

低温期における生食用トマトの栽培技術と 品質管理に関する研究※

第1報 着色・果実比重からみた収穫・出荷時期の検討

福山 寿雄・仙頭 照康

Studies on the Cultivation of Tomato during the Winter Season and Quality
Control of the Fresh Fruit

1. Colour Development and Specific Gravity as Affected by Harvesting
and Shipping Time

Toshio FUKUYAMA and Teruyasu SENTO

緒 言

トマトの品質の構成要素は外観（物理的要素）と成分（化学的要素）に大別される。^{19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26)} 高橋らは着色の面から栽培技術の検討を、大久保ら^{13, 14, 15, 16, 17, 18)}、加藤ら¹¹⁾、山中ら^{28, 29, 30, 31)}は収穫果の鮮度保持に関してそれぞれ詳細な研究を行っている。また稲葉ら^{9, 10)}は樹上成熟果と追熟果の品質の比較を行い、トマト果実の品質向上について検討を加えている。しかしながら低温期における生食用トマトの栽培技術と品質管理に関する研究は比較的少ない。筆者らは土耕栽培と数種の養液栽培を同一環境のもとで行い、栽培技術と品質に関する検討を行っている。

トマト果実の品質の中で果実の大きさ、果形等は収穫時に決定されるが、着色・硬度・成分等については、収穫時期および収穫後の果実の取り扱い法によって大きく左右されることが多い。果実の着色段階については稲葉ら⁹⁾により *green stage*, *mature green stage*, *turning stage* (催色期), *pink stage*, *red stage*, *full ripe stage*, *over ripe stage* に分類されているが、今回は土耕栽培における果実の着色および果実比重の面から収穫・出荷時期の検討を行ったので報告する。

材料および方法

品種は、“強力旭光”を供試した。1981年7月25日に播種し、本葉2葉時にビニールポットへ移して育苗した。5～6葉になった8月20日、愛媛大学農学部附属農場のCAPC (Computer Aided Protected Cultivation) 温室^{5, 6, 7)}に定植し、慣行法に準じて栽培した。

※本報告の一部は園芸学会昭和57年度春季大会（東京，4月）で発表した。

1. 着色ならびに果重に及ぼす貯蔵温度の影響

供試個体は、6段で摘心栽培したトマトのうち、4～5段果房の収穫果実について、果形・着色程度共によく揃ったものを、各区19個ずつ用いて異なる条件下に貯蔵した。

貯蔵区としては無加温のガラス室区（5.2℃～26.5℃、平均14.3℃）、恒温の15℃区（±0.5℃）および21℃区（±0.5℃）の3区を設定した。また一部の果実については10℃と12℃にそれぞれ貯蔵した。着色の測定には図-1に示したようなトマト果実の各部位について、Hunter式デジタルカラーメーター（東京電色KK、TC-360DP型、標準反射板、 $L=9.24$ 、 $a=1.40$ 、 $b=25.08$ ）を用いて、収穫時から7日間毎日時刻を定めてそれぞれ測定した。また果重の推移については、収穫時の重量を100とした比数であらわした。

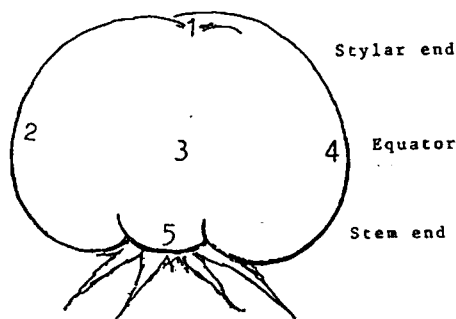


Fig. 1.

Parts of the fruit for colour measurement with Hunter digital colour meter.

2. 成熟度を異にする果実の着色、重量・体積・比重の推移

成熟度を異にする果実、すなわち完熟果と催色果とを採取し、果形のよく揃った果実について各区共20個ずつを用いて着色、重量・体積・比重の測定を行った。調査は収穫時ならびに5日後、10日後に行った。また果形の大きさ別に大玉、中玉、小玉に区分した *red stage* と *pink stage* の果実を採取し、それぞれ6個ずつ用いて同様の調査を行った。調査日は、収穫時ならびに7日および14日後である。

3. 収穫果実の着色の個体変異

市場的に収穫適期と見なされる *turning stage*（催色期）の大玉（270～390g、平均310g）、中玉220～270g、平均240g）、小玉（140～220g、平均180g）の果実をそれぞれ40個ずつ用いて着色の個体変異を調査した。

結 果

1. 着色ならびに果重に及ぼす貯蔵温度の影響

図-2は異なる温度条件のもとで貯蔵した果実の着色状況を貯蔵開始時の値を基準とし、 Δ 値で示しその推移を見たものである。 ΔL 値（Lightness value）および Δb 値（yellowness value）は果頂部、果側部ともに21℃区で急激な減少が認められ、15℃区、無加温ガラス室区がこれに続いた。また赤味を表わす Δa 値（Redness value）は21℃区で増加が著しく、この傾向は $\Delta a / \Delta b$

で示した色調で最も顕著に表われていた。図-3はトマト果実における着色の促進と貯蔵条件との関係を図-2のデータに基づいて図示したものである。貯蔵条件は貯蔵の温度(℃)と時間(h)の積で表わした。これによると21℃区と15℃区が非常に近い着色促進の傾向をみせている。し

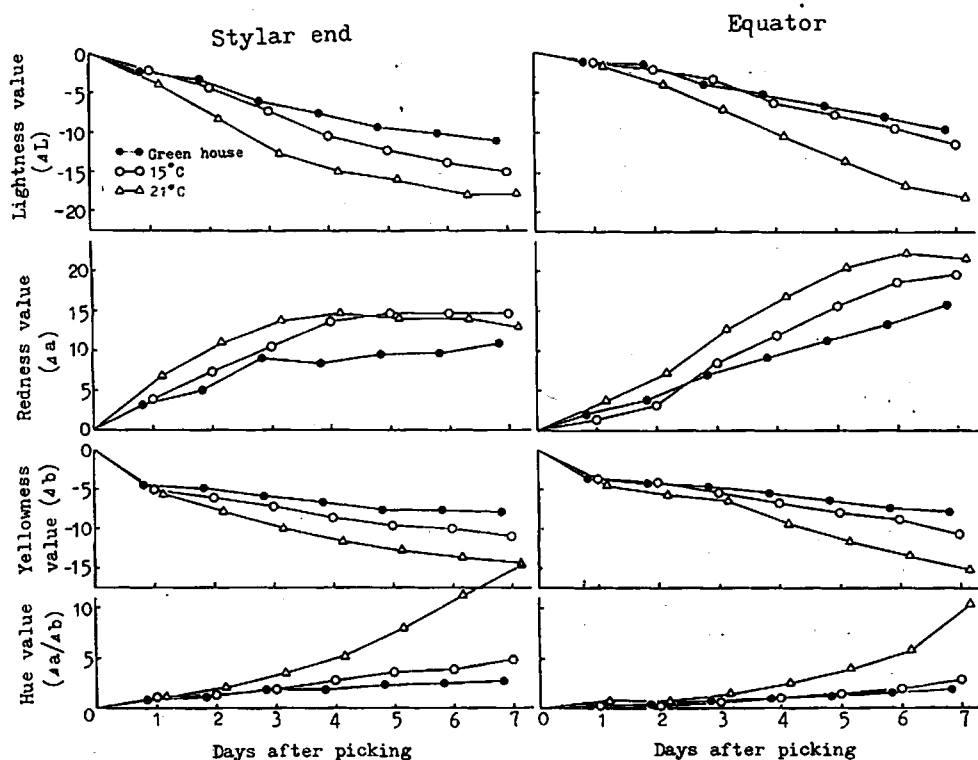


Fig. 2. Colour development of fruits stored under different temperature conditions.

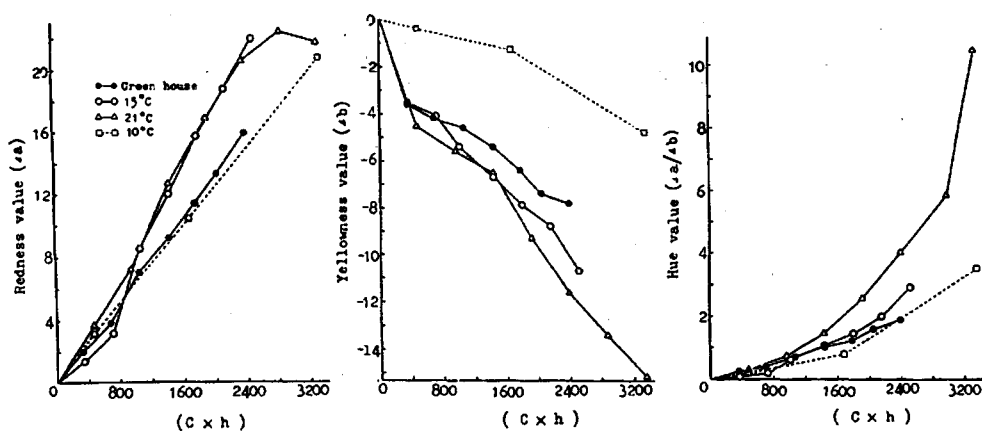


Fig. 3. Relation between the colour development and the storage conditions shown by "storage temperature (°C)" × "storage period (hour)".

かし、無加温のガラス室区はその平均温度が14.3℃であるにもかかわらず、15℃区より着色がかなり遅れた。 $\Delta a/\Delta b$ で表わした色調でみると、21℃区と15℃区ではかなり異った傾向を示した。10℃区では Δa はガラス室と異らないが、 Δb の減少は特に遅かった。

表-1は貯蔵温度の違いによる果重の推移をみたものである。これによると温度が高いほど果重の目減りは大きくなるが、収穫後7日目で各区を比較してみると95%前後でその差は1~2%に過ぎなかった。

Table 1. Changes of weight decrement of fruits stored under different temperature conditions.

Storage conditions	Days after picking							
	0	1	2	3	4	5	6	7
Green house	100*	99.4	99.1	98.6	98.2	97.9	97.6	97.3
15℃	100	99.1	98.5	97.8	97.3	96.6	96.1	95.7
21℃	100	99.0	98.2	97.2	96.6	95.8	95.1	94.6

* Figures show indexes taken as 100 at the time of picking.

2. 成熟度を異にする果実の着色、重量・体積・比重の推移

Table 2. Comparison of colour (equator), weight, and specific gravity between full ripe stage and turning colour stage.

Maturing stage	Item	Days after picking			Notice
		0	5	10	
Full ripe stage	L	44.3 ± 3.1*	39.2 ± 2.8	36.4 ± 2.7	At picking time Full ripe stage (Inaba et al. 1980)
	a	17.1 ± 4.4	20.6 ± 3.1	22.8 ± 2.8	
	b	8.6 ± 1.7	5.8 ± 2.0	4.5 ± 2.0	
	a / b	2.7 ± 2.2	4.3 ± 2.3	6.2 ± 5.3	
	Weight decrement	100	98.9	97.3	
	Volume decrement	100	97.2	96.1	
	Specific gravity	0.93 ± 0.05	0.95 ± 0.05	0.99 ± 0.05	
Turning colour stage	L	53.1 ± 1.8	51.2 ± 2.1	48.9 ± 2.9	At picking time Turning stage. (Inaba et al. 1980)
	a	-3.7 ± 1.8	-0.9 ± 2.9	9.0 ± 4.9	
	b	14.2 ± 0.8	13.7 ± 1.1	12.4 ± 1.9	
	a / b	-0.3 ± 0.1	0.0 ± 0.2	0.8 ± 0.5	
	Weight decrement	100	98.3	95.9	
	Volume decrement	100	95.6	94.2	
	Specific gravity	0.86 ± 0.05	0.89 ± 0.05	0.88 ± 0.05	

* Mean ± standard deviation.
Storage temperature (12℃ ± 0.5℃).

表-2は成熟果と催色果を収穫後12℃で貯蔵し、着色・重量・体積・比重の推移を比較したものである。果重は貯蔵開始後10日目では、完熟果で97.3%、催色果で95.9%になり、体積では前者は96.1%と後者は94.2%となった。いずれも完熟果が催色果より目減りは少なかったが、両者の間には大きな差異は認められなかった。しかし、比重では完熟果が0.93で、催色果は0.86となり、両者の間にはかなりの差が認められた。表-3は *red stage* と *pink stage* の大玉、中玉、小玉の各果実を収穫し、その経時変化を比較したものである。この表において完熟果の着色状況に相当するa値は *red stage* の果実では7日目、また *pink stage* の果実では14日目に相当する。従って両者の値を比較すると、果重の目減りでは、2~6%、体積では4~11%とかなりの差が認められた。また果形の大きさ別に採果した収穫時の比重をみると、その大玉では両者の間に差が認められなかったものの、中玉においては、*red stage* の0.99に対して *pink stage* は0.87となり、また小玉では1.05に対して0.89となり、樹上において十分に生育させた果実ほど、よく充実していることがうかがえる。

Table 3. Comparison of colour (equator), weight, and specific gravity between red and pink stage fruit.

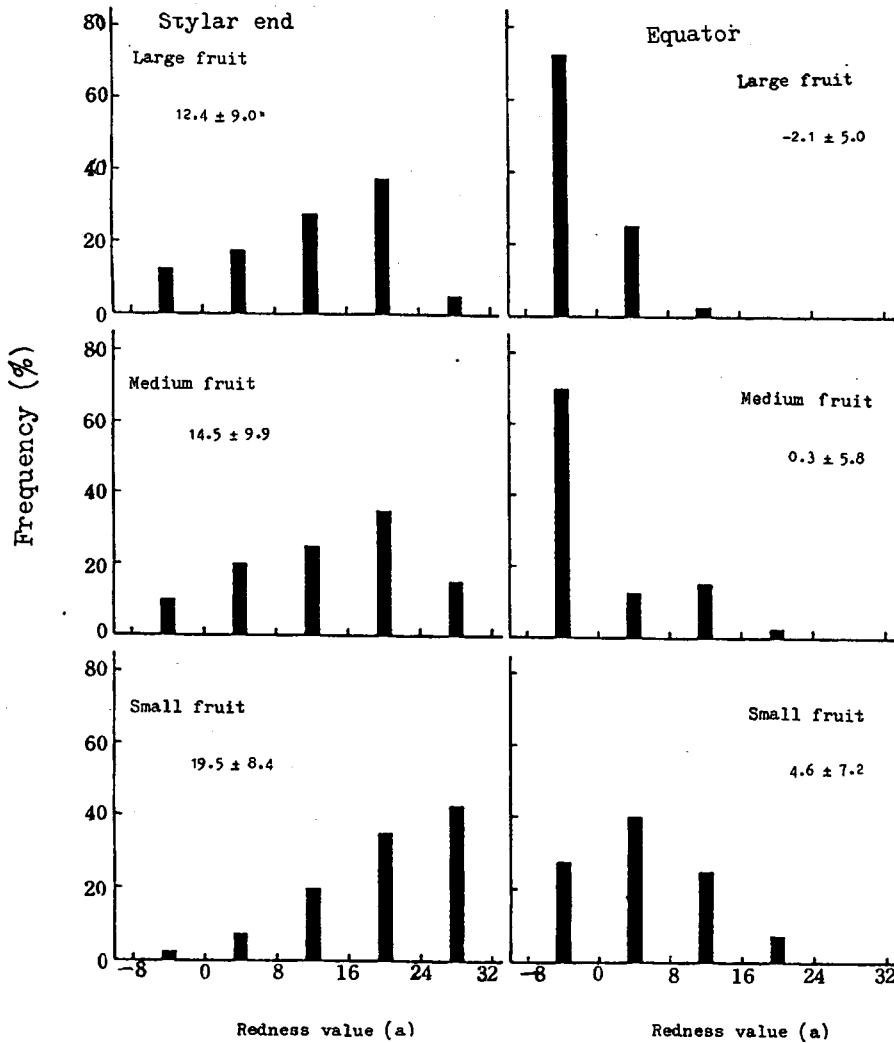
Fruit size	Item	Red colour*			Pink colour **		
		Days after picking			Days after picking		
		0	7	14	0	7	14
Large	a	3.9	15.8	21.4	-1.2	4.5	18.6
	a/b	0.3	2.1	3.2	-0.1	0.3	1.9
	Weight decrement	100	94.1	87.4	100	93.9	90.3
	Volume decrement	100	94.5	83.4	100	94.8	90.1
	Specific gravity	0.93	0.92	0.98	0.92	0.91	0.92
Medium	a	6.0	17.7	22.8	-3.0	12.2	17.5
	a/b	0.5	2.5	3.8	-0.2	0.5	1.7
	Weight decrement	100	96.6	92.7	100	94.3	90.7
	Volume decrement	100	95.8	91.9	100	89.8	85.3
	Specific gravity	0.99	1.00	0.99	0.87	0.92	0.93
Small	a	9.0	19.8	22.8	-1.3	11.1	19.6
	a/b	0.8	2.8	4.0	-0.1	1.0	1.9
	Weight decrement	100	97.3	94.3	100	96.8	94.9
	Volume decrement	100	96.2	95.0	100	90.5	89.5
	Specific gravity	1.05	1.06	1.04	0.89	0.94	0.94

* Red stage; ** pink stage (Inaba et al. 1980).

Storage temperature (10℃ ± 0.5℃).

3. 収穫果実の着色の個体変異

図-4は栽培者の同一視覚基準で収穫したトマト果実の着色の変異について、果形の大きさ別にそれぞれ3段階に区分して検討を加えたものである。すなわち市場での調査結果をふまえて、当農場が最適収穫熟度基準を定める場合、その収穫果実における果頂部・果側部の着色（a値）の変異がどの程度になるかを調べたものである。これによると大玉では（ -2.1 ± 5.0 ），中玉（ 0.3 ± 5.8 ），小玉（ 4.6 ± 7.2 ）となり、その結果は果頂部・果側部ともに果形が大きくなるほど、その着色が遅れているものを採果していることが認められた。



*Mean \pm standard deviation of redness values (a)

Fig. 4. Redness values (a) of the stylar end and the equator of fruit harvested at turning stage.

図-5はこれらの果実について、さらにそれぞれ果頂部と果側部の着色(a)値の相関をみたものである。これによると正の相関関係が認められ、その回帰模型としては、回帰直線および回帰曲線(2次曲線)が考えられるが、この場合は2次曲線とみた方がより適合性が高い。例えば回帰直線が最も適合するものと思われる小玉についてみても、その回帰直線の決定係数(coefficient of determination)は $R^2 = 0.427$ であり、2次曲線のそれは $R^2 = 0.454$ である。このことから2次曲線により適合することがわかる。

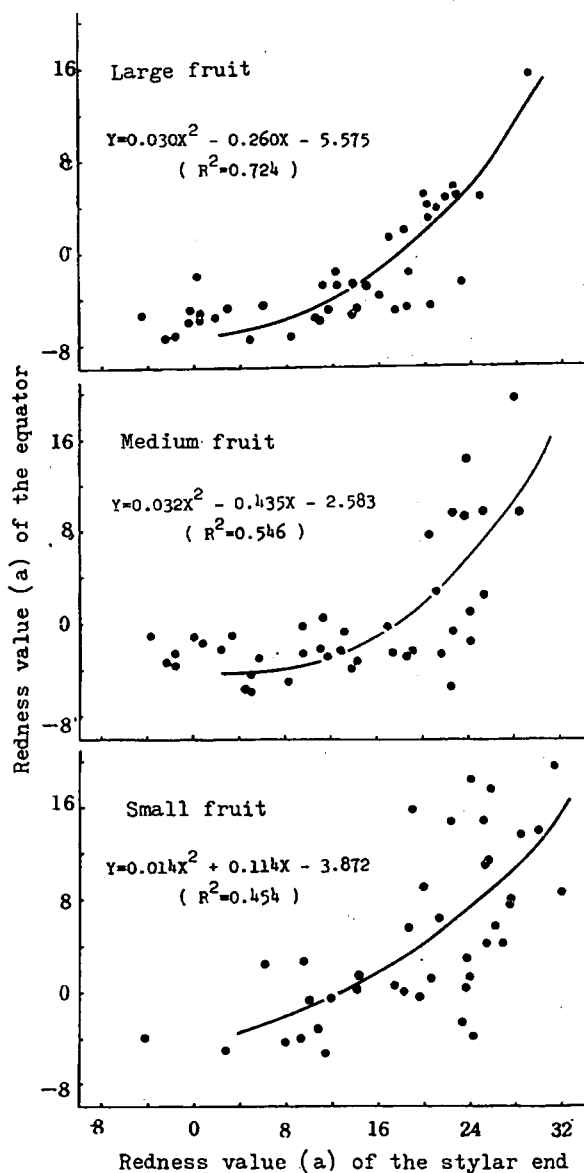


Fig. 5. Relation between redness values(a) of the stylar end and those of the equator at turning stage.

考 察

1. 着色に及ぼす貯蔵温度の影響

このことに関しては、大久保ら¹³⁾、^{14, 15, 16)}、高橋ら^{25, 26)}、その他にも数多くの報告が見られるが、いずれも高温区で着色が促進されることが明らかとなっている。筆者らの結果(図-2)もこれとよく一致する。しかしながらこれらの報告はいずれも横軸に時間(日数)をとり、着色の進行を見たものである。筆者らは横軸に〔貯蔵温度(C)〕×〔貯蔵時間(h)〕の積の値をとり着色との関係を見た(図-3)。これらの目的は低温期における生食用トマトの収穫時期と出荷時期との調整を、より詳細に検討するためのものである。この方法によると、21℃区と15℃区はほとんど同じ着色の進行をみせている。これについてはリコピンの生成適温が18℃~25℃にあり^{3, 4, 25, 27)}

15℃ではその生成が著しく少なくなること²⁵⁾、並びにクロロフィルム分解酵素であるクロロ

フィラーゼの活性適温が25℃前後にあり、10℃ではその $\frac{1}{2}$ 程度に減少すること¹⁸⁾等で理解できる。また無加温ガラス室区(平均温度14.3℃)では15℃区に比べ着色が遅れている。この原因は無加温ガラス室区における温度の日変化(変温)によるところが大きいと考えられる。その内訳をみると、10℃以下の時間積算が18%、10℃～15℃では36%で両者合すると54%を占めていた。よってリコピンの生成およびクロロフィラーゼの活性が抑えられ¹⁸⁾、ガラス室区での着色が遅れるものと思われる。さらにこのことは、10℃区(図-3)の結果からも容易に理解できる。さらに $\Delta a/\Delta b$ 値の色調では21℃区と15℃区はともに独自の曲線をみせ、より複雑な傾向を示している。

2. 貯蔵温度または成熟度を異にする果実の比重、果重・体積目減りの比較

貯蔵温度の違いによる果重の目減りは、高温区の21℃区が最も大きく、次いで15℃区、無加温ガラス室区の順であった。また収穫後7日目において、それらの値を比較してみると、各区の差は少なく僅か2～3%前後であった(表-1)この点に関しては緒方ら¹²⁾、大久保ら¹⁵⁾の報告にも同じ傾向がみられる。大久保ら¹⁵⁾は目減りについて22℃～26℃貯蔵では7日間、10℃～12℃では約20日間はあまり問題にはならないと報告をしている。

しかしながら樹上での成熟度の異なる果実を採取し、貯蔵して果重・体積の目減りおよび比重についての調査は少ない。表-2、3のように果重および体積の目減りはそれほど問題にはならないが、特に比重については、その傾向は異なり、また完熟時の外観も樹上で成熟が進んだ果実ほど良好である。また市場でもより高値に取引されることが認められている。このことは、樹上での果実をより長く成熟させることにより、果実中の胎座組織並びに、ゼリー状物質の発達が促進され、果実がより充実するためであろうと考えられる。

3. 着色、果重・体積目減り、比重からみた収穫時期・出荷時期の検討

トマト果実の着色と品質とは密接な関係があり、その熟度の判定には果実の着色程度を示標とすることが多い。筆者らもトマトの市場取引時の最適着色基準を設定する目的で2、3の実験を行った。

樹上での成熟果および摘果後の追熟果との比較では、果重・果実体積の目減りおよび果実比重ともに樹上成熟果が優れている(表-2、3)このように樹上での成熟がより重要であることは、食味^{1,2,8,9,12,16)} また糖や酸の点から^{8,9,13)}も指摘されている。これらの報告を総合すると、催色期(*turning stage*)以後の果実には、あまり大きな差はないと判断してもよいであろう。低温期トマトの市場での最適着色基準は、主に *pink stage* から *red stage* 前半とされているので、一定の着色基準で採果することが望ましい。一般にトマトの収穫は果頂部の着色をみて判断することが多く、収穫果実の果形が大きくなるほど、その着色が遅れているものを採果する傾向がある(図-4)。

また果頂部の着色から果側部の着色を推定する場合、その関係は二次曲線的なものになり(図-5) 加えて大玉、中玉、小玉ではそれぞれその推定値に若干の開きがある。従ってこれらの点を充分考慮して収穫することが必要である。

当農場では低温期における生食用トマトの収穫適期を一応 *pink stage* と決めているが、市場への出荷制約や冬期暖房費等栽培上での経費節約を考慮して、一部催色期 (*Tuning stage*) の果実を収穫し追熟により、着色の調整を行って出荷することも試みられた。この場合の貯蔵条件としては、図-3 で見られるように21℃では2~3日、また15℃においては3~5日間の追熟日数が必要となることが判明した。このように実際の収穫・出荷に当っては、その時期の栽培条件および市場価格などを十分に考慮したうえで収穫・出荷基準を定めることが必要である。今後はさらに上述の実験結果を生かしながら、土耕栽培に加えて数種の養液栽培についても、特に栽培技術の面から品質の比較などについて検討して行く予定である。

摘 要

本実験は秋季から初冬にかけて収穫する生食用トマトの栽培技術と品質管理に関する研究を進めるため、その手はじめとして行ったものである。

材料には“強力旭光”を供試し、愛媛大学附属農場のCAPC栽培温室において土耕栽培した。6段で摘心栽培したトマトの4~5段果房の収穫果実について、その着色・果実比重、果重・体積目減りの面から収穫・出荷時期の検討を行った。

1. 特に低温期における生食用トマト収穫果実の着色については、貯蔵温度と貯蔵時間の積でみた場合、15℃区と21℃区で差がなく、無加温ガラス室区のような変温区では、かなり着色が抑制遅延されることを認めた。

2. 成熟様相を異にしたトマト収穫果実については、追熟による果重目減り・体積目減り、比重などが、樹上で成熟がより進んでいる果実ほど、その目減りは少なく、同時に比重および外観的にもより優れていることが認められた。

3. 栽培者の同一視覚基準で収穫する適期果実の着色については、果実の大きさにより一定の傾向があり、大玉ほどその着色がより遅れていることが判明した。

4. トマト果実の果頂部着色と果側部着色との間には正の相関が認められ、その回帰模型としては2次曲線による高い適合性が得られた。

謝 辞

本研究を遂行するにあたり、永井徳重・吉井宗利・網本ミヨ子の各技官には栽培を担当していただいた。また調査の際には徳永澄子技術補佐員の協力を得た。ここに感謝の意を表する。

引用文献

- 1) BELANCOURT, L. A., M. A. STEVENS and A. A. KADER. (1977) Accumulation and loss of sugars and reduced ascorbic acid in attached and detached tomato fruits. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 102: 721-723.
- 2) BISOGNI, C. A. and G. ARMBRUSTER (1976) Quality comparisons of room ripened and field ripened tomato fruits. J. Food. Sci. 41: 333-338.
- 3) DENISEN, E. L. (1948) Tomato color as influenced by variety and environment. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 51: 349-356.
- 4) DUGGAR, B. M. (1913) Lycopersicin, the red pigment of the tomato and the effects of conditions upon its development. Washington University Studies 1: 22-45.
- 5) 福山寿雄・仙頭照康・橋本 康・森本哲夫 (1981) 愛媛大学農場のコンピュータ栽培について (第1報) CAPC (Computer Aided Protected Cultivation) における園芸作物の栽培 園芸学会, 東京, 4月, 研究発表要旨 286-287.
- 6) ————・—————・—————・柳下紀久次・山崎悟・岡富士郎 (1981) 同, (第2報) CAPC (Computer Aided Protected Cultivation) における計測と制御 園芸学会, 東京, 4月, 研究発表要旨 288-289.
- 7) HASHIMOTO, Y., FUKUYAMA, T. and T. MORIMOTO (1982) Computer Aided Protected Cultivation (CAPC) by monitoring "speaking plant". 21st. Int. Hort. Congress, Hamburg. Sept. Abstracts Vol. II. 1952.
- 8) 万豆剛一・水戸喜平 (1966) トマトの収穫後の温度と着色時間. 農及園 41: 355-356.
- 9) 稲葉昭次・山本努・伊東卓爾・中村怜之輔 (1980) トマトの樹上成熟果実及び追熟果実の成熟様相と食味の比較 園学雑 49: 132-138.
- 10) ————・—————・—————・ (1980) トマト果実の樹上成熟及び追熟中の遊離アミノ酸と可溶性ヌクレオチド含量の変化. 園学雑 49: 435-441.
- 11) 加藤勝一・茶珍和雄・緒方邦安 (1967) 放射線照射による果実の熟度調整効果に関する研究 (第2報) トマト果実の追熟およびその生理作用に及ぼす影響. 園学雑 36: 455-461.
- 12) 緒方邦安・今雪哲郎・成瀬守弘 (1951) 生鮮農産食品の貯蔵に関する研究. III. トマトの追熟に関する生化学的研究. 香川農大報 2: 121-129.
- 13) 大久保増太郎・前沢辰雄 (1965) 青果物の鮮度保持に関する研究 (第2報) 長距離輸送トマトの追熟におよぼす温度・採取熟度およびポリエチレン包装の影響. 千葉農試研究報告 6: 181-190.
- 14) ————・————— (1965) 同, (第3報) トマトの追熟におよぼすポリエチレンおよびビニールフィルム包装の影響. 園学雑 35: 277-283.
- 15) ————・————— (1967) 同, (第4報) 生食用トマトの貯蔵中における品質変化とその測定法. 園学雑 36: 462-466.
- 16) ———— (1968) 同, (第5報) トマト果実の呼吸におよぼす環境条件とくにガス組

成の影響. 園学雑. 37:256 - 260.

- 17) OKUBO, M., K. ISHII and K. UMEDA (1970) Studies on the extension of shelf - life of Fresh fruits and vegetables.
VII. Effect of packaging with polyethylene bag on the pigment content of tomato fruits. Jour. Japan. Soc. Hort. Sci. 40:68 - 73.
- 18) ———— . ———— (1973) 同.
IX. changes of the activity of chlorophyllase and pectinesterase (PE) during the Ripening of Tomato Fruit, and Effect of packaging then with a polyethylene bag on the activity of the Enzymes. Jour. Japan Soc. Hort. Sci. 42:175 - 180.
- 19) 高橋敏秋・中山昌明 (1958) トマト果実の着色に関する研究 (第1報) トマト果実の色素含量の測定について. 園学雑 27:116 - 119.
- 20) ———— . ———— (1959) 同, (第3報).. 果実の色素含量に及ぼす光線の影響について. 園学雑 28:165 - 169.
- 21) ———— . ———— 有馬博 (1960) 同, (第4報) 果実被袋による色素含量の変化について. 園学雑 29:203 - 211.
- 22) ———— . ———— . ———— (1960) 同, (第5報) トマト品種間の生育, 収量および色素含量の比較. 園学雑 30:39 - 47.
- 23) ———— . ———— (1960) 同, (第6報) ホルモン散布が果実の生育および色素含量に及ぼす影響. 園学雑 30:153 - 160.
- 24) ———— . ———— (1962) 同, (第7報) 色素含量ならびに収量におよぼす肥料の影響. 園学雑 31:151 - 156.
- 25) ———— . ———— (1962) 同, (第8報). 色素含量におよぼす貯蔵温度の影響. 園学雑 31:325 - 328.
- 26) ———— . ———— (1962) 同, (第9報). 果実の呼吸と着色との関係. 園学雑 32:61 - 64.
- 27) VOGLE, A. C. (1937) Effect of environmental factors upon the color of the tomato and the watermelon. Plant physiol. 12:929 - 955.
- 28) ———— . ———— (1971) トマト果実の貯蔵とアミノ酸代謝に関する研究. (第1報). 追熟ならびに着果ホルモン処理による遊離アミノ酸の変動. 園学雑 40:81 - 84.
- 29) ———— . ————, (1971) 同, (第2報). トマト果実の成熟および追熟中のグルタミン酸脱炭酸酵素とグルタミン酸脱水素酵素活性度の変化. 園学雑 40:287 - 291.
- 30) ———— . ———— . ———— (1972) 同, (第3報) トマト果実におけるグルタミン酸およびγ-アミノ酪酸の代謝. 園学雑 41:317 - 321.
- 31) ———— . ———— . ———— . 小林省蔵. (1974) 同,

Summary

Investigations were carried out to establish a system of tomato cultivation during the winter season.

1. Colour development of fruits which were stored under different temperature conditions was evaluated by using a Hunter digital colour meter. Red colour intensity expressed as the 'a' value was highest when fruits were stored at 21°C and lowest when stored in the green house where no temperature control was done (Fig. 2). There was no difference in colour development between the plots of 15°C and 21°C. However, colouring was delayed in the fruit from the green house where daily changes of temperature (Fig. 3) were observed.

2. When fruits were picked fully ripened, decreases of the fruit weight and volume were slight and their specific gravity was rather high compared with that of prematurely harvested fruits. Moreover, external appearance of fruits at shipping was also best in the fully ripened fruits.

3. At picking time, fruits were classified based on their volume, and the 'a' value was recorded. Coloring of large fruit was delayed (Fig. 4).

4. The 'a' value at the equator was correlated with that of stylar end.

As for regression models, quadratic equations were best fitted to the correlation. The coefficients of determination of the large, medium, and small fruits were 0.724, 0.546, and 0.454, respectively (Fig. 5).