は、両者とも採取後21日に微量ながら明らかとなり、その後もしばらく低いレベルにあつたが、呼吸の増大とともにやや漸増した。CおよびD個体の呼吸はともに採取後

いつたん減少したが、5~6日より増大し始め、13日に小さなピークを示し、その後再び漸減の傾向にあつた。微量のエチレン生成がC個体では採取翌日に、D個体では3日にみられ、呼吸の上昇より少し先行して両者とも増大し始め、9日に小さなピークを形成した後漸減し、19日以後に両者とも再び漸増した。E個体の呼吸は上述の4個体と異なり明らかなピークを示した。エチレン生成は採取の翌日に微量みられ、呼吸が一定値を維持している期間はずかきに漸増し、呼吸の急上昇にともない急増した。交配後55日に採取した果実では(第5図-II)、F・G・H個体の呼吸は同じ傾向にあり、採取後漸次減少した。エチレン生成は、F個体で採取後3日より13日まで、G・H個体で採取の翌日より15日までの期間中微量みられたが、その後検出されなくなつた。I個体では呼吸のピークがみられたが、エチレン生成は終始微量で、呼吸のピーク時にも増大しなかつた。

果皮色の变化と果実の軟化 交配後40日の果実の採取当初の果皮は緑色で、採取後の変化はA~E個体すべて認められなかつた。E個体は'ライフ'でみられるような呼吸およびエチレン生成のピークを示したが、果皮の色は黄化しなかつた。交配後55日の果実の採取当初の果皮は灰緑色であつた。採取後の変化は、呼吸のピークを示さなかつたF・G・H個体ではみられなかつたが、呼吸のピークを示したI個体ではピーク時に黄化した。果実の軟化は、交配後40日に採取の果実では採取後20日頃エチレン生成の増大とともに起こつた。交配後55日に採取の果実では採取後2週間頃より軟化し始めた。呼吸のピークを示したEおよびI個体では呼吸の増大とともに軟化した。

考察

同一種類の果実そ菜においても品種間で貯蔵性の異なることが少なくない。一方、収穫後の品質変化に呼吸作用が密接に関係することもよくみられることで、Smith(8)はリンゴ23品種について果実の呼吸量などを調べた結果、貯蔵性の高い品種は貯蔵性の低い品種に比べて呼吸量が少なく、単位重量当りの細胞数も少ないとしている。しかし呼吸量の多少を比較する場合、climacteric riseを有する果実では、呼吸変動のいかなるphase時の呼吸量をとるかによつて結果は大変異なる(5)から、条件設定のむずかしさを考慮しなければならない。前報(3)において、メロン果実の品種間の貯蔵性を左右する内的要因として呼吸量を取り上げる場合、まず品種ごとに収穫後の呼吸変動のパターンを把握する必要があることを述べた。Biale(1)はメロンをnon-cl-

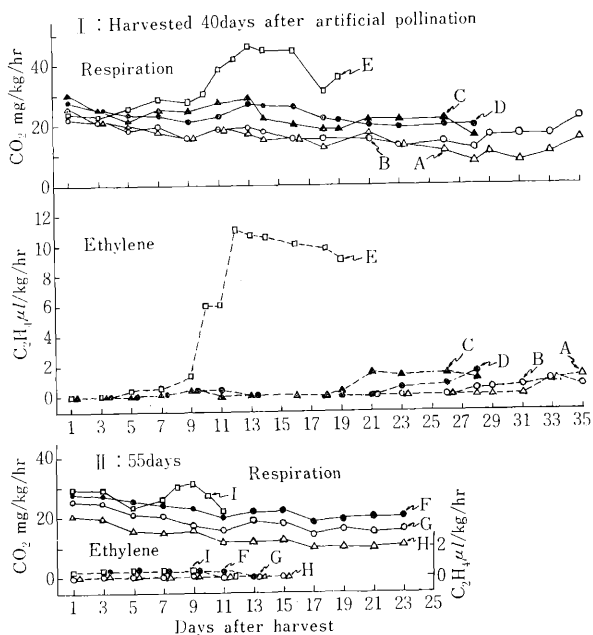


Fig. 5. Respiration and ethylene production of individual 'Honey King' melons harvested at different ages and held to ripen at 20°C. A~I: individual fruits.

imacteric 型のグループに入れたが、その後 Lyonsら(4)はキャンタローブ種について、Pratt と Geoschlら(7)は冬メロン種の‘ハネー・デュー’について調べ、メロン果実は呼吸の climacteric rise を有すると報告している。‘ライフ’は‘ロッキーホード青肉T号’(キャンタローブ種)と‘パール’(アールス・フェボリット×ブリティッシュクィーン)との交配から育成された品種であるが、本実験でも前報(3)と同様に典型的な呼吸の climacteric を示した。エチレン生成も呼吸量と平行して増大し同時期にピークを形成した。採取時の熟度との関係を見ると、採取時の熟度の進んだ果実ほど呼吸のピークに達するまでの期間は短くなり、エチレン生成のピーク時の値は大変高まった。

‘プリンス’は‘ニューメロン’(マクワウリ品種)と南欧の露地栽培用メロン品種との一代雑種といわれている。採取後の呼吸量の変化は1973年、'74年ともほぼ同じ傾向を示した。'73年の結果をみると、3段階の収穫熟度の果実とも呼吸は採取後ほぼ減少の傾向にあり明らかなピークを示さなかつた。ただし早期(開花後21日)採取の果実には多少の呼吸量の増大がみられたが、その時期はエチレン生成の時期と一致せず、典型的な climacteric rise 果でみられるものと異なつた。一方エチレン生成は開花後21日および24日に採取の果実とも明らかなピークを示し、後者のピークは前者より採取後早く現われ、そのピーク値も高く、‘ライフ’でみられるのと同じ傾向を示した。1974年の結果でも早期(開花後24日)採取の果実の呼吸は採取後単調に減少する一方エチレン生成は3日に明らかなピークを形成した。開花後29日に採取の果実の呼吸は2日後に少し増大し、エチレン生成も同時にピークを形成して climacteric 果に相応した動きをみせているが、エチレンが急増するのに対して呼吸量の変化はあまり明らかなものではなかつた。以上のように‘プリンス’の採取後の呼吸量の変化は典型的な climacteric 果とは異なり、またエチレン生成の増大のみみられない non-climacteric 果とも異なつた。岩田ら(2)は果実収穫後の成熟に伴う呼吸変動を従来の漸減型(non-climacteric 型)および一時上昇型(climacteric 型)の2種類の型の外に末期上昇型を新たに加え、この型に属するものとしてカキ・イチゴ・モモをあげている。著者の一人北村がモモの収穫後の呼吸量およびエチレン生成量の変化を調べた結果は、本実験の‘プリンス’ならびに後述する‘エリザベス’のそれらとよく似たパターンを示し、エチレンの動行をあわせ考えると、やはり従来の二群に律しきれないものがあると思われる。

‘エリザベス’は‘パール’を片親にして育成された‘芳潤’とマクワウリとの交配から得られたもので、‘プリンス’とともにマクワウリ型露地メロン品種である。‘エリザベス’の採取後の呼吸量およびエチレン生成量の変化は‘プリンス’とはほぼ同じ傾向を示した。すなわち呼吸は採取後単調に減少したが、エチレン生成は採取後3~4日にピークを形成した。

‘ハニーキング’は‘アールス・フェボリット’種の夏系16号であるが、採取後の呼吸量の変化をみると、ほぼ漸減するものが多く、一部に climacteric 様のピークを示すものがあった。増井ら(6)は‘アールス・フェボリット’種の丸豊53号の呼吸量と貯蔵中に生ずる軟化現象、俗に言う発酵果との関係を調べ、健全果の呼吸は採取後漸減するが発酵果では climacteric 様のピークを示すと報告している。本実験の‘ハニーキング’でも明確なピークの現われたEとI果実は採取後まもなく呼吸の上昇が起り、果実は軟化し始め、呼吸のピーク後には崩壊が起り異臭をはなつた。このような症状はおそらく発酵果と思われる。しかしこれら発酵果でみられる呼吸の上昇は climacteric rise とは異なるものと考えられる。すなわちE果では呼吸と平行して増大したエチレン生成はピークに達した後も顕著に減少しなかつた。このようなことは健全果A・Bにおいてもみられるところの組織の老化に伴う現象とみなされる。I果ではエチレン生成は終始微量で、呼吸の増大に伴うエチレン生成の増大は起こらず、呼吸とエチレンが平行して増減する climacteric 果と様相を異にした。なお、C・D果もエチレン生成のわずかな増大の後に呼吸の増大がみられたが、そのピークは小さく明確でなかつた。採取後は漸減の呼吸変動を示したF~H果にも非常に微量のエチレン生成が採取後10日前後にわたつてみられたが、果実の軟化が進み食用不適となる頃に検出されなくなつた。以上のように‘ハニーキング’では、正常な場合は採取後呼吸は漸減の傾向にあり、non-climacteric 型の呼吸変動を示すものと思われた。

前報(3)で、採取後の呼吸量およびエチレン生成量の変化のパターンが‘ライフ’と‘アールス・フェボリット’で異なり、そのことと両品種の貯蔵性の相違との間に関連性があると推察した。しかし果実の貯蔵性は採取時の熟度に大きく影響され、一般に完熟したものは美味であるが直ちに過熟状態となり貯蔵性に乏しい。本実験に用いた4品種について採取時の熟度と貯蔵性との関係を見ると、‘ライフ’では呼吸のピーク時からその後の1~2日が適食期間に当り、採取時の熟度の進んでいる果実ほど呼吸のピークは早く現われるので、採取後の日持

ちは開花後 28 日に採取の果実で 7 日, 32 日のもので 6 日, 34 日のもので 5 日と短くなる。ほぼ完熟状態, すなわち呼吸のピーク時付近で採取した果実は 1~2 日で軟熟崩壊してしまう。'プリンス' では, 未熟な状態で採取した (1973 年は開花後 21 日と 24 日, '74 年は開花後 24 日) 果実は 2 週間後にも軟熟せず日持ちしたが, 'プリンス' 本来の風味は乏しかった。ほぼ完熟状態で採取した (1973 年は開花後 28 日, '74 年は開花後 29 日) 果実は 5~6 日間の日持ちであった。'エリザベス' も 'プリンス' とほぼ同程度の日持ちで, 未熟な状態で採取した (開花後 27 日) 果実で 10 日間, ほぼ完熟状態で採取した (開花後 32 日) もので 6 日間であった。

'ハニーキング' では, 交配後 40 日に採取した果実は 3 週間ほど日持ちしたが, 味は非常に淡白で, 香りも乏しく少し青くさかった。交配後 55 日のものは 10 日前後日持ちした。以上のように 'ライフ' は 'プリンス' 'エリザベス' および 'ハニーキング' に比べ貯蔵性が劣り, また採取後の成熟現象の進展が他の 3 品種と大変異なつた。すなわち 'ライフ' は呼吸の climacteric と同時に果肉の軟化, 香りの発生, 果皮色の変化などの成熟現象が一斉に起こり, 1~2 日で完熟に達した。果肉の軟化はその後急速に進行し軟熟崩壊状態となり, 呼吸のピークの 3~4 日後には食用不適な状態となつた。一方 'プリンス' 'エリザベス' および 'ハニーキング' では追熟は徐々に進行し, その間呼吸の上昇はみられず, 1 週間前後適食期間を持続した。その後果実の軟化が徐々に起こり, その程度が強くなると発酵臭が感じられた。

以上のことからメロン果実には, 'プリンス', 'エリザベス' および 'ハニーキング' のように呼吸が上昇することなく追熟を完了する品種と, 'ライフ' のように呼吸の上昇とともに追熟する品種とがあり, 前者は後者より貯蔵性において優れていると考えられる。

摘 要

前報で, メロン品種 'ライフ' と 'アールス・フェボリット' について採取後の呼吸量およびエチレン生成量の変化のパターンに相違のあることを明らかにし, このことと両品種の貯蔵性の違いとの関係について述べた。

本報はさらに, 'ライフ' 'プリンス' 'エリザベス' および 'ハニーキング' の 4 品種を用い, いくつかの成熟段階で採取し, 前報と同様に 20°C 下で上記の関係を調査したものである。

1. 'ライフ' は典型的な呼吸の climacteric を示した。エチレン生成は climacteric onset に先行して微量ながら明らかとなり, 呼吸の増大に伴いその生成量は急増し, 両者同時期にピークを形成した。採取時の熟度の

進んでいる果実ほど両者のピークに達するまでの期間は短くなり, エチレン生成のピーク時の値は大変高まつた。

2. 'プリンス' の呼吸量およびエチレン生成量の変化は 'ライフ' のような典型的な climacteric 果でみられるものと様相を異にした。すなわち開花後 21 日に採取の果実では呼吸の増大は認められるが, その増大の時期とエチレン生成の増大の時期とが必ずしも一致しなかつた。開花後 24 日に採取の果実では, 呼吸は終始漸減の傾向にあつたが, エチレン生成は採取後 3~4 日にピークを示した。採取時の熟度の進んでいる果実ほどエチレン生成のピーク時の値は大変高まつた。

3. 'エリザベス' の呼吸量は一般に採取後単調に減少したが, エチレン生成は 3~4 日後にピークを形成した。

4. 'ハニーキング' の呼吸量の変化は漸減の傾向を示し, non-climacteric 果でみられるような様相であつた。エチレン生成は, 交配後 40 日に採取の果実では老化にともなつて微量みられ, 交配後 55 日に採取の果実では採取後 10 日前後にわたつてごく微量みられたが, 軟化の進展とともに検出されなくなつた。俗に発酵果と称する果実では果実の軟化をともなう呼吸およびエチレン生成の増大がみられたが, この呼吸の増大は真の climacteric rise とは異なるようである。

5. メロン果実は品種間で採取後の呼吸量の変化のパターンに顕著な相違があり, そのことと品種間における成熟現象および貯蔵性の相違との間に関連性がみられる。すなわち, 比較的日持ちのよい 'プリンス' 'エリザベス' および 'ハニーキング' では, 採取後呼吸が増大することなく追熟を完了するが, 日持ちの悪い 'ライフ' では呼吸の増大とともに追熟する。

引用文献

1. BIALE, J. B. 1957. How universal is the occurrence of the climacteric? *Plant Physiol.* 32 (Suppl.): XIV.
2. 岩田 隆・大亦郁子・緒方邦安. 1969. 果実の収穫後における成熟現象と呼吸型の関係 (第 2 報). 収穫果実の呼吸型とその分類. *園学雑.* 38: 279—286.
3. 北村利夫. 1974. メロン果実の貯蔵に関する研究 (第 1 報). 追熟中における呼吸量, エチレン生成および揮発性物質生成の変化と品種間差異. *山形大学紀要 (農学).* 7(1): 253—260.
4. LYONS, J. M., W. B. MCGLOSSON, and H. K. PRATT. 1962. Ethylene production, respiration, & internal gas concentration in cantaloupe fruits at various stages of maturity. *Plant Physiol.* 37: 31—36.
5. MARTIN, D., and T. L. LEWIS. 1952. The

- physiology of growth in apple fruits. Aust. J. Sci. Res. B 5 : 315—327.
6. 増井正夫・福島与平・鈴木 実. 1954. メロン果実の呼吸について. 静大農研究報告. 4 : 24—27.
 7. PRATT. H. K., and J. D. GOESCHL. In 'Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances' (Wightman, F. and G. Setterfield, eds) Range press, Ottawa. 1295—1303.
 8. SMITH, W. H. 1940. The histological structure of the flesh of the apple in relation to growth and senescence. J. Pom. and Hort. Sci. 18 : 249—260.