

論文

暖温帯山地小溪流における常緑広葉樹、落葉広葉樹および針葉樹の落葉の分解*¹高木正博・亀井一郎・伊藤 哲*²

高木正博・亀井一郎・伊藤 哲：暖温帯山地小溪流における常緑広葉樹、落葉広葉樹および針葉樹の落葉の分解 九州森林研究 70 : 43 - 47, 2017 溪流生態系において河道内の落葉は重要なエネルギー源である。本研究では研究例の少ない暖温帯での溪流中の落葉の分解過程を明らかにすることを目的として2つの実験を行った。その結果、常緑広葉樹葉（5種）の平均葉重量残存率は落葉広葉樹葉（4種）および針葉樹葉（2種）より大きかった。種ごとの葉重量残存率は葉強度が大きく、リグニンとグルカンの濃度が高い種が大きかった。また冬期と夏期に同じ5種の分解速度を測定したところ夏期の方が速かったが、積算水温を基準とした分解率は違いが無かった。種ごとの分解速度の順番は冬期と夏期で同じであった。以上、常緑広葉樹の落葉は物理的および化学的な分解に対する抵抗性を有するため落葉後の水温が高い時期でも分解されにくいことが分かった。このことは暖温帯溪流では冬期の落葉広葉樹と夏期の常緑広葉樹の落葉により、年間のうち長い期間にわたりエネルギー源が存在しうる可能性を示している。

キーワード：溪流、常緑広葉樹、暖温帯、落葉分解、リターバッグ法

I. はじめに

溪流生態系において、河道に供給される河畔植生からの落葉は河道内の生物にとって重要なエネルギー源である (Fisher and Likens, 1973)。河道内において落葉はいくつかの異なる作用を連続的に受けて分解していく (Webster and Benfield, 1986)。すなわち、初期の水溶性物質の溶脱、微生物による変成、水生昆虫による被食、および物理的な破碎である。これらの一連の過程は、水温、水流、水質および生物群集などの外的要因と、葉の化学的および物理的な内的要因の両方の影響を受ける (Abelho, 2008)。この外的要因と内的要因は生物群系によって異なるため、分解過程も生物群系によって異なる (Graça *et al.*, 2015)。ところが既存の研究の多くが冷温帯と熱帯を対象にしており (Tank *et al.*, 2010)、この両者の中間に位置する暖温帯での研究例は少ない。

南九州地方の太平洋岸側の地域は暖温帯に位置し、夏期に梅雨と台風の影響で降水量が多い。降水に伴う溪流の増水は落葉の物理的破碎を促進する (Niu and Dudgeon, 2011)。暖温帯で優占する常緑広葉樹の落葉は、熱帯の常緑広葉樹のそれと同様の分解過程を示すと考えられる。しかし熱帯では落葉が年間を通して発生するのに対して、暖温帯での常緑樹の落葉は初夏に集中する。暖温帯の溪流では谷底部は冷涼なために落葉広葉樹も同時に生育している (Ito *et al.*, 2006)。

このような特徴を有する暖温帯溪流での落葉の分解過程を明らかにするために、本研究ではリターバッグ法を用いて以下の2つの実験を行った。実験1では、常緑広葉樹、落葉広葉樹および針葉樹のそれぞれの落葉時期における葉重量残存率を測定し、内的要因との関係を明らかにすることを目的とした。冷温帯や熱帯と同様に、物理的および化学的に分解されにくい性質を持つ種の落葉は葉重量残存率が大きいと予測した。実験2では、冬期と夏期

に同じ種の落葉の分解速度を測定し、落葉分解に対する外的要因と内的要因を分離して評価することを目的とした。葉のタイプ (落葉広葉樹葉、常緑広葉樹葉、針葉樹葉) に依存せず、冬期に比べて夏期の方が、分解を促進する水温や水流などの外的要因の影響を受けて分解速度が大きいと予測した。

II. 試験地と方法

1. 試験地

実験1と実験2ともに宮崎平野の丘陵地帯に位置する宮崎大学農学部附属田野フィールド (演習林) 内の3次谷の溪流で行った。沿岸から15 km 内陸に位置し (31° 51' 37" N, 131° 18' 4" E)、標高は115 mであった。過去10年間の年平均気温と年降水量の平均値は17.4℃および2790 mmであった。実験を行った溪流の河道の平水時の幅と深さの平均値は2 mおよび15 cmであった。河床には大礫もしくは中礫が堆積していた。河畔の植生は主にシイ、アカメヤナギ、ヒノキ、アオキおよびイヌビワなどが生育していた。

2. 実験1

実験1は2008年1月から (冬期) と7月から (夏期) に行った。冬期では南九州の河畔林に出現する落葉広葉樹4種 (イイギリ、イヌビワ、クマノミズキ、ホオノキ) と日本国内の主要な造林樹種である針葉樹2種 (スギ、ヒノキ) を対象にした。夏期では溪流沿いに多く出現する常緑広葉樹5種 (アオキ、イチイガシ、シイ、タブノキ、ヤマビワ) を対象とした。2007年10月と2008年5月に落葉したばかりの葉を試験地近くで拾い集めて風乾したのち、それぞれ冬期と夏期の実験に供した。落葉を封入したリターバッグは水生昆虫の影響を把握するために (Kochi and Yanai, 2006)、2つのタイプを用いた。細メッシュバッグとして

*¹ Takagi, M., Kamei, I. and Ito, S. : Litter breakdown of evergreen and deciduous broadleaves, and conifer needles in a warm-temperate mountain stream in Japan.

*² 宮崎大学農学部 Fac. Agr., Univ. Miyazaki, Miyazaki 889-2192, Japan.

表-1 落葉の物理的および化学的特性

種名	葉タイプ	比葉面積 (cm ² /g)	C/N 比	葉強度 (kN/m)	リグニン濃度 (% (w/w))	グルカン濃度 (% (w/w))
クマノミズキ	D	123 ± 6	39 ± 0.33	0.42	43.7 ± 0.15	9.4 ± 0.10
イヌビワ	D	227 ± 28	28 ± 0.21	0.50	17.9 ± 0.07	16.8 ± 0.13
イイギリ	D	148 ± 14	51 ± 0.47	0.52	32.6 ± 0.21	15.5 ± 0.06
ホオノキ	D	119 ± 11	51 ± 0.20	0.68	43.7 ± 0.35	17.3 ± 0.06
アオキ	E	301 ± 38	31 ± 0.31	0.78	37.5 ± 0.06	18.5 ± 0.06
シイ	E	91 ± 10	24 ± 0.06	1.35	41.7 ± 0.10	17.6 ± 0.21
ヤマビワ	E	61 ± 4	43 ± 0.24	1.36	45.8 ± 0.23	21.0 ± 0.17
タブノキ	E	59 ± 2	86 ± 0.67	1.66	41.6 ± 0.33	19.6 ± 0.39
イチイガシ	E	59 ± 3	42 ± 0.10	1.74	45.2 ± 0.24	22.1 ± 0.16
ヒノキ	C	55 ± 5	50 ± 0.36	1.54	41.7 ± 0.17	12.9 ± 0.19
スギ	C	30 ± 3	46 ± 0.52	1.64	52.2 ± 0.01	13.1 ± 0.14

平均値 ± 標準誤差を示す。葉タイプの D, E および C はそれぞれ落葉樹広葉葉, 常緑広葉樹葉および針葉樹葉を示す。

サイズが 40 cm × 23 cm で 2 mm メッシュのナイロンバッグを用いた。穴あきバッグとして、細メッシュバッグに 5 cm 間隔で 1 cm の穴を多数開けたものを用いた。後者は幅が 1 cm の水生昆虫はバッグ内に入り可能と想定された。リターバッグには風乾重で 6.0 ± 0.3 g の落葉を、各種とも両バッグタイプで 3 バッグずつに封入した。一部の落葉は 70 °C で一定重になるまで乾燥させ乾燥重量を測定し、風乾重と乾燥重量の比を求め、風乾重から乾燥重量へ変換する際に用いた。冬期と夏期それぞれ 1 月 25 日と 7 月 24 日に浸水させ共に 58 日後に回収した。リターバッグは常時流れのある瀬の河床に打ち付けたステンレス杭にステンレス針金でくくりつけた。3 本の杭を細メッシュバッグ用、別の 3 本の杭を穴あきバッグ用とし、1 本の杭には冬期も夏期も総ての種を 1 バッグずつくくりつけた。回収されたバッグは実験室に持ち帰り水を張ったバット内で落葉を取り出し、70 °C で一定重になるまで乾燥させた。浸水前の乾燥重量に対する浸水後の乾燥重量の比を葉重量残存率として算出した。

3. 実験 2

実験 2 は 2009 年 2 月から (冬期) と 6 月から (夏期) に、細メッシュバッグのみを用いて行った。冬期と夏期ともに落葉広葉樹 2 種 (イヌビワ, ホオノキ), 常緑広葉樹 2 種 (アオキ, イチイガシ) およびスギの計 5 種を対象とした。広葉樹は実験 1 で対象とした種のうち比葉面積がそれぞれで大きい種と小さい種を選定した。落葉広葉樹とスギの葉は 2008 年 10 月に拾い集め、常緑広葉樹葉は実験 1 の残りを用いた。冬期では 2 月 9 日に浸水させ、29 日, 59 日, および 88 日か 120 日後に回収した。夏期では 6 月 10 日に浸水させ 30 日, 62 日, および 93 日後に回収した。各種とも 3 バッグを用いた。実験 1 でも用いた杭のうち 3 本に、5 種それぞれを 3 バッグずつ取り付けた。各回収回では各杭から各種 1 バッグずつ回収した。浸水前と浸水後の処理は実験 1 と同じであるが、実験 2 では乾燥重量に対する有機物量の比を強熱減量 (AFDM) として求めた。70 °C で乾燥させた落葉を粉砕し、再度乾燥させたのち重量を測定し、500 °C で 5 時間燃焼し、冷却後に重量を測定し、減少分を有機物量として算出した。

水温をステンレス杭に取り付けたデータロガー付きサーミスタ

(おんどとり TR-52 S, TandD) を用いて 1 時間おきに測定した。流速をリターバッグの回収時や増水時に携帯式流速計 (VR-301, ケネック) を用いて試験期間中に数回測定した。電気伝導率と pH を携帯式測定器 (WM-22 EP, 東亜ディーケーケー) を用いて 2008 年の 2 月と 8 月に測定した。

落葉の化学的特性と比葉面積の測定を実験 1 のために拾い集めた葉を用いて行った。C/N 比を NC アナライザ (2400, パーキンエルマー) を用いて分析した。酸不溶性リグニンと、セルロースの主成分であるグルカンの濃度を硫酸加水分解法と液体クロマトグラフィにより分析した (Sluiter *et al.*, 2010)。比葉面積は葉面積を乾燥重量で除して求めた。葉強度は黒川ら (2013) によって生葉を対象に行われたパンチテストの結果を引用した。比葉面積の繰り返しは 5, 化学的特性の繰り返し数は 3 であった。

4. 統計分析

実験 2 における AFDM の重量減少過程は次に示す指数関数モデルで近似した。 $W_t = W_0 \exp^{-kt}$ 。ここで、 t は浸水したのちの経過日数 (d) もしくは各回収日までの浸水期間の日平均水温を積算した積算水温 (°C) を示す。 W_0 はリターバッグに詰めた初期の葉の AFDM, W_t は t における AFDM, k は分解係数であり、

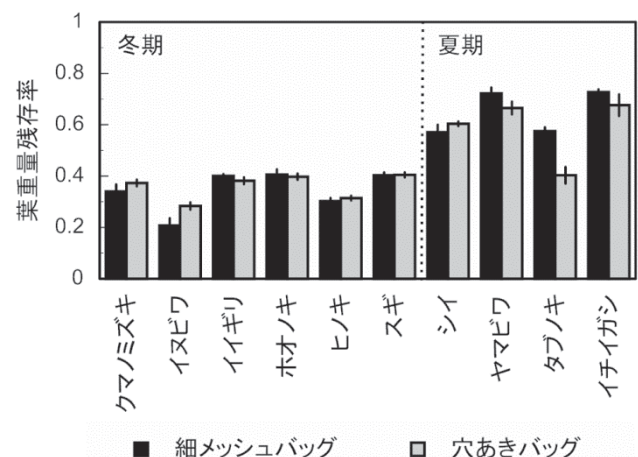


図-1. 浸水後 58 日後の種ごとの平均葉重量残存率
縦棒は標準誤差を示す。

表-2. 葉重量残存率と各葉特性との相関係数

葉特性	細メッシュバッグ	穴あきバッグ
比葉面積	-0.383	-0.456
C/N比	0.116	-0.073
葉強度	0.648	0.636
リグニン濃度	0.494	0.640
グルカン濃度	0.854	0.746

太字は5%有意を、太字と下線は1%有意をそれぞれ示す。

t が浸水日数(分解速度(d^{-1}))と積算水温(分解率($^{\circ}C^{-1}$))のそれぞれに求められた。

実験1における葉重量残存率に対するリターバッグのタイプ、種および葉のタイプ(落葉広葉樹葉, 常緑広葉樹葉, 針葉樹葉)の影響を、種が葉のタイプにネストされた3元分散分析を用いて解析した。差が有意となった場合は多重分析(Tukey HSD test)を行った。それぞれの種におけるリターバッグのタイプの影響はWilcoxon rank sum testにより解析した。落葉の化学的および物理的特性の種間差を、種が葉のタイプにネストされた2元分散分析により解析した。葉重量残存率と葉特性の相関関係をSpearmanの順位相関係数により解析した。実験2におけるそれぞれの種の分解係数の季節間差(冬期と夏期)をログ変換したWtを用いて共分散分析により解析した。これらの統計解析はJMP4(SAS Inst.)を用いて行った。

Ⅲ. 結果

1. 実験期間中の外的要因の概況

実験1における冬期と夏期の実験期間中の降水量はそれぞれ135 mmと996 mmであり、実験2ではそれぞれ406 mmと

610 mmであった。実験1と実験2の夏期の実験期間中のそれぞれの最大日降水量は316 mmと100 mmであった。水温は6 $^{\circ}C$ から23 $^{\circ}C$ の範囲であった。2008年の2月と8月に測定された電気伝導度とpHはそれぞれ148 $\mu S/cm$ と87 $\mu S/cm$ およびpH 7.8とpH 7.4であった。測定された最低と最高の流速はそれぞれ1 cm/sと150 cm/sであった。

2. 実験1

常緑広葉樹葉の平均葉重量残存率は他の葉タイプより大きかった。冬期の落葉広葉樹葉と針葉樹葉, 夏期の常緑広葉樹葉のそれぞれの平均葉重量残存率は0.337, 0.364および0.618およびであった。3元分散分析の結果, これらの差は有意に異なった($F=267.3, p<0.0001$) (図1)。落葉広葉樹葉と針葉樹葉の差は有意では無かった。一方, 常緑広葉樹葉のそれぞれ落葉広葉樹葉と針葉樹葉との差は有意であった。葉重量残存率の差は種間では有意であったが($F=23.91, p<0.0001$), リターバッグのタイプの差は有意では無かった($F=1.88, p=0.176$)。それぞれの種において, 異なるリターバッグのタイプ間での葉重量残存率の違いが有意な種は無かった。なおアオキは浸水期間中に総て分解したために解析から除いた。

落葉の化学的および物理的な特性の結果を表1に示す。落葉広葉樹葉, 常緑広葉樹葉および針葉樹葉のそれぞれの葉特性の平均値はこの順に, 比葉面積は154 cm^2/g , 114 cm^2/g および43 cm^2/g , 葉強度は0.53 kN/m, 1.38 kN/mおよび1.59 kN/m, C/N比は42.45および48, リグニン濃度は34.5%, 42.4%および47.0%, グルカン濃度は14.8%, 19.8%および13.0%であった。比葉面積は針葉樹葉が落葉広葉樹葉と常緑広葉樹葉に比べて小さかった($F=23.64, p<0.0001$)。リグニン濃度($F=1287.9, p<0.0001$)と葉強度($F=14.2, p<0.005$)は針葉樹葉が他2つの葉タイプより大きく, 常緑広

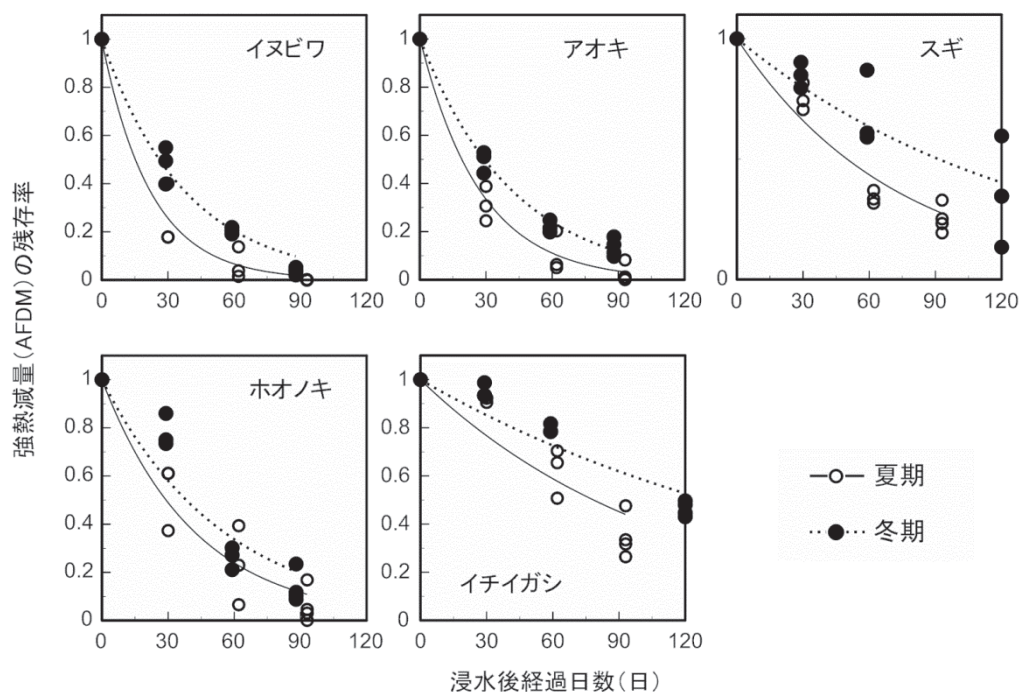


図-2. 夏期および冬期の強熱減量 (AFDM) の減少過程

表-3. 浸水日数および積算水温により算出された冬期と夏期の落葉の分解係数 (k), 指数関数モデルの相関係数 (r^2) および共分散分析 (ANCOVA) の結果

種名	冬期		夏期		ANCOVA	
	k	r^2	k	r^2	F	P
浸水日数 (d^{-1})						
イヌビワ	0.0265	0.975	0.0453	0.953	15.76	<0.001
ホオノキ	0.0181	0.891	0.0238	0.882	1.53	0.232
アオキ	0.0238	0.984	0.0366	0.964	6.53	0.020
イチイガシ	0.0053	0.939	0.0088	0.860	11.15	0.004
スギ	0.0076	0.770	0.0139	0.930	2.78	0.112
積算水温 ($^{\circ}C^{-1}$)						
イヌビワ	0.0019	0.914	0.0020	0.936	1.49	0.238
ホオノキ	0.0015	0.904	0.0012	0.888	0.02	0.885
アオキ	0.0021	0.976	0.0019	0.964	0.42	0.528
イチイガシ	0.0006	0.876	0.0004	0.883	0.57	0.461
スギ	0.0008	0.729	0.0007	0.930	0.04	0.844

葉樹葉は落葉広葉樹葉より大きかった。グルカン濃度は常緑広葉樹葉が他2つの葉タイプより大きく、落葉広葉樹葉は針葉樹葉より大きかった ($F=459.3$, $p<0.0001$)。種ごとの葉重量残存率と有意な相関が認められた葉特性は葉強度、リグニン濃度およびグルカン濃度であった (表2)。葉強度が大きく、リグニンとグルカンの濃度が高い葉が葉重量残存率が大きかった。

3. 実験2

種ごとの分解速度 (d^{-1}) の速さの順番は夏期と冬期で同じであり、速い順にイヌビワ、アオキ、ホオノキ、スギおよびイチイガシであった (表3)。また総ての種において冬期より夏期の方が早くに分解されたが (図2)、分解速度 (d^{-1}) の差が冬期と夏期で有意であったのは5種中の3種であり、イヌビワ ($F=15.76$, $p<0.001$)、アオキ ($F=6.53$, $p=0.020$) およびイチイガシ ($F=11.15$, $p=0.004$) であった。一方、積算水温を元に算出した分解率 ($^{\circ}C^{-1}$) は、どの種も冬期と夏期で有意な差が認められなかった。すなわち水温の変化に対する重量減少率は夏期と冬期で変化しないが、夏期と冬期では等しい水温の積算値になるまでの時間が異なるので分解速度 (d^{-1}) は異なった。

IV. 考察

実験1の結果、常緑広葉樹葉の分解は水温が高く分解が促進されるはずの夏期であるにもかかわらず、落葉広葉樹葉より遅いことが明らかになった。この常緑樹葉の分解のされにくさは、常緑広葉樹葉自身の内的要因すなわち葉強度が大きく、リグニン濃度とグルカン濃度が高いことによると考えられる。熱帯での常緑広葉樹葉の分解に関する研究では、厚いクチクラが微生物による変性を遅らせるとされている (Canhoto and Graça, 1999)。種ごとの葉重量残存率は葉強度、リグニン濃度およびグルカン濃度と有意な相関が認められた。葉強度の小さい柔らかい葉は分解が速く (Li *et al.*, 2009)、酵素の働きが律速されるためにリグニン含量が高い葉は分解が遅く (Gessner and Chauvet, 1994)、またグルカン濃度が高い葉すなわちセルロース含量が多い葉は分解が遅い

(Ardon and Pringle, 2008) ことが知られている。アオキは常緑樹であるにもかかわらず、実験1では58日間の浸水期間中に分解され尽くしてしまいデータを得ることができなかった。これはアオキが落葉広葉樹なみに比葉面積が大きく葉強度が小さかったためと考えられる。これらの結果から、落葉の溪流中での分解は大まかには常緑か落葉かといった葉タイプごとに異なるが、種ごとの違いは種ごとに異なる化学性や物理性に依存していたことが示唆される。なお実験1と異なり実験2において、アオキが夏期の90日間の浸水でも分解されなかった理由は、2009年は2008年に比べて大雨に伴う増水の程度が穏やかで水流による物理的破碎の影響が小さかったからかもしれない。

実験1において、リターバッグのタイプが異なることによる葉重量残存率の違いは認められなかった。リターバッグに開けられた穴によりリターバッグ内の落葉が葉を餌とする水生昆虫により被食されやすくなるとされているが (Kochi and Yanai, 2006)、一方でメッシュサイズが異なることによる分解の程度は違いが無かったとする熱帯での報告 (Gonçalves *et al.*, 2006) もある。一連の落葉の分解過程では、熱帯では常緑広葉樹葉のために落葉広葉樹葉の冷温帯に比べて水生昆虫による被食の影響が小さいとされている (Boyer *et al.*, 2011)。これは落葉を被食する水生昆虫は丈夫な葉を好まないからである (Chara *et al.*, 2007)。よって本研究でも夏期の常緑広葉樹葉に関しては同様に水生昆虫による被食の影響が小さかった可能性が考えられる。しかし冬期の落葉広葉樹葉についてもリターバッグタイプによる違いが無かったため、今後この点を明らかにするためには水生昆虫についての調査が必要であろう。なおこの結果を受けて実験2では、細くなった落葉が穴から漏れ出す可能性の小さいと思われる細メッシュバッグを用いた。

実験2の結果、葉のタイプによらず冬期に比べて夏期の方が分解が速かった。この夏期に分解を促進させた外的要因は主に水温だと考えられる。積算水温を元に算出した分解率 ($^{\circ}C^{-1}$) は水温によって基準化された分解の程度を示している。この値はどの種も冬期と夏期で違いが無かった。すなわち冬期と夏期の分解速度

(d⁻¹)の違いは水温でほぼ説明ができると考えられる。高い水温は落葉を変性させる微生物の活性を高めることにより、溪流中の落葉の分解を促進しうる (Abelho *et al.*, 2005)。水温以外の落葉の分解を促進しうる外的要因として、物理的破碎をもたらす水流が指摘されている (Niu and Dudgeon, 2011)。しかし本研究の実験2では、夏期の浸水期間中でも大雨に伴う顕著な増水が発生しなかったために、夏期と冬期の違いはほぼ水温で説明できたとと思われる。

実験2において夏期と冬期おける種ごとの分解速度の順番は変わらなかった。実験1で得られた葉特性の結果と照らし合わせると、分解速度の速かった種ほど比葉面積が大きく、葉強度とリグニン濃度が小さかった。上述のように夏期と冬期で異なる外的要因は水温だと考えられる。実験2では細メッシュバッグを用いたことにより、落葉を被食する水生昆虫の影響は制限されていたはずである。したがって微生物による分解に対しては、落葉のもつ種間で異なる物理的および化学的な抵抗性は、水温に依らず同じように発揮されたと考えられる。

以上、暖温帯溪流における落葉の分解過程の特徴として以下の点が明らかになった。常緑広葉樹の落葉は物理的および化学的に分解に対する抵抗性を備えているため、落葉後の水温が高い時期でも分解されにくいことが分かった。熱帯とは異なり初夏に落葉が集中する暖温帯の常緑樹葉は、水温が高い夏期でも冬期の落葉樹葉より長い期間溪流中にとどまりうる。このことは落葉が落葉広葉樹葉のみの冷温帯の溪流に比べて、暖温帯では冬期の落葉広葉樹葉と夏期の常緑広葉樹葉を合わせて、長い期間にわたりエネルギー源が溪流中に存在しうる可能性が示唆された。実験2の結果からは水流による分解の促進の効果は認められなかったが、アオキの分解の程度は実験1と実験2で異なった。このことから暖温帯において頻発する台風などの大雨に伴う増水時には、物理的に弱い種の落葉の分解は水流の影響を受けやすい考えられた。

V. 謝辞

データの計測には手柴瑞代氏と原口正平氏に助力頂いた。本研究の一部はJSPS 科研費 25252029 の支援を受けた。

引用文献

- Abelho M (2008) *Int Rev Hydrobiol* 93: 358-371.
 Abelho M *et al.* (2005) *Biotropica* 37: 397-402.
 Ardon M and Pringle CM (2008) *Oecologia* 155: 311-323.
 Boyero L *et al.* (2011) *Ecol Lett* 14: 289-294.
 Canhoto C and Graça MAS (1999) *Microbial Ecol* 37: 163-172.
 Chara J *et al.* (2007) *Int Rev Hydrobiol* 92: 183-198.
 Fisher SG and Likens GE (1973) *Ecol Monogr* 43: 421-439.
 Gessner MO and Chauvet E (1994) *Ecology* 75: 1807-1817.
 Gonçalves JF *et al.* (2006) *J N Am Benthol Soc* 25: 344-355.
 Graça MAS *et al.* (2015) *Int Rev Hydrobiol* 100: 1-12.
 Ito H *et al.* (2006) *J For Res* 11: 405-417.
 Kochi K. and Yanai S (2006) *Ecol Res* 21: 544-550.
 黒川絃子ほか (2013) *Functional Traits of Japanese Trees*. URL: <http://hostgk3.biology.tohoku.ac.jp/metadata/FT/index.html> (2016年2月1日利用).
 Li AOY *et al.* (2009) *Aquatic Sciences* 71: 80-93.
 Niu SQ and Dudgeon D (2011) *Hydrobiologia* 663: 205-215.
 Sluiter A *et al.* (2010) *Determination of structural carbohydrates and lignin in biomass*, 22 pp, National Renewable Energy Laboratory, Colorado.
 Tank JL *et al.* (2010) *J N Am Benthol Soc* 29: 118-146.
 Webster JR and Benfield EF (1986) *Annu Rev Ecol Syst* 17: 567-594.

(2016年11月18日受付; 2016年12月26日受理)