

螅状独缩虫表膜下纤毛系及形态发生^{*}

施心路 余育和 沈韫芬

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要 利用蛋白银技术研究了螅状独缩虫无性生殖周期中的形态发生。结果表明:(1)在大核形态尚未出现明显变化时, 生发毛基索(GK)的前端即出现原基, 随后原基增生扩大。最早出现的是两条将来分别演化为新仔虫第三咽膜(P'_3)和第二咽膜(P'_2)的原基带, 随后出现的是位于外侧的新仔虫的单毛基索(HK')。同时, 新仔虫的第一咽膜(P'_1)也开始由老单毛基索(HK)复制, 并在细胞分裂后期与老结构分离;(2)大核在虫体分裂过程中由长带状逐渐缩短变粗至扁圆形, 于虫体即将分开时迅速拉长, 然后分裂为二个新大核;小核分裂先于大核, 在两仔虫口纤毛器即将分开时完成;(3)原帚胚及柄归属老仔虫, 新仔虫的帚胚在虫体分裂后逐渐形成, 柄内肌丝则在柄鞘形成后逐渐长出。

关键词 缘毛目 纤毛虫 蝨状独缩虫 表膜下纤毛系 形态发生

缘毛目纤毛虫口纤毛器的结构模式和形态发生在纤毛虫中是了解较少的类型之一, 研究它的模式特点和发育过程对理解纤毛虫结构模式的多样性及其系统发生关系具有积极的科学意义(王家楫, 1950; Foissner, 1975, 1981; Finley *et al.*, 1965; Guinea *et al.*, 1988)。由于此类研究受染色技术的限制和虫体本身不易观察等因素的影响, 国际间至今涉及不多(Lom, 1964; Eperon, 1980; Esteban *et al.*, 1989; Esteban *et al.*, 1991; Zagon *et al.*, 1970), 而有关螅状独缩虫的发生学目前虽已有几份报道(Zagon *et al.*, 1969; Zagon *et al.*, 1970; Esteban *et al.*, 1989), 但对其口纤毛器发育过程的描述仍存在许多细节上的缺失。

作者利用蛋白银染色法研究了其无性生殖期间形态发生时口纤毛器新老结构之间的关系, 并对它的发生过程做了较为详细的追踪观察, 现将结果报道如下。

1 材料和方法

标本采自中国武汉东湖II站。将附着的螅状独缩虫(*Carchesium polypinum* Linné)从基质上刮入放有该湖水的器皿中带回实验室。在解剖镜下将其群体分离并放入盛有过滤湖水的培养皿中。用昆虫针将相对纯净的一或几枝(通常每一分枝上可含20~

60个个体)从主枝上拨下, 再用过滤湖水洗净吸出放在另一带有过滤湖水的载片上。因载片上的水滴面积将决定将来虫体的固着生长范围, 故水滴的有效面积可尽量限定于盖片大小的范围内。在载片的水滴中放上一枝(簇)群体, 放在空的大培养皿中, 盖上盖(防止水分蒸发), 放在室内阴凉处, 约30分钟后即有游泳体陆续放出。待游泳体重新固着后(一般需要1~3小时)用过滤湖水冲去“残枝”及其上的剩余个体, 此时载片上已有大量刚刚固着的游泳体(图1:c; 图版I:4)。将载片浸放在盛有过滤湖水的大培养皿中培养。每个培养皿中放入2~3粒大米粒, 以备细菌及其它小型生物长出后作为食物来源。待虫体的单个个体大量分裂后用于实验。

蛋白银染色采用史新柏等所改进的方法(Shi *et al.*, 1990)。

2 结 果

2.1 形态简述

虫体外形较稳定并呈倒置的钟形或长钟形, 口围唇(peristomial lip, PL)外展处最宽, 反口面略瘦削(图1:a; 图版I:2)。表膜具微弱的横纹(图版I:7), 从口围唇到反口纤毛环约75~85条, 从反口纤毛环到帚胚处约30~36条。体长宽之比约

1999-01-15 收稿, 2000-09-02 修回

* 国家自然科学基金重点项目(No. 39730070)和中国科学院王宽诚博士后工作奖励基金资助项目

第一作者简介 施心路, 男, 43岁, 博士后, 副教授。研究方向: 原生动物学。现工作单位: 哈尔滨师范大学生物学系, 哈尔滨150080。

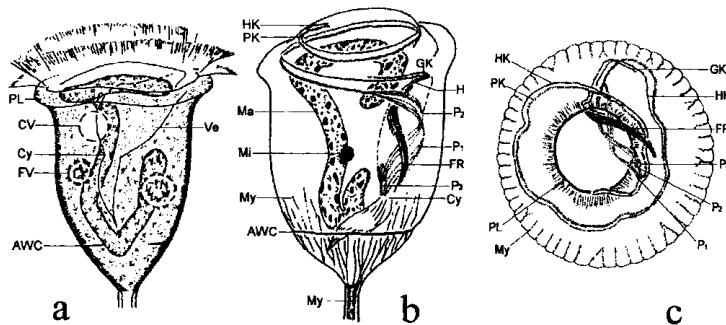


图 1 蝗状独缩虫

Fig.1 *Carchesium polypinum*

a. 活体形态，示典型个员 (A typical living zooid) b. 个员的表膜下纤毛系，示口纤毛器，核及纤维 (Showing oral apparatus, nucleus and fibrils) c. 游泳体的表膜下纤毛系 (The infraciliature of a telotroch)

AWC：反口纤毛环 (Aboral wreath of cilia) CV：伸缩泡 (Contractile vacuole) Cy：胞口 (Cytostome) FR：微丝网结构 (Filamentous reticulum) FV：食物泡 (Food vacuole) GK：生发毛基索 (Germinal row of kineties) HK：单毛基索 (Haplokinety) Ma：大核 (Macronucleus) Mi：小核 (Micronucleus) My：肌丝 (Myoneme) P_{1~3}：第一，第二及第三咽膜 (Peniculus 1, 2 and 3) PL：口围唇 (Peristomial lip) PK：多毛基索 (Polykinety) Ve：前庭 (Vestibule)

为 1:1.2~1.6，虫体可向下弯曲。大核肠状，一枚，较长并横、纵向高位弯绕；小核通常一枚，圆球或椭球形，紧贴大核（图 1:b）。群体由主柄作伞形分枝，再由主柄分作第二、三级等不规则的双叉型分枝（图版 I : 1, 3），每一分枝都与上一级主枝柄内的肌丝不相连，同一主枝的各级分枝上可着生 200 个以上的个员。柄内肌丝收缩时呈螺旋状盘绕。

2.2 口纤毛器

由单毛基索 (haplokinety, HK) 多毛基索 (polykinety, PK)，三列咽膜 (peniculus 1~3, P₁、P₂、P₃) 和生发毛基索 (germinal row of kineties, GK) 组成。多毛基索与第一咽膜相连续，起自于细胞顶端口围唇内侧（图 1:b）并逆时针外旋约一圈半后分出由三条动基列构成的第一咽膜；第一咽膜继续逆时针沿前庭壁下旋终止于胞口处。第二咽膜 (P₂)，也由三条动基列构成，起自于多毛基索与第一咽膜相接处；第二咽膜的起始点与第一咽膜相距很近，但两者在高倍显微镜下观察时并无联系（图版 I : 6，箭头所示）；第二咽膜也逆时针下旋，在接近胞口时与第一咽膜相接并终止。第三咽膜 (P₃) 最短，由二或三条动基列构成，与第二咽膜相邻；第三咽膜起自于近胞口处并接近第二咽膜的终止点，它仅逆时针下旋很短一段距离与第一咽膜相汇后并行，其末端亦止于胞口处。单毛基索 (HK)，由两条动基列构成，位于多毛基索之外，两

者同起始于细胞顶端口围唇内侧，其长度约等同于多毛基索与第一咽膜长度的总和，但该动基列逆时针下旋至约第一、第二咽膜起始点的水平高度时转到前庭壁的对过，与第一咽膜相差约 180 度，最后亦终止于胞口处。在单毛基索与第一咽膜之间（紧贴单毛基索）有一逆时针下绕的“S”形微丝网状结构 (filamentous reticulum, FR, 亦称“S 型”带)，一般认为它起支撑口纤毛器的作用。生发毛基索 (GK) (图 1:b, c; 图版 I : 5) 位于单毛基索的上端，约起自于第一咽膜起点处的上部与单毛基索平行旋绕，其长度约与“S”形网状结构的长度相当，两者约在各自长度的近中位处相错排列。

2.3 形态发生

2.3.1 新口纤毛器的形成 本种新口原基的发生与亲体细胞的口纤毛器有关，属口生型 (bucokinetal)。形态发生早期，新口原基以增加毛基粒的方式最早出现在虫体生发毛基索 (GK) 的前部，随后逐渐向左、右及下部扩展增生呈现一条呈长带状的原基 (图版 II : 12; 图 2 : c)，该原基进一步分化首先形成长短两条初始的咽膜 (图版 II : 13; 图 2 : c ~ d)，长的一条将来演化成新仔虫的第二咽膜 (P'₂)，短的一条则演化成新仔虫的第三咽膜 (P'₃) (图 2 : c ~ g)。第二、三咽膜出现后除在发育过程中完善加长外两条咽膜也同时沿老胞口的方向迁移，P'₃的移动速度较 P'₂明显为快。两条咽膜刚出现时 P'₂居先 (图 2 : c ~ d)，但随细胞的进一

步演化 P'_3 则移至前端 (指胞口一侧), 在虫体细胞近分裂时新老两套咽膜最后分离并各就其位 (图版 II : 18, 20; 图 2 : g~h); 在 P'_2 、 P'_3 组装的同时, 新仔虫的 P'_1 由老的单毛基索 (HK) 开始复制, 复制时在背向老 P_1 一侧 HK 的毛基粒增生使其变粗 ($HK + P'_1$; 图 2 : e)。在组装过程中可见新的第一咽膜 (P'_1) 和老的单毛基索 (HK) 由前向后逐渐完成分离过程 (图版 II : 14, 箭头所示), 在虫体细胞分裂前 P'_1 的复制过程彻底结束 (图 2 : e~g)。新仔虫的单毛基索 (HK') 在第二、三咽膜出现后不久亦开始出现 (图 2 : e~g), 随后迅速向两端延伸并在细胞近分裂前完成全过程 (图版 II : 13; 图

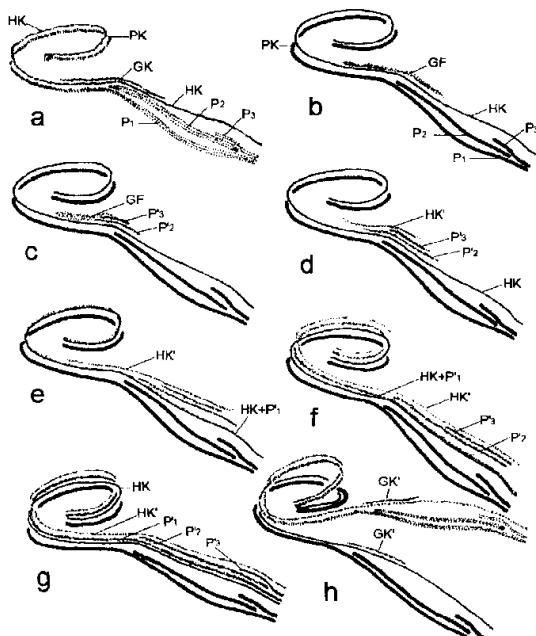


图 2 蠕状独缩虫口纤毛器发生示意图

Fig. 2 Diagrams showing stomatogenesis
of *Carchesium polypinum*

- a. 口纤毛器 (Oral ciliature)
- b. 生发毛基索毛基体的增生 (Proliferation of the kinetosomes with in the germlinal row)
- c. 生发毛基索形成大的生发区, 新的第三, 第二咽膜出现 (A large germlinal field from the germlinal row and P'_3 and P'_2)
- d. 新单毛基索出现 (The HK')
- e. 延伸中的新的第三, 第二咽膜和新单毛基索, 老的单毛基索开始复制新的第一咽膜 (P'_3 , P'_2 and HK' in extension and the new P'_1 just from the old HK)
- f. 新的第三, 第二咽膜向老的第三咽膜方向移动, 新的第一咽膜即将复制完并与老的单毛基索分离 (P'_1 , P'_2 and HK's movement to P_3 and separation of P'_1 from HK)
- g. 新的第三, 第二咽膜, 新的单毛基索和新的第一咽膜复制完成 (P'_3 , P'_2 , HK' and P'_1)
- h. 两条新的生发毛基索出现, 两套口纤毛器正在分离 (The separating of the two GK' and the two sets of oral ciliature)

2 : e~g)。新、老仔虫的新生发毛基索 (GK') 均需重新形成, 在时序上出现最晚, 它们仅在新老两套口纤毛器均已组装完毕并即将开始分裂时才在新、老口纤毛器的相应部位出现 (图版 II : 19, 20; 图 2 : h)。

2.3.2 核器的演化 在表膜及口纤毛器结构发生之前, 大核没有明显的变化, 其形态仍同分裂间期一样呈长肠状高度弯绕, 但在新仔虫口纤毛器的单毛基索开始出现时大核明显开始浓缩变短, 并在整个口纤毛器的复制近完成时缩至最短, 此时的大核在虫体顶面观时呈似方形或椭圆形, 侧面观可判断其为扁圆形 (图版 II : 20, 22), 至此大核完成核质的复制过程。大核在新老两套口纤毛器开始分离时迅速拉成细长状并在两仔细胞分开后逐渐恢复其原状, 但大核的形态完全复原则需在两仔细胞分开后的一段时间内才能完成。小核的分裂过程较为简单, 它在大核拉长的同时高度拉长 (图版 I : 9, 两箭头所示), 在大核断裂之前先行断裂并在细胞分裂的同时随仔细胞均等分配到两个仔细胞中。

2.3.3 表膜下纤维的增生 蠕状独缩虫的表膜下主要有口围纤维、口围盘纤维和纵长纤维 (图版 I : 4, 7), 这几种纤维的增生过程都较简单, 它们在细胞发生中未见有复制过程出现。老的口围纤维在虫体生活状态时可随个员的伸展与否伸缩, 分裂前缩至最小, 在两仔细胞刚出现缢痕不久, 它以分裂的方式增生为二, 随后逐渐恢复其原样 (图版 I : 10)。老口围盘纤维在细胞分裂前先行紧缩并在两套口纤毛器分开时随老的口纤毛器移向一端, 另一新仔虫的口围盘纤维则随虫体细胞的进一步演化重新形成 (图版 II : 18)。纵长纤维仅在细胞分裂时在其缢痕处分开, 随后以增生的方式复原 (图版 II : 17)。

2.3.4 新帚胚及柄内肌丝的发生 老的帚胚在细胞分裂过程中无明显的变化, 它不以复制或分裂的方式增生。老的帚胚在细胞接近分开时才在其将分出的一侧增生出相对浓密的物质 (同老帚胚基部的物质相同), 这块相对浓密的物质随着细胞的进一步演化移向即将分出的新仔虫一端 (图版 I : 11), 随后它逐渐恢复变圆形成新的帚胚。老的柄内肌丝在两个仔细胞分开时仅分属具老口纤毛器一方仔细胞的一端; 另一个仔细胞仍只靠原帚胚外部的胶质与老的肌丝相连, 此时它尚未出现柄及柄内肌丝, 新的肌丝和柄要在两仔细胞分开一段时间后才能长出 (图版 II : 17, 23), 此后新肌丝随新个员的生长

逐渐伸长形成一级分枝。

3 讨论与小结

Zagon 等 (1969) 和 Esteban 等 (1989) 曾先后对螅状独缩虫的形态学做过研究，但结果不尽相同。Zagon 和 Small 报道的个体大小在 $100 \sim 125\mu\text{m}$ ，口围直径为 $100 \sim 135\mu\text{m}$ ，而 Esteban 等所报道的个体最大仅有 $98\mu\text{m}$ ，口围直径仅 $53 \sim 66\mu\text{m}$ ，只及前作者所报道的一半。我们实验中所用材料多在 $100 \sim 130\mu\text{m}$ ，口围直径为 $80 \sim 120\mu\text{m}$ ，这一结果与 Zagon 等 (1969) 所述相近。螅状独缩虫的体形在一定程度上变化较大，其个体大小也会受环境因子的影响而发生变化。

Curds (1969) 在描述螅状独缩虫的大核时认为其形状呈“C”字型，但 Esteban 等 (1989) 的报道则认为其大核为“V”字型，后者因此认为两种材料的大核存在明显的区别。本文作者对同一种类所观察的结果认为，螅状独缩虫营养时期的大核在空间上呈纵、横两个方向大幅弯绕，既不呈典型的“C”字型也非典型的“V”字型。很显然，以上的两种描述均有悖于虫体本身的真实状况，容易使人产生误解，故我们认为大核的形态特征应以虫体营养时期（分裂间期）的状态为参照依据。

宋微波 (1995) 在研究尖前口虫 (*Frontonia acuminata* Ehrenberg) 口纤毛器发生时的结果表明：尖前口虫口纤毛器发生时口原基最早出现在原口侧膜 (PM) 的外侧，这与螅状独缩虫口纤毛器发生时口原基最早出现在单毛基索（亦称口侧膜）旁边生发毛基索处的口原基在发生部位上总体相同。虽

然两虫体的三片小膜（咽膜）在排列方式和长短上有所差异，但两者在其结构特点上确明显具有同一性。由此我们推测缘毛类的三片咽膜有可能是由具有类似于前口虫类那样三片小膜口纤毛器结构的原始种类演化而来的，至少这两类纤毛虫在演化过程中具有同源性。

Esteban 等 (1989) 和 Lom (1964) 对螅状独缩虫和部分缘毛类口纤毛器发生过程进行的研究结果表明，缘毛类纤毛虫各自在发生过程中有共同的特征，但不同属间仍存在发生学上的差异。我们的工作除印证了前人有关螅状独缩虫口纤毛器在发生时各期的特点及相互间关系外，补充了细胞核及帚胚等在发生过程中的变化特征并给出了新老口纤毛器的相互关系（图版 II : 15）及第一咽膜来源于老单毛基索的直接证据（图版 II : 14, 16），为正确认识缘毛类口纤毛器发生的详细过程提供了依据。

螅状独缩虫的口纤毛器发生表明，新口纤毛器按下列模式进行分化：

老生发毛基索 (GK) 增生 → 新第三咽膜 (P'₃)，新第二咽膜 (P'₂) 和新单毛基索 (HK')；

老单毛基索 (HK) 增生 → 老单毛基索 (HK) + 新第一咽膜 (P'₁)；

新老口纤毛器的新生发毛基索 (GK') 以独立发生的方式形成（图 2 : h）。

致谢 本文工作得到顾曼如和冯伟松副研究员的帮助，并承蒙史新柏和宋微波两位先生的热心指教及对本文初稿提出修改建议，特此致谢。

参 考 文 献 (References)

- Curds, C. R. 1969 An Illustrated Key to the British Freshwater Ciliated Protozoa Commonly Found in Activated-sludge Process. London : Minist. Technol. H. M. S. O., 73.
- Eperon, S. 1980 Sur la stomatogénèse et les relations phylogénétiques du cilié péritrich Thricoloma folliculata (O. F. Müller, 1786). *Protistologica* **18** : 85 ~ 102.
- Esteban, G. and D. Fernandez-Galiano 1989 Morphology and morphogenesis in *Carchesium polypinum* (Ciliophora : Peritrichida). *Trans. Amer. Microsc. Soc.* **108** : 345 ~ 353.
- Esteban, G., C. Tllez and A. Muoz 1991 Infraciliature, morphogenesis and life cycle of *Endosphaera terebrans* (Suctoria, Tokophridae). *J. Protozool.* **38** : 483 ~ 488.
- Finley, H. E. and A. L. Bacon 1965 The morphology and biology of *Pyxicola nolandii* n. sp. (Ciliata, Peritrichida, Vaginicolidae). *J. Protozool.* **12** : 123 ~ 131.
- Foissner, W. 1975 Opisthonetidae (Ciliata, Peritrichida) nov. fam. und revision der genera *Telotrochidium* (Kent) und *Opisthonetca* (Fauré-Fremiet). *Protistologica*, T. XI, fasc. 4 : 395 ~ 414.
- Foissner, W. 1981 Morphologie und taxonomie einiger heterotricher und peritricher Ciliaten (Protozoa : Ciliophora) aus alpinen Böden. *Protistologica*, T. X Ⅱ, fasc. 1 : 29 ~ 43.
- Guinea, A., A. Sola, M. C. Rueda and D. Fernandez-Galiano 1988 Infraciliature, système myonémique et bipartition de *Astylozoon pyriforme* (Ciliophor-

- ra , Peritrichida). *Can. J. Zool.* **66** : 2 104 ~ 2 109 .
- Lom , J. 1964 The morphology and morphogenesis of the buccal ciliary organelles in some peritrichous ciliates. *Arch. Protistenk. Bd* **107** : 131 ~ 162 .
- Shi , X. -B. and J. Frankel 1990 Morphology and development of mirror-image doublets of *Stylonychia mytilus* . *J. Protozool.* **37** : 1 ~ 13 .
- Song , W. B. 1995 Studies on the stomatogenesis of *Frontonia acuminata* (Ciliophora : Hymenostomatida). *Acta Hydrobiologica Sinica* **19** : 257 ~ 262 . [宋微波 1995 尖前口虫的口纤毛器发生研究 (纤毛门 : 膜口目). 水生生物学报 **19** : 257 ~ 262 .]
- Wang , J. J. 1950 The fibrillar system of *Epistylis plicatilis* Ehrenberg. *Sinensis , N. S.* **1** : 1 ~ 19 . [王家楫 1950 褶皱累枝虫之纤微系统 . 中国水生生物学汇报 **1** : 1 ~ 19 .]
- Zagon , I. S. and E. B. Small 1969 Variations in buccal morphology of *Carchesium polypinum* based on protargol staining. *J. Protozool.* **16** (Suppl.) : 19 .
- Zagon , I. S. and E. B. Small 1970 *Carchesium polypinum* : somatic and buccal structure analysis after protargol staining. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* **89** : 443 ~ 449 .

外 文 摘 要 (Abstract)

INFRA CILIATURE AND MORPHOGENESIS OF *CARCHESIUM POLYPINUM* (CILIOPHORA : PERITRICHIDA)^{*}

SHI Xin-Lu YU Yu-He SHEN Yun-Fen

(Institute of Hydrobiology , The Chinese Academy of Sciences , Wuhan 430072 , China)

Infraciliature and morphogenesis of *Carchesium polypinum* during asexual cycle were studied with protargol technique. The results show : (1) Before the obviously changed to the macronucleus in morphology , the germinal field for new buccal ciliary organelles became being with the kinetosomes in the front of the germinal row proliferating. With the development of the kinetosomes within the field , the peniculus 2 and 3 are formed , later the new haplokinety appeared , while the old haplokinety generated or duplicated the new peniculus 1. Both the new peniculus 1 and the old haplokinety separated at the telophase. The two germinal rows (GK') for both the daughter cells appeared almost at the same time ; (2) The macronucleus became shorter and thicker , finally oblate during the division of the cell. Then the macronucleus restored its original shape , band-like form. The micronucleus were divided into two before the macronucleus division ; (3) The original scopula and stalk contributed to the old cell. The new cell formed scopula gradually after the cell division .

Key words Peritrichida , Ciliate , *Carchesium polypinum* , Infraciliature Morphogenesis

* This work was supported by the National Natural Sciences Fundation of China (No. 39730070)

图 版 说 明

图 版 I (Plate I)

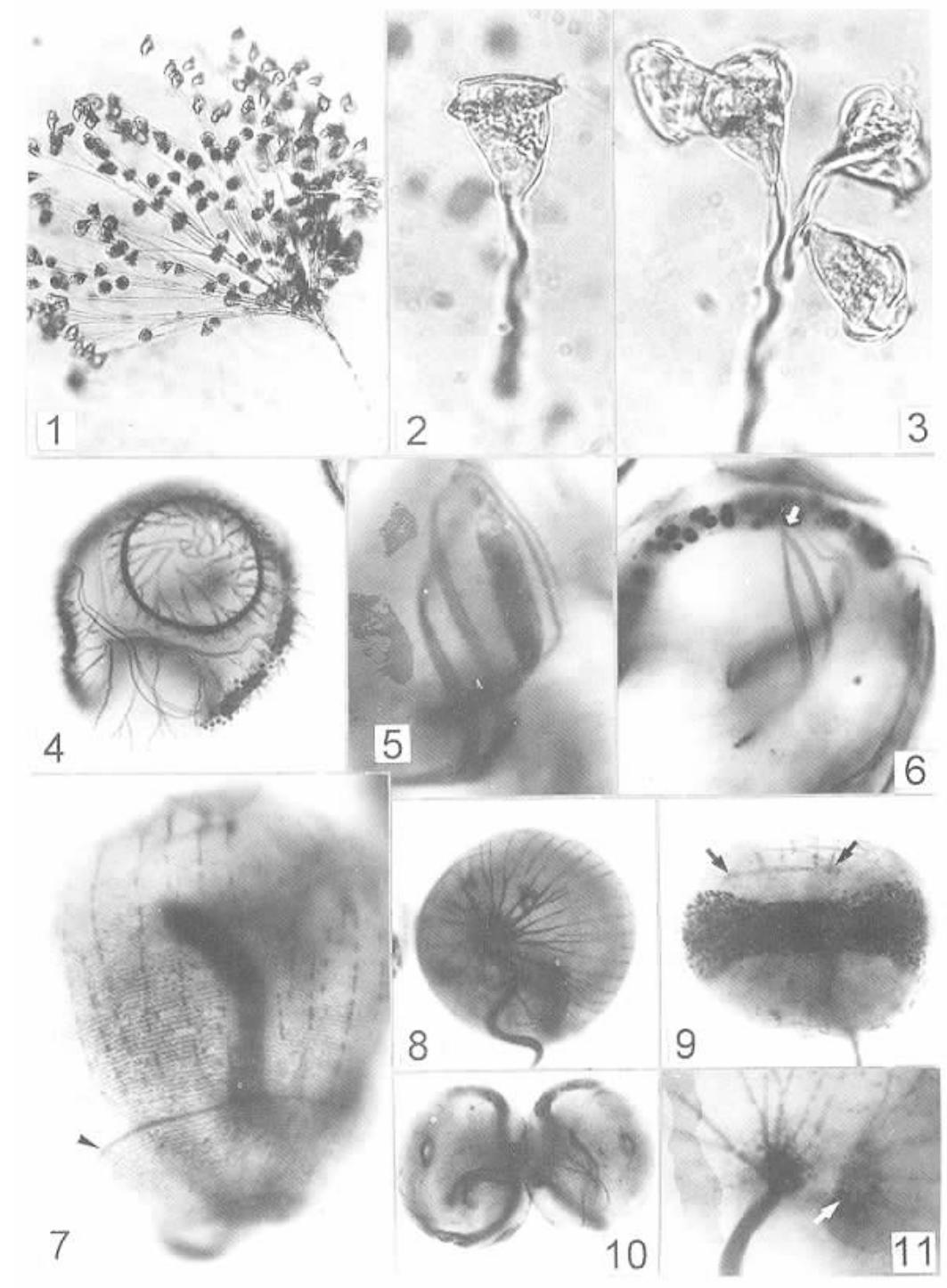
1~11 蝇状独缩虫 (*Carchesium polypinum*)

1. 活群体形态 (Living colony) $\times 25$
2. 活体个员 (A living zooid) $\times 380$
3. 四个个员的群体 (A colony with four zooids) $\times 380$
4. 游泳体的表膜下纤毛系 (Infraciliature of a telotroch)
5. 口纤毛器, 左起示第一咽膜, 第二咽膜, 微丝网, 单毛基索及生发毛基索 (Showing P₁, P₂, FR, HK and GK) $\times 1800$
6. 箭头示第二咽膜的上端点 (Anterior end of the P₂) $\times 120$
7. 示横纹及反口纤毛环 (Transverse striations and aboral ciliary wreath) $\times 1000$
8. 示纵向纤维及帚胚 (Longitudinal fibrils and scopula) $\times 520$
9. 分裂中的大小核 箭头示两分裂中的新小核 (Macronucleus and micronucleus during division, the arrow shows the two new dividing micronuclei) $\times 720$
10. 刚分裂的个员 (Divided zooids) $\times 600$
11. 帚胚的分裂状态 (Division of the scopula) $\times 1330$

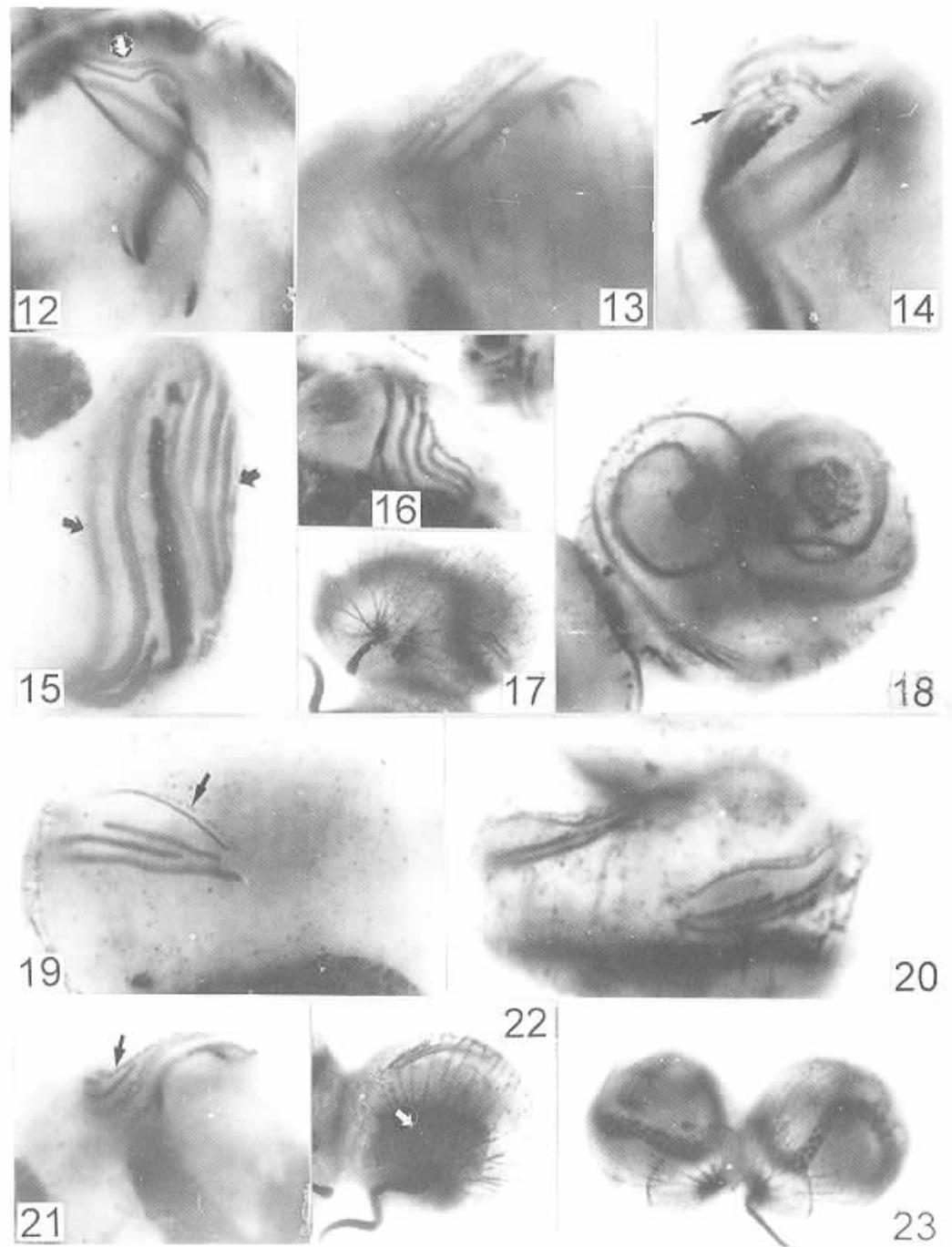
图 版 II (Plate II)

12~23 蝇状独缩虫的口纤毛器发生 (Stomatogenesis of *Carchesium polypinum*)

12. 箭头示生发毛基索开始复制 (Duplication of GK) $\times 1400$
13. 示新的第三咽膜, 第二咽膜和老的单毛基索 (P'₃, P'₂ and HK) $\times 1200$
14. 箭头示老单毛基索正在复制新的第一咽膜 (Duplication of HK for new P'₁) $\times 1300$
15. 同时见到的两套口纤毛器, 左起为老的 P₁, P₂, P₃, 微丝网, 单毛基索, 新的 P'₁, P'₂, P'₃ 和新的单毛基索; 左箭头示老的第一咽膜, 右箭头示新的单毛基索 [Two oral apparatus at the same stage (from the left are: P₁, P₂, P₃, FR, HK, P'₁, P'₂, P'₃ and HK'), old P₁ (left) and new HK' (right)] $\times 2500$
16. 从左起示: 老的第一咽膜, 老的单毛基索 + 新的第一咽膜, 新的第二咽膜和第三咽膜及新的单毛基索 (From the left: P₁, HK + P'₁, P'₂, P'₃ and HK') $\times 1600$
17. 纵长纤维 (Longitudinal fibrils) $\times 650$
18. 口围盘分裂时的顶面观 (Peristomal disc during division) $\times 830$
19. 一套新口纤毛器, 箭头示正在形成的生发毛基索 (A set of new oral apparatus, formation of GK') $\times 1000$
20. 两套刚分开的口纤毛器, 右侧为新生成的口纤毛器 (Two sets of oral apparatus, the right is a new one) $\times 1000$
21. 箭头示正在复制的新单毛基索 (Duplication of new HK') $\times 1800$
22. 箭头示分裂中的大核 (Macronucleus during division) $\times 1160$
23. 两个刚分裂完的新细胞 (Two new cells) $\times 720$



图版说明见文后(Explanation at the end of the text)



图版说明见文后(Explanation at the end of the text)