

DOI: 10.20103/j.stxb.202404170850

王程成, 韦冰, 姚婧梅, 林敦梅, 何强, 钱深华, 智悦, 韩乐, 邓连森, 谭秋君. 三峡库区城镇河流凋落物分解对城镇化率的响应. 生态学报, 2025, 45(6): 2905-2917.

Wang C C, Wei B, Yao J M, Lin D M, He Q, Qian S H, Zhi Y, Han L, Deng L S, Tan Q J. Response of leaf-litter decomposition in urban streams of the Three Gorges Reservoir area to different urbanization rates. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(6): 2905-2917.

三峡库区城镇河流凋落物分解对城镇化率的响应

王程成, 韦冰, 姚婧梅*, 林敦梅, 何强, 钱深华, 智悦, 韩乐, 邓连森, 谭秋君

重庆大学三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400044

摘要:凋落物分解对河流生态系统的养分循环具有重要意义,但城镇化对河流凋落物分解的影响机制有待揭示。为探明不同城镇化率河流凋落物分解规律及分解者类群相对贡献的变化,以 3 条不同城镇化率的三峡库区典型城镇河流为研究地,选取 2 种不同初始理化性质的河岸带常见凋落叶,原位设置 2 种孔径(0.05mm 和 1mm)的分解袋开展实验。结果表明:(1)高城镇化河流中凋落物分解速率下降了约 30%(构树与小叶榕分别下降了约 1/4 和 1/3),难分解树种小叶榕的下降更显著;(2)分解者群落中微生物在城镇河流中均占 80% 以上的主要贡献;高城镇化率河流中细菌分解者的相对贡献大于真菌,底栖动物中耐污种占比上升至 90%,对分解起主要作用的撕食者消失,对易分解和难分解树种的相对贡献分别下降了 45% 与 15%。凋落物分解速率在中低城镇化率河流无明显改变,在高城镇化率河流中显著降低。为阐明亚热带城镇河流凋落物分解的退化机制提供了科学依据。

关键词:凋落物分解;城镇化;河流;底栖动物;微生物;三峡库区

Response of leaf-litter decomposition in urban streams of the Three Gorges Reservoir area to different urbanization rates

WANG Chengcheng, WEI Bing, YAO Jingmei*, LIN Dunmei, HE Qiang, QIAN Shenhua, ZHI Yue, HAN Le, DENG Liansen, TAN Qiuju

Key Laboratory of the Three Gorges Reservoir Region's Eco-Environment, Ministry of Education, Chongqing University, Chongqing 400044, China

Abstract: The leaf-litter decomposition is crucial for nutrient cycling in aquatic ecosystem, but the impact of urbanization on leaf-litter decomposition in urban streams remains to be clarified. To explore the transformation of relative contribution among leaf-litter decomposer groups and decomposition of streams with different urbanization rates, we took 3 Three Gorges Reservoir Regional urban streams with different urbanization rates as the research site, 2 representative leaf-litter in riparian zones with different initial physiochemical properties were selected, and decomposition bags with 2 different mesh sizes (0.05mm and 1mm) were set *in situ* to carry out the experiment. The results showed that: (1) The decomposition rate of leaf-litter decreased by approx 30% in the high urbanization rate stream (the average decomposition rate of *Broussonetia papyrifera* and *Ficus microcarpa* decreased by 1/4 and 1/3), the decline of recalcitrant leaf-litter was more significant. (2) Microbial decomposers contributed over 80% to the leaf-litter breakdown across all the three streams. In the stream with high urbanization rate, the relative contribution of bacteria decomposition is greater than that of fungi; The proportion of pollution tolerant species in benthic invertebrates increased to 90%, and the shredder who played a vital role in decomposition disappeared, and the relative contribution to less recalcitrant leaf-litter and recalcitrant leaf-litter decreased by 45% and 15%. The decomposition rate did not change significantly in streams with low and medium urbanization rate, but was

基金项目:国家自然科学基金(U20A20326);中央高校项目(2019CDXYCH0026);重庆市留学人员创新支持计划(cx2021107)

收稿日期:2024-04-17; **网络出版日期:**2024-12-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yaojm@cqu.edu.cn

significantly reduced in stream with high urbanization rate. This study provided a scientific basis for elucidating the degradation mechanism behind stream leaf-litter decomposition in subtropical towns.

Key Words: litter decomposition; urbanization; streams; benthic invertebrates; microbe; the Three Gorges Reservoir

凋落物的分解在水生生态系统的养分循环中起着至关重要的作用^[1],是评估河流健康状况常用的生态系统功能指标。城镇化的快速发展造成了土地利用类型改变,地表不透水面积比率上升,使城镇河流水文变化加剧、生境和水质恶化,生物多样性下降,对凋落物分解功能影响显著^[2]。

底栖动物和微生物(细菌、真菌)构成的分解者群落是参与凋落物分解过程的关键生物因素,其中微生物直接参与凋落物的分解,底栖动物通过直接取食或与微生物相互作用而直接或间接地参与凋落物分解^[3]。研究表明不同分解者群落可能对城镇化胁迫产生差异化响应,城镇化引起的河流理化因子变化,如溶氧下降等,造成底栖动物的多样性和丰度急剧下降、微生物群落中起关键分解作用的真菌丰度下降^[4-6],进而造成凋落物分解速率下降^[2];然而,也有研究发现城镇河流中较高的营养物质浓度和温度会促进细菌在叶片上的定殖和活动,促进凋落物分解^[7-8]。除此以外,凋落物本身的理化性质也会对分解过程产生影响,具有较高 N、P 含量和低 C/N 性质的叶片能吸引更多的分解者,相对分解更快^[9-10],在城镇化胁迫下可能保持相对更高的分解速率^[11]。因此,城镇化下不同分解者类群在凋落物分解过程中扮演的角色可能发生转变,不同凋落物的分解受城镇化胁迫的变化可能不一致。目前对河流凋落物分解机制的研究主要集中在对于温带地区清洁源头溪流的调查,报道了底栖动物和真菌群落对凋落物分解的主要贡献^[12]和凋落物分解速率随着河流营养程度升高出现先升后降的趋势^[13];但在亚热带城镇区域污染河流下调落物分解功能的退化研究较少,城镇化对不同叶片的凋落物分解过程的影响机理尚不明确,不同叶分解者群落的角色有待进一步探究。

本研究选取了重庆市不同城镇化率的三条亚热带城镇河流,以三条河流河岸带共有的不同初始理化性质的构树(*Broussonetia papyrifera*)、小叶榕(*Ficus microcarpa*)的叶片为对象进行野外调查、功能群分析、高通量测序与原位分解实验,探明城镇化影响下河流理化性质及底栖动物和微生物群落的响应规律、城镇化河流凋落物分解功能的变化规律与不同分解者对凋落物分解功能贡献模式。

1 研究区概况与方法

1.1 研究区概况

本研究在 Earth Explorer 中选取无云的 Landsat 卫星地图图像,经校正后,采用监督分类的方法将研究区域分为农田、林地、草地、水体、建成区、未利用地 6 种土地利用类型,计算不透水率(PIA)表征城镇化率。根据 2019 年重庆城镇化率选取了 3 条主城段的河流(图 1),分别为黑水滩河、龙凤溪、清水溪,所选河流的城镇化率依次上升。选取三条河流中物理性质相似的河段,筛选河段平均河宽约 10m,流速约 0.3m/s,深度约 1m,属于小型溪流,便于实验开展并尽量排除物理因素对凋落物分解的干扰。选取黑水滩河、龙凤溪、清水溪河段的平均河宽分别为(10±0.5)m、(9±0.4)m、(10±0.5)m;平均流速分别为(0.30±0.05)m/s、(0.25±0.03)m/s、(0.30±0.09)m/s;平均深度分别为(0.8±0.1)m、(1.1±0.2)m、(0.8±0.1)m。

1.2 研究方法

1.2.1 凋落物叶片采集及初始理化性质测定

于 2020 年 9 月收集 3 条河岸带共有的河岸带植物构树(*Broussonetia papyrifera*)、小叶榕(*Ficus microcarpa*)的叶片,在 60℃ 下干燥 48h,测量其初始理化性质,使用范氏洗涤法测定木质素、纤维素含量^[14];使用 TOC-TN 分析仪(岛津,日本)高温灼烧测定有机碳含量;用浓硫酸-过氧化氢消解样品粉末,利用 TOC-TN 分析仪(岛津,日本)测定氮含量,使用钼锑抗比色法测定磷含量。根据测定结果计算 C/N、C/P、N/P 与木质素/N 等值。

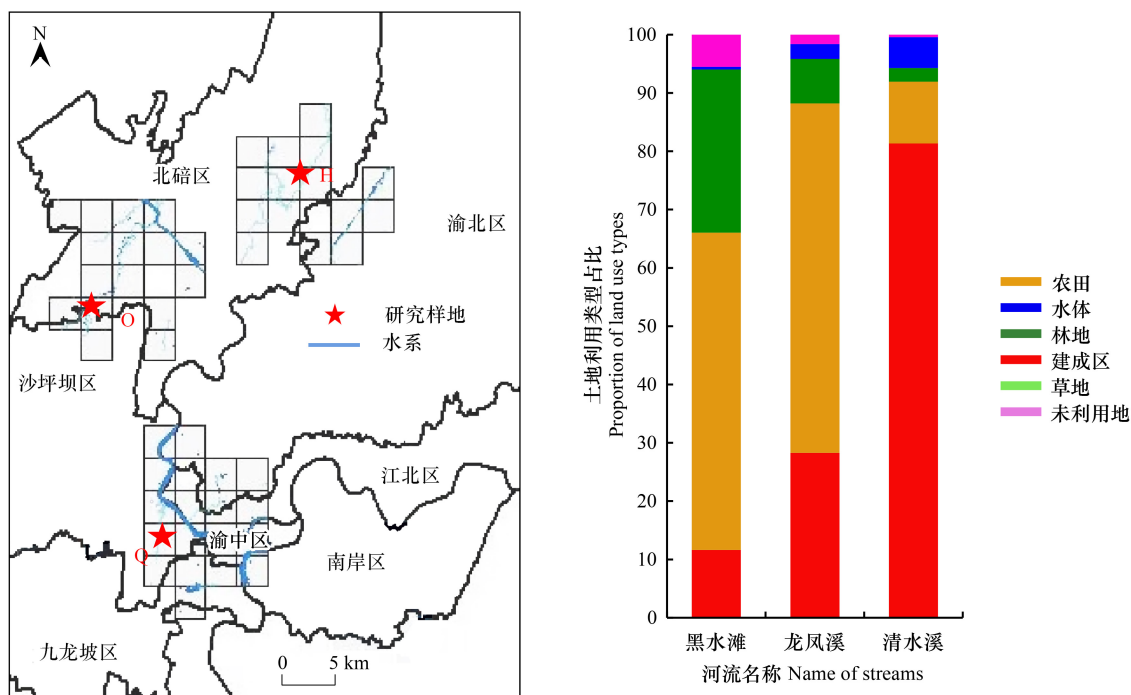


图1 三条河流所处研究点分布图及土地利用类型分布图

Fig.1 Distribution of the study sites of the 3 streams and their land use types

H:黑水滩河;O:龙凤溪;Q:清水溪

1.2.2 凋落物分解原位实验

采用分解袋法进行凋落物分解原位实验^[15-16]。选择了2种不同孔径(0.05mm和1mm)的分解袋来限制不同体型大小的分解者进入袋内参与叶片分解。其中,小孔径(0.05mm)中只有微生物能够进出分解袋参与分解,大孔径(1mm)中有微生物和底栖动物两种分解者参与分解,即类似于自然条件下的凋落物分解。

称取烘干后的叶凋落物4g(精确到0.1g)装入分解袋(15cm×10cm)中,共计100个分解袋(2个物种×2种孔径×5个重复×5条河流)。在称重完成后,用去离子水喷洒叶袋,以防止叶片在搬运过程中破碎。用一张尼龙网作为实验承载网,分别绑上四个处理的分解袋(构树大孔径、构树小孔径、小叶榕大孔径和小叶榕小孔径),利用多个大石块配重固定在实验河段的河床上。于2020年11月放置分解袋,2021年1月回收分解袋,并用低温保存箱运回实验室。取样的同时,测量溪水的温度、pH、电导率和溶解氧等指标,并采集水样和底栖动物样品。

在实验室内,将每个分解袋中的叶片轻轻冲洗后冷冻干燥,储存在-80℃冰箱中备用。从每个袋子中称取一个亚样本(约0.5g)用于后续微生物的测定,在计算叶片分解率时,考虑该亚样本的重量。与此同时,将剩余的叶片放入60℃的烘箱中干燥48h,并称重以确定每一分解袋内最终的叶片干重。

1.2.3 河流理化性质测定

测定河流包括水温、pH、电导率、溶解氧、氨氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)、硝酸盐($\text{NO}_3^-\text{-N}$)及磷酸盐($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$)等理化参数。其中,在实验点使用多参数传感器(YSI Professional plus, Yellow Spring, 美国)直接测定分解袋周围溪水的温度、pH值、电导率和溶解氧等。采集水样,过0.45μm的滤膜,采用分光光度法测定 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 及 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 浓度^[17]。

1.2.4 底栖动物的分离与鉴定

使用网格尺寸为250μm孔径的索伯网,将索伯网放置随机选取实验河段的3个位置,顺着水流方向将沉

积物收集到网中作为底栖动物样本。将样品存于 75% 的酒精中, 运回实验室进行鉴定和计数。对大型底栖动物进行分类, 鉴定到尽可能低的分类水平(属或种水平)。此外, 根据 Tachet 等^[18]的分类方法将底栖动物划分为不同的摄食功能类群: 食碎屑者(Deposit feeder)、撕食者(Shredder)、刮食者(Scrapers)、滤食者(Filter feeder)、钻食者(Piercer)、捕食者(Predator)和寄生者(Parasite)。

1.2.5 叶片微生物测定

叶片的微生物群落结构组成委托上海美吉生物医药科技有限公司完成。具体方法为: 使用 FastDNA[®] Spin Kit for Soil 试剂盒(MP, USA)从样品中提取微生物 DNA, 用 NanoDrop 2000 紫外可见分光光度计确定最终的 DNA 浓度和纯度, 并用 1% 琼脂糖凝胶电泳检测抽提的 DNA 质量。使用引物 515F(5'-GTGCCAGC MGCCGCGG-3') 和 806R(5'-GGACTACHVGGGTWTCTAA T-3') 扩增细菌 16S rRNA 基因的 V4 可变区^[19] 和引物 ITS1F(5'-CTTGCTCATTAGAGGAA GTAA-3') 和 ITS2R(5'-GCTGCGTCTTCATCGATGC-3') 扩增真菌 ITS 基因的 ITS1 可变区^[20]。

使用实时荧光定量 PCR(qPCR)测定细菌和真菌的丰度。分别将 16Sr RNA 和 ITS 靶向基因插入质粒载体(pMD18-T), 以此重组质粒为标准品, 10 倍稀释梯度制备标准曲线。PCR 反应体系(20 μ L)包括: 16.5 μ L 的 ChamQ SYBR Color qPCR Master Mix(5 μ m)、0.8 μ L 的前引物、0.8 μ L 的后引物和 2 μ L 的 DNA 模板。在荧光定量 PCR 仪(7500, Applied Biosystems, 美国)中进行 PCR 反应, 根据标准曲线计算真菌和细菌基因的拷贝数。

1.2.6 数据处理

(1) 凋落物质量损失率

凋落叶重量损失率(Mass loss rate = ML)(%) 为:

$$ML = \frac{W_0 - W_t}{W_0} \times 100 \quad (1)$$

式中, ML 是分解 t 天后分解袋内的凋落叶的重量损失率, W_t 是分解 t 天后分解袋内叶片的干重, W_0 是初始叶片干重(第 0 天)。

(2) 大型底栖动物和微生物的相对贡献

根据 Seastedt 等^[21]的公式量化了两种分解者(微生物、底栖动物)对叶片重量损失的贡献, 计算公式如下:

$$E_{\text{fauna}} = (L_{\text{fauna}} \div L_{\text{total}}) \times 100 \quad (2)$$

式中, E_{fauna} (%) 是某种分解者对叶凋落物重量损失的影响; L_{fauna} 是某种分解者所有直接和间接活动造成的重量损失百分比, 是由不同孔径分解袋中凋落物重量损失的差异得出的; L_{total} 是大孔分解袋中重量损失百分比, 被认为是类似自然水平下, 微生物、无脊椎动物和其他效应导致的叶片分解。

(3) Shannon-Wiener 指数

根据下列公式以 Shannon-Wiener 指数(H) 计算底栖动物群落多样性指标:

$$H = - \sum_{i=1}^s (p_i) (\ln(p_i)) \quad (3)$$

式中, p_i 为 n_i/N ; n_i 为第 i 种生物的个体数, N 为群落中总的个体数, S 群落中为总的种类数。

(4) 数据分析

对数据进行正态性和方差齐性的检验。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)分析三条溪流中水体的理化参数、微生物参数(真菌和细菌丰度)以及凋落物质量损失率在不同城镇化下的差异。当方差分析存在显著差异时, 进行 LSD 检验。以上统计分析在 OriginPro 2022 中进行。使用典型相关分析(Canonical Correlation Analysis, CCA)探究环境因子与底栖动物群落参数之间的关系, CCA 分析在 Canoco 5 软件中进行。

2 结果

2.1 水体理化性质

对于河流物理性质而言,水温在高城镇化的河流显著更高,从黑水滩河(PIA=9.7%)的12.57℃升高至清水溪(PIA=80.3%)的18.03℃,升幅高达43.43%;城镇河流水体普遍呈弱碱性,pH没有显著差异($P=0.66$)。溶解氧(DO)浓度在高城镇化率河流显著降低($P<0.01$),低城镇化的黑水滩河的DO最高(9.37mg/L),而高城镇化清水溪的DO最低(2.77mg/L)。电导率和氧化还原电位随城镇化率梯度呈波动状态,无明显规律(表1)。

对于河流化学性质而言,高城镇化河流清水溪的系列氮磷浓度($\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、 $\text{NO}_2^-\text{-N}$ 、TN、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 和TP)均显著高于低城镇化河流黑水滩河(表1),二者浓度差距达到了2.2—100倍。而中城镇化河流龙凤溪的系列氮磷浓度处于两条河流之间,总体呈现高城镇化河流>中城镇化河流>低城镇化河流的趋势。

表1 凋落物分解实验中3条河流的物理化学参数(平均值±标准误; $n=9$)

Table 1 Physio-chemical parameters of the water during the litter decay in three streams (mean±SE, $n=9$)

河流 streams	氨氮 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ /(mg/L)	硝氮 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ /(mg/L)	磷酸盐 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ (mg/L)	亚硝氮 $\text{NO}_2^-\text{-N}$ (mg/L)	总氮 TN/ (mg/L)	总磷 TP/ (mg/L)
黑水滩河 Heishuitan Stream	0.16±0.1d	0.97±0.1d	0.01±0.1d	0.01±0.04d	1.17±0.4c	0.40±0.3c
龙凤溪 Longfeng Stream	0.57±0.2c	3.87±1.6ab	0.23±0.2c	0.22±0.05b	5.10±0.5b	0.90±1.1c
清水溪 Qingshui Stream	10.31±0.1a	2.15±0.8cd	1.00±0.6a	0.55±0.03a	16.50±0.9a	3.35±0.9a
河流 streams	溶解氧 DO /(mg/L)	酸碱度 pH	温度 T/(℃)	氧化还原电位 ORP/mV	电导率 C/ (μS/cm)	
黑水滩河 Heishuitan Stream	9.37±1.7a	8.03±1.1a	12.57±6.1a	142.27±99abc	615.00±22.9abc	
龙凤溪 Longfeng Stream	7.23±0.2a	8.17±0.3a	16.60±3.2a	205.05±55a	625.30±47abc	
清水溪 Qingshui Stream	2.77±0.5c	7.70±0.3a	18.03±4.7a	175.80±4ab	712.30±59ab	

同一列中,不同字母表示不同城镇化下河流水质指标存在显著差异

2.2 底栖动物群落结构

在黑水滩河中共发现了32种大型底栖动物类群,平均密度为4338个/ m^2 ,底栖动物多样性最高($H=2.4$; $P<0.05$);在龙凤溪中,发现10个大型底栖动物类群,平均密度为3468个/ m^2 ,多样性最低($H=1.0$; $P<0.05$);在清水溪中,发现9个大型底栖动物类群,平均密度为3630个/ m^2 ,多样性在两条河流之间($H=1.7$; $P<0.05$)。EPT敏感种(蜉蝣目 Ephemeroptera、襀翅目 Phlecoptera 和毛翅目 Trichoptera)在黑水滩河中占比74.6%,在龙凤溪中占比4%,清水溪中未发现。而耐污种(如寡毛类、蛭纲、螺)在黑水滩河中未被发现,在龙凤溪中占11.7%,清水溪中占比达89.42%。撕食者的丰富度在黑水滩河中最高(10种)($P<0.05$),其多样性也最高($H=0.9$; $P<0.05$),在清水溪中没有发现撕食者(表2)。

环境因子与底栖动物类群的典型相关分析(CCA, Canonical Correlation Analysis)如下,CCA1与CCA2轴分别解释了全部信息的30.21%与16.67%,结果表明 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 、TN、TP、 $\text{NO}_2^-\text{-N}$ 等养分含量与寄生者、捕食者的分布呈典型正相关关系($P<0.05$),与撕食者、钻食者和滤食者呈典型负相关关系($P<0.05$);DO浓度与撕食者的分布呈典型正相关关系($P<0.05$)(图2)。

2.3 微生物群落结构

黑水滩河的真菌丰度最大清水溪中真菌丰度最低。除清水溪的分解袋之外,小孔分解袋中叶片的真菌丰度均大于大孔(图3)。

细菌丰度比真菌丰度高约两个数量级,构树叶片上的细菌丰度显著大于小叶榕($P<0.05$)。除清水溪的小叶榕叶片分解袋外,小孔分解袋中的细菌丰度均大于大孔(图3)。

表 2 不同城镇化下河流大型底栖动物在两个取样时间内的密度(个/m²;均值±标准误)和功能摄食群

Table 2 Density (ind./m ² , mean±SE) and functional feeding group of macroinvertebrates in three rivers under different urbanization										
纲 Class	目 Order	科 Family	属 genus	功能 摄食群 FFG	黑水滩河 Heishuitan stream		龙凤溪 Longfeng stream		清水溪 Qingshui stream	
					0d	49d	0d	49d	0d	49d
昆虫纲 Insecta	鞘翅目 Coleoptera	溪尼甲科 Elmidae	<i>Limnius</i>	SC/SH	463±43	79±34	16±3	—	—	—
			<i>Macronychus</i>	SC/SH	22±5	—	—	—	—	—
			<i>Esolus</i>	SC/SH	17±3	34±22	—	—	—	—
			/	SC	72±13	—	—	—	—	—
	蜉蝣目 Ephemeroptera	扁角泥甲科 Psephenidae	/	SC/SH	17±2	—	—	—	—	—
			四节蜉属 <i>Baetis</i>	SC/DF	473±265	355±75	—	—	—	—
			细蜉属 <i>Caenis</i>	DF/SH	619±151	569±167	120.3±19	190±29	—	—
			绿植科 Chloroperlidae	SH	155±106	—	—	—	—	—
	襀翅目 Plecoptera	摇蚊科 Chironomidae	<i>Siphonoperla</i>	DF/SH/SC	—	103±43	—	—	—	—
			枝长跗摇蚊属 <i>Cladotanytarsus</i>	DF	817±354	900±293	2637±134	3065±82	—	—
蛭纲 Clitellata	毛翅目 Trichoptera	多距石蛾科 Polycentropodidae	长跗摇蚊属 <i>Tanytarsus</i>	SC/DF/F	175±119	—	46±24	—	—	—
			趋流摇蚊属 <i>Rheocricotopus</i>	SC/DF/F	—	—	80±25	440±88	1200±541	1595±755
			真开氏摇蚊属 <i>Eukiefferiella</i>	PR/F	45±38	270±203	—	—	—	—
			/	SC	765±515	323±67	27.5±6	13.5±3	—	—
	吻蛭目 Rhynchobdellida	舌蛭科 Glossosomatidae	舌石蛾属 <i>Glossosoma</i>	PR	—	—	—	—	442±99	766±119
			泽蛭属 <i>Helobdella</i>	PR	—	—	—	—	154±69	32±32
			舌蛭属 <i>Glossiphonia</i>	DF	—	—	80±25	440±88	1200±541	1595±755
			尾鳃蛭属 <i>Branchiura</i>	DF	—	—	16±6	—	279±179	—
	寡毛纲 Oligochaeta	颤蚓目 Tubificida	单向蛭科 Haplotaxidae	SC/DF	—	—	—	—	27±27	11±6
			扁卷螺科 Planorbidae	SC	—	—	105±27	156±69	66±22	176±12
腹足纲 Gastropoda	基眼目 Basommatophora	盖螺科 Pomatopsidae	萝卜螺属 <i>Radix</i>	F	1096±563	1974±451	—	—	105±67	—
			钉螺属 <i>Oncomelania</i>	F/PI	48±3	—	—	—	—	—
			蛭科 Corbiculaceae	—	—	—	—	—	—	—
			珠蚌科 Hyrioidae	—	—	—	—	—	—	—

(1) “—”表示样品中未检出此种底栖动物, “/”表示未分类到属; (2) FFG: 功能摄食群 Functional feeding group; DF: 食碎屑者 Deposit feeder; SH: 撕食者 Shredder; SC: 刮食者 Scrapers; F: 滤食者 Filter feeder; PI: 钻食者 Piercer; PR: 捕食者 Predator; P: 寄生者 Parasite

在构树分解袋中的真菌的优势群落是子囊菌门,占 83.1%。黑水滩河大、小孔径分解袋中的优势属分别为 *Tetracladium* (36.6%) 和 *Colletotrichium* (30.8%); 龙凤溪中分别为 *Stagonosporopsis* (14.8%) 和 *Trichomerium* (20.4%); 清水溪中, 分别为 *Neomycoleptodiscus* (15.6%) 和 *Aspergillus* (9.5%) (图 4)。

小叶榕分解袋中的群落均来自子囊菌门。大孔径分解袋中, 黑水滩河和龙凤溪的优势属都是 *Idriella* (48.3% 和 42.0%), 清水溪的优势属是 *Mycosphaerella* (28.9%)。小孔径分解袋中, 黑水滩河、龙凤溪和清水溪的优势属分别为 *Tetracladium* (59.6%), *Setophaeosphaeria* (39.3%) 和 *Neomycoleptodiscus* (67.2%) (图 4)。其中 *Tetracladium* 属于丝孢菌。

构树分解袋中细菌的优势纲是 γ -变形菌纲 (Gammaproteobacteria)、拟杆菌纲 (Bacteroidia) 和 α -变形菌纲 (Alphaproteobacteria)。其中 γ -变形菌纲在龙凤溪中的相对丰度最高 (大孔 43.9% 和小孔 43.3%), 清水溪中最低 (大孔 24.5% 和小孔 18.7%); 在小叶榕大孔径分解袋中, 优势纲同样也为 γ -变形菌纲、拟杆菌纲和 α -

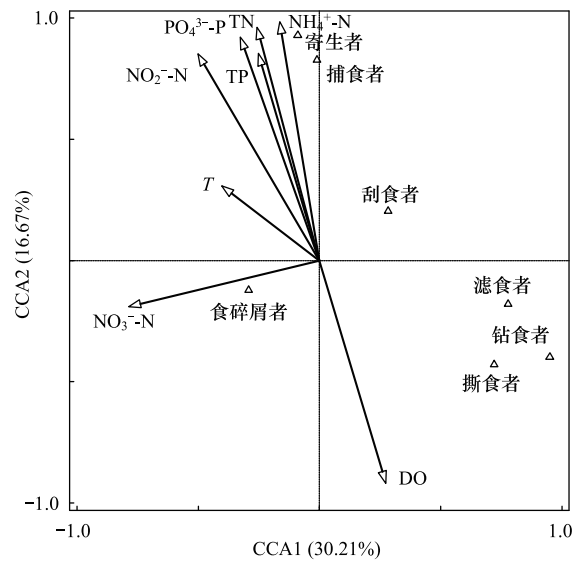


图 2 环境因子与底栖动物类群的典型相关分析
Fig.2 Canonical Correlation Analysis of environmental parameters and functional feeding group of macroinvertebrates

■ 大孔径 ▨ 小孔径

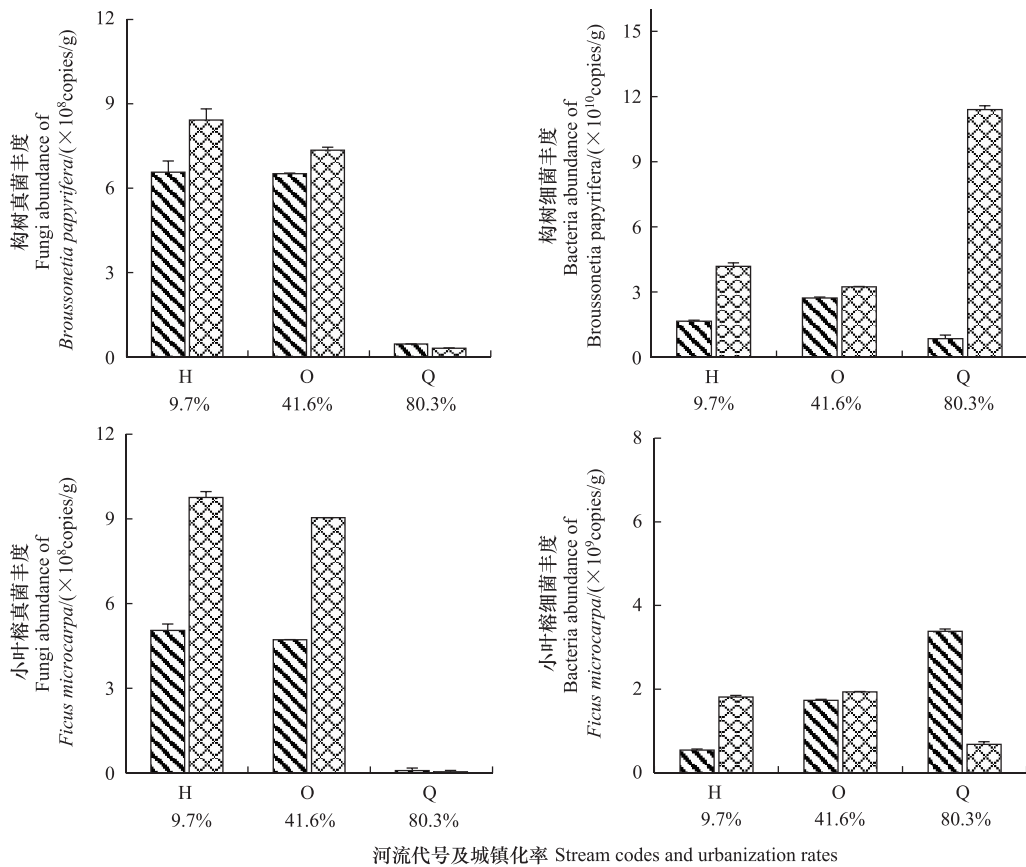


图 3 不同城镇化下 3 条河流构树真菌、构树细菌、小叶榕真菌、小叶榕细菌丰度
Fig.3 Abundance of fungi and bacteria in three streams in different urbanization rate

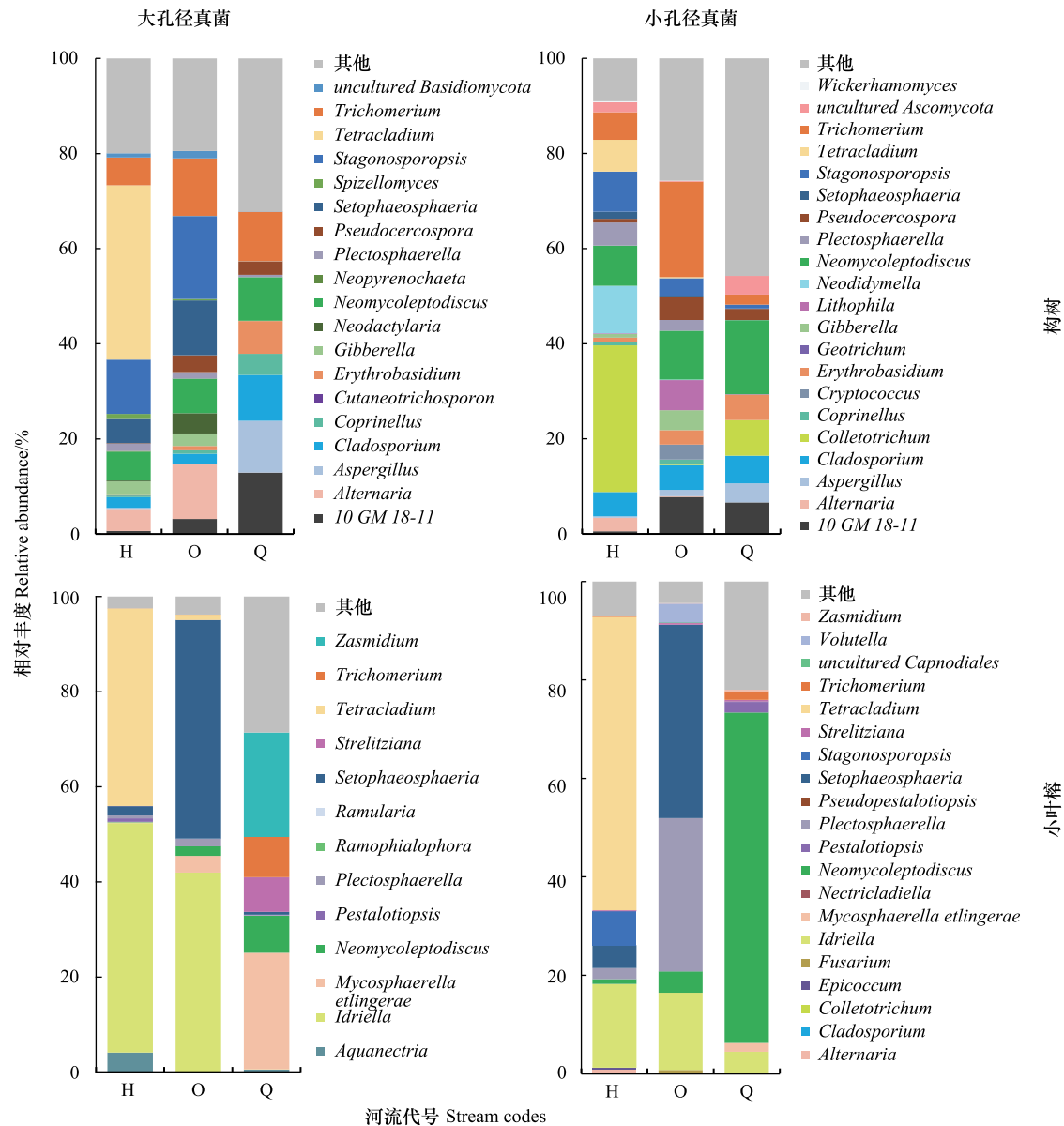


图 4 不同城镇化下分解袋中真菌属水平的相对丰度(>3%)
Fig.4 Relative abundance of fungal genera in different urbanization (>3%)

变形菌纲。在小叶榕小孔径分解袋中,γ-变形菌纲为最主要的细菌纲类(29.6%—47.8%)(图 5)。

2.4 城镇化下各河流凋落物分解率

构树 N、P 含量显著高于小叶榕($P<0.05$);构树木质素含量、木质素/N、C/P 显著低于小叶榕($P<0.05$)(表 3)。

河流中凋落物质量损失率在城镇化率较高的河流显著降低。清水溪中平均质量损失率最低(ML=34.91%),仅为另外两条河流平均质量损失率的约 70%,黑水滩河 ML=48.74%,而龙凤溪 ML=49.65%,两条河流的平均质量损失率无显著差异。

对于不同树种而言,构树的平均质量损失率(ML=61.38%)显著高于小叶榕(ML=27.48%)。小叶榕在三条河流中的平均质量损失率仅为构树平均质量损失率的 45%。

对于不同孔径而言,大孔分解袋的平均质量损失率(ML=45.46%)与小孔(ML=43.40%)无显著差异($P>0.05$)。在城镇化率较低的黑水滩河与龙凤溪中,两个树种的大孔分解袋的质量损失率均大于各自的小孔分解袋,而在高城镇化河流清水溪中则相反(图 6)。

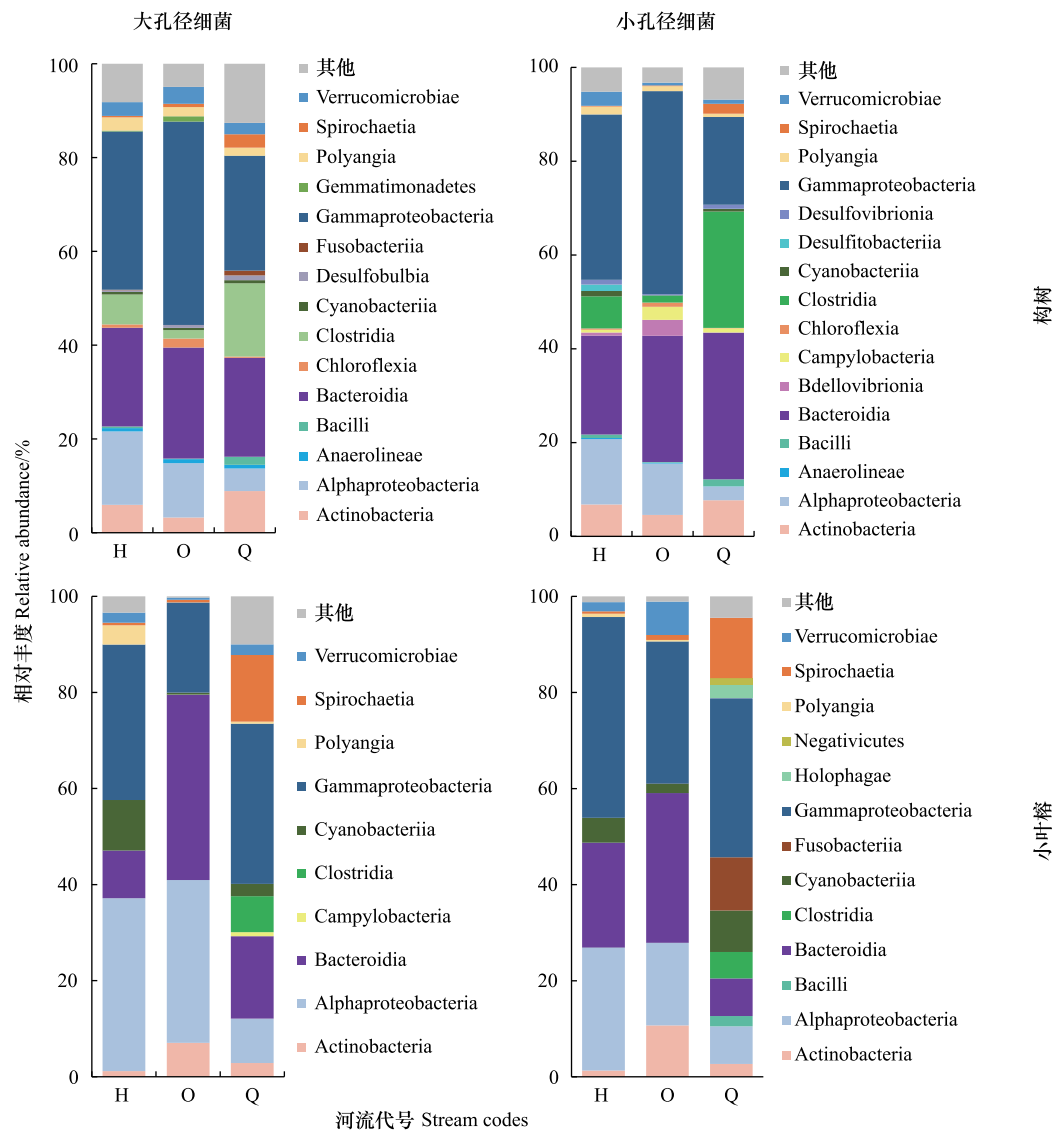


图 5 不同城镇化下分解袋中细菌纲水平的相对丰度(>1%)
Fig.5 Relative abundance of bacterial classes in different urbanization (>1%)

表 3 构树和小叶榕的初始理化性质(平均值±标准误;n=5)

Table 3 Initial physical and chemical traits of <i>Broussonetia papyrifera</i> and <i>Ficus microcarpa</i> (mean±SE, n=5)									
指标 Parameters	碳 C/ (mg/g)	氮 N/ (mg/g)	磷 P/ (mg/g)	木质素 Lignin/ (mg/g)	纤维素 Cellulose/ (mg/g)	木质素/氮 lignin/N	碳氮比 C/N	碳磷比 C/P	氮磷比 N/P
构树 <i>B. papyrifera</i>	313.09±2.46b	20.56±0.41a	2.89±0.01a	46.98±5.13b	187.73±6.47a	2.28±0.54b	15.22±0.33b	108.33±1.57b	7.11±0.12b
小叶榕 <i>F. microcarpa</i>	382.88±1.93a	13.64±0.73b	1.34±0.21b	116.47±2.47a	192.17±4.67a	8.53±0.50a	28.07±0.80a	285.73±7.33a	10.17±0.07a

同一行中,不同字母表示物种间初始性状存在显著差异

两种叶片的质量损失率比值随城镇化发生变化。在黑水滩河中,构树与小叶榕平均质量损失率的比值为 2.07:1,而在清水溪中,这一比值升高到 2.37:1。构树凋落物在大小孔径分解袋之间的质量损失率比值的变化幅度大于小叶榕。在黑水滩河、龙凤溪和清水溪中,构树大小孔径分解袋之间质量损失率比值分别为 1.20、1.23和 0.76,而小叶榕大小孔径分解袋之间的质量损失率比值分别为 1.05、1.02 和 0.92。

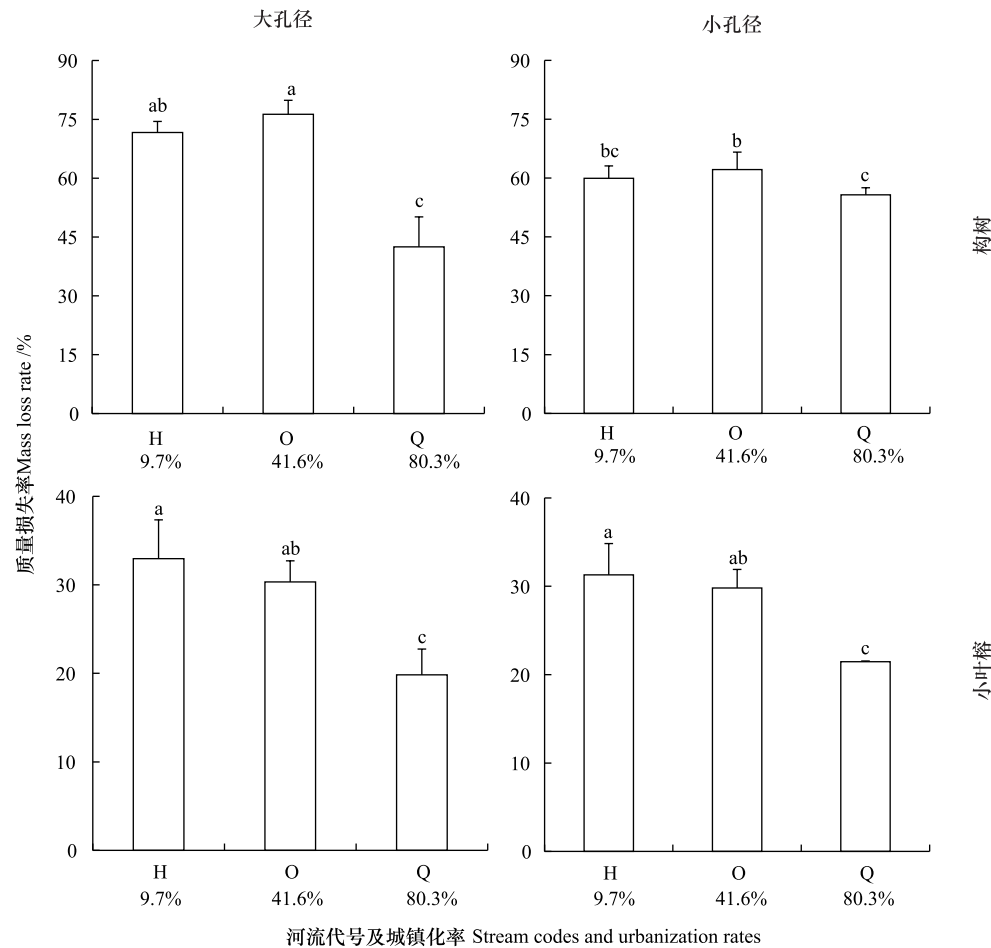


图 6 不同城镇化率下河流中凋落物分解质量损失率

Fig.6 Mass loss rate of litter decomposition mass in streams under different urbanization rates

不同字母表示差异显著

3 讨论

3.1 城镇化下河流理化性质和底栖动物的变化特征

不透水面积比 (Percentage of impervious area, PIA) 是表征城镇化强度的常用指标^[22—24]。本研究中高城镇化率的河流,理化因子中的水温、氮磷等养分含量显著增加、溶解氧显著降低近乎缺氧状态(表 1);底栖动物的耐污种(寡毛纲、蛭纲与摇蚊科为主)占比增加至约 90%、EPT 敏感种消失,水生昆虫丰富度明显下降。城镇中形成的热岛效应使水温升高^[25],高度城镇化区域的生活和工业区排放更多含有机物、氮磷等养分的污水,同时,不透水面积增加后,地面径流截留能力变弱使得更多的有机物、氮磷等养分以面源污染的形式进入河流^[26—29],进而促进了水体中浮游藻类及微生物的生命作用,消耗了更多的溶解氧^[30—31],清水溪的 DO 浓度仅为 2.77 mg/L。而相比 EPT 等敏感种群,寡毛纲等耐污种具有血红蛋白,在缺氧的水体环境中具有更强的适应性^[32],因此其占比在高城镇化率的河流中上升,而 EPT 敏感种消失。以往针对底栖动物的研究集中在较低的 PIA 范围,发现 PIA 在 6%—15% 间存在阈值,超过阈值时底栖动物群落组成产生突变^[33—34];Fogaca^[35]等发现巴西 Maringá 市周边河流在 PIA 从 1.6% 上升至 9.3% 时,EPT 敏感种丰富度显著下降,撕食者类群消失;Wang^[36]等发现当 PIA 大于 11% 时,寡毛纲密度与占比急剧上升,PIA 为 24% 时趋于稳定;本研究中以 EPT 种群为主的撕食者类群在从 PIA = 41.6% 到 80.3% 的变化中消失,寡毛纲的密度与占比显著上升;因此,底栖动物群落组成与 PIA 之间可能存在多阶梯式的非线性关系。

随城镇化率的升高,底栖动物功能型特征随之发生变化。低城镇化率河流中,以落叶为基础的腐败食物链发达,粗有机物颗粒较多,以蜉蝣目、毛翅目等敏感种为主的撕食者类群繁盛。而在高城镇化率河流中,有机颗粒被不断加工转化为细有机颗粒碎屑,在凋落物分解中起主要作用的撕食者类群食物严重减少^[37],因而消失(表2);而食碎屑者食物来源充足^[38],以苏式尾鳃蚓为主的食碎屑者成为优势功能群,占比较高(49.74%)。

3.2 不同城镇化下河流凋落物分解规律

两种凋落物叶片的质量损失率在低、中城镇化河流中相对较高,而在高城镇化河流中显著下降(构树和小叶榕叶片的质量损失率分别下降了约1/4和1/3)(图6)。高城镇化河流中更多的有毒化合物(如氨)、污染物沉积和低溶氧的恶劣水质环境(表1),导致了分解者群落中真菌丰度的下降和底栖动物撕食者的消失(表2,图4、5),进而导致了高城镇化河流中的凋落物分解功能的严重退化^[39]。温带的研究综述表明凋落物分解速率随营养程度先升高至峰值后下降^[40],而本研究中凋落物分解速率随城镇化率的升高先稳定后剧烈下降。文献中的河流仅小部分为城镇河流,营养程度范围偏低(无机氮浓度0.001—3mg/L, PO_4^{3-} 浓度0.001—0.25mg/L),凋落物分解速率在无机氮浓度为0.3—1mg/L, PO_4^{3-} 浓度约为0.01mg/L的营养程度时开始下降,仅约为本研究的低城镇化水平(黑水滩河,PIA=9.7%)对应的营养程度。本研究在更高城镇化率的重污染河流开展,峰值营养程度约为文献中的4倍(表1),凋落物分解速率在PIA>41.6%才开始显著下降。本研究中,三条河流中构树叶片的的质量损失率均显著高于小叶榕,这可能是由于构树更低的C/P及木质素/N等理化性质特征更利于微生物在叶片上的定殖,其分解活动使叶片拥有更高的营养与底栖动物适口性,因此更易分解^[41];但小叶榕的质量损失率在高城镇化河流的下降幅度比构树大。这可能是由于真菌特别是丝孢菌的生长在高城镇化率河流受到抑制(图4),其他研究证实了丝孢菌对降解木质素等大分子物质的重要作用^[42],由此木质素含量较高的小叶榕的分解受到了更大程度的抑制。

凋落物分解的研究大多集中在温带区域和源头清洁溪流,广泛使用代表性的橡树(*Quercus palustris*)和桤木(*Alnus cremastogyne*)作为难分解和易分解物种进行研究^[43—44];而亚热带尤其是城镇河流分解研究相对较少^[45]。本研究开展于三峡库区典型的亚热带山地城镇区域,采用的构树和小叶榕是西南地区山地城镇河岸带常见乡土树种,分布广泛;在更高城镇化率下重污染河流方面对凋落物分解规律进行了拓展。

3.3 微生物和底栖动物在城镇河流凋落物分解中的相对贡献

在中低城镇化率的黑水滩河和龙凤溪,底栖动物和微生物(细菌、真菌)共同参与分解的大孔分解袋质量损失大于仅微生物参与分解的小孔分解袋,底栖动物在分解过程起到约20%的正面贡献(图6)。这可能一方面两条河流都具有底栖动物撕食者直接参与凋落物的取食,另一方面,底栖动物对微生物的适当取食可能刺激某些关键分解微生物生长,从而增加微生物对叶片有机质的需求^[46],间接促进凋落物质量损失。例如*Tetracladium*等在凋落物分解中起重要贡献的丝孢菌的比例在大孔分解袋中更高,其在黑水滩河大孔径分解袋中(36.6%)约是其在小孔径中的6倍(图4)。

在高城镇化率的清水溪中大孔分解袋质量损失小于小孔,底栖动物在凋落物分解过程的相对贡献转化为负(图6)。这可能是高度城镇化下的高 NH_4^+-N 和 NO_2^--N 浓度、低溶氧等条件导致了底栖动物摄食功能群的转变(撕食者消失,捕食者、食碎屑者等成为主要优势类群),其对微生物的过度取食使得底栖动物的相对贡献降低^[47]。此时,微生物分解者成为凋落物分解过程的主要贡献者,其中细菌的总丰度随城镇化率上升而升高,真菌的丰度降低。这可能是高城镇化率河流较低的溶解氧抑制了真菌的呼吸作用^[48],而细菌相比真菌更能适应高城镇化率河流的恶劣水环境^[46]。因此,随着城镇化率的升高,微生物对凋落物分解过程的贡献比重逐渐上升,其中细菌逐渐发挥较真菌更大的相对贡献,而底栖动物的相对贡献逐渐由正向转化为负向。

此外,分解者群落在不同种叶片上随城镇化率产生的贡献转变存在差异。随着城镇化率的升高,底栖动物对构树叶片分解的贡献从23%变化到-24%,而对小叶榕的贡献从5%变化到-8%。相比小叶榕,底栖动物在构树叶片的分解中发挥了更大正面/负面的影响(构树叶片拥有更显著的大孔/小孔分解速率差异),这可能是由于易分解叶片能够吸引更多的底栖动物定殖^[45],底栖动物对易分解叶片的分解贡献随着城镇化率的

变化产生了更大的转变。

4 结论

(1) 城镇化与河流水温与营养盐浓度正相关,与溶氧浓度负相关,城镇化率上升河流水质恶化,凋落物分解功能在高城镇化率河流中严重退化;难分解凋落物受高度城镇化的负面影响更为显著。

(2) 随着城镇化率上升,河流叶片上真菌丰度下降,细菌丰度上升,微生物群落结构改变;底栖动物的敏感种减少而耐污种占比增加,对凋落物分解起主要作用的撕食者消失;城镇河流凋落物分解过程中微生物起主要作用,随着城镇化率的升高,微生物中细菌的相对贡献上升,真菌的相对贡献下降,底栖动物的相对贡献逐渐下降,底栖动物对易分解树种的贡献下降更为显著。

(3) 本研究探明了亚热带山地河流的不同城镇化率下两种凋落物的分解规律及分解者类群的相对贡献变化,为阐明城镇河流凋落物分解的退化机制提供了科学依据。

参考文献 (References):

- [1] Yang T T, Wang Y Q, Zhou T, Yang J, Liu M M, Shang Y Z, Zhang Y Y, Hei P F. Modeling microbial impact on macrophyte debris decomposition in macrophyte-dominated eutrophic lakes. *Science of the Total Environment*, 2024, 946: 174442.
- [2] Peng F J, Pan C G, Zhang N S, ter Braak C J F, Salvito D, Selck H, Ying G G, Van den Brink P J. Benthic invertebrate and microbial biodiversity in sub-tropical urban rivers: correlations with environmental variables and emerging chemicals. *Science of the Total Environment*, 2020, 709: 136281.
- [3] Zhao B Y, Xing P, Wu Q L. Microbes participated in macrophyte leaf litters decomposition in freshwater habitat. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, 93(10). DOI: 10.1093/femsec/fix108.
- [4] Zhang Y, Leung J Y S, Zhang Y, Cai Y J, Zhang Z M, Li K Y. Agricultural activities compromise ecosystem health and functioning of rivers: insights from multivariate and multimetric analyses of macroinvertebrate assemblages. *Environmental Pollution*, 2021, 275: 116655.
- [5] Wang L, Zhang J, Li H L, Yang H, Peng C, Peng Z S, Lu L. Shift in the microbial community composition of surface water and sediment along an urban river. *Science of the Total Environment*, 2018, 627: 600-612.
- [6] Piano E, Souffreau C, Merckx T, Baardsen L F, Backeljau T, Bonte D, Brans K I, Cours M, Dahirel M, Debortoli N, Decaestecker E, De Wolf K, Engelen J M T, Fontaneto D, Gianuca A T, Govaert L, Hanashiro F T T, Higuiri J, Lens L, Martens K, Matheve H, Matthysen E, Pinseel E, Sablon R, Schön I, Stoks R, Van Doninck K, Van Dyck H, Vanormelingen P, Van Wichelen J, Vyverman W, De Meester L, Hendrickx F. Urbanization drives cross-taxon declines in abundance and diversity at multiple spatial scales. *Global Change Biology*, 2020, 26(3): 1196-1211.
- [7] Lin Q Y, Zhang Y X, Marrs R, Sekar R, Luo X, Wu N C. Evaluating ecosystem functioning following river restoration: the role of hydromorphology, bacteria, and macroinvertebrates. *Science of the Total Environment*, 2020, 743: 140583.
- [8] Pye M C, Vaughan I P, Ormerod S J, Durance I. Organic litter dynamics in headwater streams draining contrasting land uses. *Hydrobiologia*, 2023, 850(15): 3375-3390.
- [9] Santschi F, Gounand I, Harvey E, Altermatt F. Leaf litter diversity and structure of microbial decomposer communities modulate litter decomposition in aquatic systems. *Functional Ecology*, 2018, 32(2): 522-532.
- [10] 岳楷, 杨万勤, 张川, 彭艳, 黄春萍, 吴福忠. 高寒森林不同生境对凋落叶分解灰分动态的影响. *生态学报*, 2017, 37(9): 3096-3105.
- [11] Kotze D, Setälä H. Urbanisation differently affects decomposition rates of recalcitrant woody material and labile leaf litter. *Urban Ecosystems*, 2022, 25(1): 65-74.
- [12] Santonja M, Rodríguez-Pérez H, Le Bris N, Piscart C. Leaf nutrients and macroinvertebrates control litter mixing effects on decomposition in temperate streams. *Ecosystems*, 2020, 23(2): 400-416.
- [13] Pereira A, Geraldine P, Lima-Fernandes E, Fernandes I, Cássio F, Pascoal C. Structural and functional measures of leaf-associated invertebrates and fungi as predictors of stream eutrophication. *Ecological Indicators*, 2016, 69: 648-656.
- [14] Graças M A S A B. Methods to study litter decomposition: a practical guide. Dordrecht; New York: Springer, 2005.
- [15] López-Rodríguez J M, Martínez-Megías C, Salgado-Charrao C A, et al. The effect of large predators on the decomposition rate and the macroinvertebrate colonization pattern of leaves in a Mediterranean stream. *International Review of Hydrobiology*, 2012, 97(2): 73-73., 2018, 103(5/6): 90-98.
- [16] Ferreira V, Silva J, Cornut J, Sobral O, Bachelet Q, Bouquerel J, Danger M. Organic-matter decomposition as a bioassessment tool of stream functioning: a comparison of eight decomposition-based indicators exposed to different environmental changes. *Environmental Pollution*, 2021, 290: 118111.
- [17] 国家环境保护总局水和废水监测分析方法编委会. 水和废水监测分析方法. 4 版. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
- [18] Tachet H, Richoux P, Bournaud M, Usseglio-Polatera P. Invertébrés d'eau douce Systematique, biologie, écologie//. Paris: CNRS, 2002.
- [19] Caporaso J G, Lauber C L, Walters W A, Berg-Lyons D, Lozupone C A, Turnbaugh P J, Fierer N, Knight R. Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(Suppl 1): 4516-4522.
- [20] Tolkkinen M, Mykrä H, Annala M, Markkola A M, Vuori K M, Muotka T. Multi-stressor impacts on fungal diversity and ecosystem functions in streams: natural vs. anthropogenic stress. *Ecology*, 2015, 96(3): 672-683.

- [21] Seastedt T R, Todd T C, James S W. Experimental manipulations of the arthropod, nematode and earthworm communities in a North American tallgrass prairie. *Pedobiologia*, 1987, 30(1): 9-18.
- [22] Nguyen H H, Gericke A, Venohr M. Importance of different imperviousness measures for predicting runoff and nutrient emissions from non-urban and urban land-uses at large spatial coverage. *Journal of Environmental Management*, 2022, 315: 115105.
- [23] Martins R T, Couceiro S R M, Melo A S, Moreira M P, Hamada N. Effects of urbanization on stream benthic invertebrate communities in Central Amazon. *Ecological Indicators*, 2017, 73: 480-491.
- [24] Classen-Rodríguez L, Gutiérrez-Fonseca P E, Ramírez A. Leaf litter decomposition and macroinvertebrate assemblages along an urban stream gradient in Puerto Rico. *Biotropica*, 2019, 51(5): 641-651.
- [25] Ponti S, Guglielmin M. How can the floor area types of a university campus mitigate the increase of urban air temperature? *Landscape and Ecological Engineering*, 2023, 19(3): 485-501.
- [26] Goel P, Saxena A, Singh D S, Verma D. Impact of rapid urbanization on water quality index in groundwater fed Gomati River, Lucknow, India. *Current Science*, 2018, 114(3): 650.
- [27] Wanek A S, Hargiss C L M, Norland J, Ellingson N. Assessment of water quality in ponds across the rural, peri-urban, and urban gradient. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2021, 193(11): 694.
- [28] Pang X, Gao Y, Guan M F. Linking downstream river water quality to urbanization signatures in subtropical climate. *Science of the Total Environment*, 2023, 870: 161902.
- [29] Wang J, Zhang S H, Guo Y P. Analyzing the impact of impervious area disconnection on urban runoff control using an analytical probabilistic model. *Water Resources Management*, 2019, 33(5): 1753-1768.
- [30] Sun W, Xia C Y, Xu M Y, Guo J, Sun G P. Seasonality affects the diversity and composition of bacterioplankton communities in Dongjiang River, a drinking water source of Hong Kong. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 1644.
- [31] Wallace R B, Gobler C J. The role of algal blooms and community respiration in controlling the temporal and spatial dynamics of hypoxia and acidification in eutrophic estuaries. *Marine Pollution Bulletin*, 2021, 172: 112908.
- [32] Lindner E. Ferritin and hemoglobin in chloragogue of lumbricids (*Oligochaeta*). *Zeitschrift Fur Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*; Vienna, Austria, 1965, 66(6): 891-913.
- [33] Zúñiga-Sarango W, Gaona F P, Reyes-Castillo V, Iñiguez-Armijos C. Disrupting the biodiversity-ecosystem function relationship: response of shredders and leaf breakdown to urbanization in Andean streams. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2020, 8: 592404.
- [34] Miller W, Boulton A J. Managing and rehabilitating ecosystem processes in regional urban streams in Australia. *Hydrobiologia*, 2005, 552(1): 121-133.
- [35] Fogaça F N O, Gomes L C, Higuti J. Percentage of impervious surface soil as indicator of urbanization impacts in neotropical aquatic insects. *Neotropical Entomology*, 2013, 42(5): 483-491.
- [36] Wang Q, Roß-Nickoll M, Wu D, Deng W, Wang Z J, Yuan X Z, Zhang Y G. Impervious area percentage predicated influence of rapid urbanization on macroinvertebrate communities in a Southwest China river system. *Science of the Total Environment*, 2018, 627: 104-117.
- [37] 刘东晓, 于海燕, 刘朔孺, 胡尊英, 俞建, 王备新. 城镇化对钱塘江中游支流水质和底栖动物群落结构的影响. *应用生态学报*, 2012, 23(5): 1370-1376.
- [38] Morse C C, Hurn A D, Cronan C. Impervious surface area as a predictor of the effects of urbanization on stream insect communities in Maine, USA. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2003, 89(1): 95-127.
- [39] Lecerf A, Usseglio-Polatera P, Charcosset J Y L, Bracht B, Chauvet E. Assessment of functional integrity of eutrophic streams using litter breakdown and benthic macroinvertebrates. *Archiv Für Hydrobiologie*, 2006, 165(1): 105-126.
- [40] Woodward G, Gessner M O, Giller P S, Gulis V, Hladysz S, Lecerf A, Malmqvist B, McKie B G, Tiegs S D, Cariss H, Dobson M, Eloegi A, Ferreira V, Graça M A S, Fleituch T, Lacoursière J O, Nistorescu M, Pozo J, Risnoveanu G, Schindler M, Vadineanu A, Vought L B M, Chauvet E. Continental-scale effects of nutrient pollution on stream ecosystem functioning. *Science*, 2012, 336(6087): 1438-1440.
- [41] Battle J M, Mihuc T B. Decomposition dynamics of aquatic macrophytes in the lower Atchafalaya, a large floodplain river. *Hydrobiologia*, 2000, 418(1): 123-136.
- [42] Wymore A S, Compson Z G, Liu C M, Price L B, Whitham T G, Keim P, Marks J C. Contrasting rRNA gene abundance patterns for aquatic fungi and bacteria in response to leaf-litter chemistry. *Freshwater Science*, 2013, 32(2): 663-672.
- [43] Abelho M, Canhoto C. The role of carbon, nitrogen, and phosphorus in leaf decomposition mediated by aquatic fungi. *Limnetica*, 2020, 39(1): 275-282.
- [44] Jonczak J, Parzych A, Sobisz Z. Decomposition of Four Tree Species Leaf Litters in Headwater Riparian Forest. *Baltic Forestry*, 2015, 21(1): 133-143.
- [45] Wang F, Lin D M, Li W, Dou P P, Han L, Huang M F, Qian S H, Yao J M. Meiofauna promotes litter decomposition in stream ecosystems depending on leaf species. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(17): 9257-9270.
- [46] Numberger D, Zoccarato L, Woodhouse J, Ganzert L, Sauer S, Márquez J R G, Domisch S, Grossart H P, Greenwood A D. Urbanization promotes specific bacteria in freshwater microbiomes including potential pathogens. *Science of the Total Environment*, 2022, 845: 157321.
- [47] Villanueva V D, Albariño R, Canhoto C. Positive effect of shredders on microbial biomass and decomposition in stream microcosms. *Freshwater Biology*, 2012, 57(12): 2504-2513.
- [48] Beltrán-Flores E, Tayar S, Blánquez P, Sarrà M. Effect of dissolved oxygen on the degradation activity and consumption capacity of white-rot fungi. *Journal of Water Process Engineering*, 2023, 55: 104105.