

竹果胚体类型及其系统分类*

胡成华 喻富根 陈玲

(南京大学, 南京 210008)

摘要 报道了 13 种竹果的胚体解剖特征, 讨论了这些特征在系统分类上的意义。实验证明, 竹果胚体的解剖式样是复杂多样的, 从而认为, 过去把竹亚科的胚型限定为竹型胚, 即 F+PP 型有很大的片面性。竹子的胚型除了与系统分类有一定关系外, 还可能与竹子果实类型有关, 又可能受其生活环境条件的制约。此外, 根据实验, 我们发现国内外学者尚未研究的竹胚的某些其它特征, 且这些特征与竹子的系统分类也有一定关系, 例如, 胚体的弯曲程度, 胚芽与盾片和胚根与盾片所成角度, 中胚轴延伸情况、盾片大小和形状(纵切面观)等, 这些特征对于同一种竹子是比较稳定的, 而对于不同竹种和不同竹子类群来说总是存在着或多或少的差异。

关键词 竹果, 解剖, 系统分类

THE EMBRYONIC TYPES OF THE BAMBOO FRUITS AND THEIR SYSTEMATIC CLASSIFICATION

HU Cheng-Hua, YU Fu-Gen, CHENG Ling

(Nanjing University, Nanjing 210008)

Abstract This article describes the anatomical features of the embryos of 13 species of bamboo fruits, discusses the significance of these features in systematical classification as well as the status of each species in the classification system. As experiments proved, the embryonic types of the bamboo fruits are varied and complicated, which evinces the limitation of the previous definition of theembryo types of the Bambusoideae as F+PP type. In addition to their relationship to systematic classification, theembryonic types of bamboo fruits, may also be related to the types of bamboo fruits, and be circumscribed by their living environment as well. We notice that the scholars home and abroad have not taken in consideration some characteristics of bamboo embryos which are link to the systmtic classification of bamboo to certain extant such as the curve degrees of the embryos, the angles between the radicle and the scutel, between the radicle and the scutel, between the plumule and the scutel, the extension of the mesocotyl, the sizes and shapes of vertions of scutels. All these characteristics are comparatively similar for the same species of bamboo, but vary much or less among differet species and groups. They may reflect the trend and level of the evolution of bamboos. We make an attempt to educe these characteristics into the systematic classification of bamboos, hoping to settle the disputions of the classification of some bamboos, and to set up the natural systematical classification of bamboos.

*国家自然科学基金资助项目

1993-09-15 收稿, 1994-03-15 修回

Key words Bamboo fruit, Anatomy, Embryo, Systematic classification

竹类植物隶属于禾本科 Gramineae (Poaceae) 之竹亚科 Bambusoideae, 中井猛之进 Nakai, 铃木贞雄 (S.Suzuki) 等人则将其提升为科级 Bambusaceae^[1]。竹类植物因其种类繁多, 体型结构复杂、变异式样丰富、某些竹种地理分布甚为局限以及不易采得有花标本等等, 在植物分类学界被认为是一大难题。竹类植物的起源、演化和胚胎、发育方面的研究很少见诸报道。

早期竹果胚体解剖研究报道见于 1904 年的 Otto, Stapf, F.L.S.^[2], 他解剖了 *Melocanna bambusoides* 的果实, 较为详细地描述了该竹种的各种解剖特征并绘制了解剖图, 由于当时尚未提出作为分类特征的胚型类别, 故未提出其胚型公式等特征, 但从图解可判断该竹种为无胚乳或少胚乳果实, 胚型可能为 $F+PN^*$, 胚体呈垂直弯曲, 小角胚根, 直角胚芽。以后 Reeder (1957—1962)^[3] 先后两次共解剖了 9 种竹子果实, 他在 1957 年解剖了 40 种禾本科植物的胚体 (其中仅有 3 种竹子)。首次提出胚型公式并把胚型公式用之于禾本科系统分类, 作为划分亚科的重要依据, 他指出竹亚科的胚型公式应为 $P+PP$, 至 1962 年, 他修正为 $F+PP$, 至今仍为许多学者所接受。Dahlgren (1985)^[4] 解剖了 *Arundinaria tecta* 果实的胚体, 他认为其胚型为 $P+PP$, B.Hari Gopal and H.Y. Mohan Ram. (1957)^[5] 解剖 5 属计 7 种竹子果实的胚体, 他虽未论及胚型问题, 但据文内的图版分析, 可能胚型都是 $F-PP$, 胡成华等 (1992)^[6] 解剖了计 9 属 11 种竹类果实的胚体, 胚型公式是多样的。以上的报道都说明, 竹类果实的胚型不仅有 $F+PP$ 型, 还有 $P+PP$ 、 $F-PP$ 以及其它类型^[7—12]。

继 1992 年我们报道了计 9 属 11 种竹类果实的胚解剖之后, 又先后到各地去采集和与有关单位、学者交换竹果计 13 种, 现将研究结果报道如下。

表 1 竹果采集和形态
Table 1 The collections & characters of bamboo fruits

中名	学名	采集号	采集人	采集地点	采集日期	果实类型	果实形状
印度箭竹	<i>Bambusa arundinacea</i>	无号	交换	印度	1985	颖果	近于纺锤形
黄竹	<i>Dandrocalamus membranacea</i>	无号	薛纪如	云南	1985	颖果、坚果状	橄榄形
牡竹	<i>D. strictus</i>	无号	交换	印度	1985	颖果、近坚果状	圆锥形
黔竹	<i>D. tsiangii</i>	89034	易同培	四川梁平	1989	颖果、近坚果状	圆锥形
红竹	<i>Phyllostachys iridescens</i>	无号	马乃训	安吉	不详	颖果	圆柱形
早竹	<i>P. praecox</i>	无号	交换	杭州	不详	颖果	圆柱形
方竹	<i>Chimonobambusa marmorea</i>	83620	易同培	四川青城山	1983.6	颖果, 浆果状	橄榄形
小香竹	<i>Chimonocalamus dumosus</i>	77344	易同培	云南	1977.12	颖果	梭形
爬竹	<i>Drepanostachyum microphyllum</i>	无号	喻富根	南大花房栽培	1989.5	颖果	纺锤形
井岗寒竹	<i>Gelidocalamus stellatus</i>	6748	杨保民	湖南宜章	1986	颖果略呈浆果状	圆球形
箭竹	<i>Fargesia vicina</i>	-	薛纪如	南坪	1981	颖果	纺锤形
千叶赤竹	<i>Sasa kurilansus</i>	无号	与德国交换	-	1982	颖果	圆锥形
箬叶竹	<i>Indocalamus longiauritus</i>	68002	易同培	四川灌县	1968	颖果	纺锤形

* 因未作出胚芽的横切面, 故无法得知幼叶两侧彼此是否覆盖, 现以 N 表示。

材料和方法

实验用材料系采自四川、云南、浙江、福建、湖南等地, 个别竹果则为与国内外专家交换所得或本

校栽培竹类所结果实，这些竹类都已经过正确鉴定，凭证标本存于同行专家所在单位标本室或在南京大学标本室（NJU）。

实验方法用普通石腊切片法和水冻切片法，实验过程从略。13种竹种的采集如表1。

在切片制片过程中，由于少数竹种（井岗寒竹、箬叶竹）只有2或3粒竹果，加之虫食、霉烂以及胚体发育不全等原因，未能获得其胚芽的横切面。

观察结果

1. 胚体的解剖类型

13种竹果的胚型是不一致的。属于续次发生的花序 *Inflorescentia iterauctant*（又称为假花序）的刺竹超族 *Subtrib. Bambusatae*，胚型除少数种类外大多为F+PP型（见表2），其中丛生竹（国产种类）更趋一致，1992年我们报道的11种竹子中有二种为丛生竹，其胚型也是F+PP，是否是一个巧合；刺竹超族中的散生竹类胚型有些变化，其中刚竹属 *Phyllostachys* 都是F+PP型，而一些高海拔山地的种属，例如筇竹属 *Qiozhuea*、方竹属 *Chimonobambusa* 等胚型大部为P+PP型（表2）。属于单次发生花序 *Inflorescentia semelauctant*（又称为真花序）的北美刺竹超族 *Subtrib. Arundinariatae* 的种类，胚型比较复杂，变异丰富且有过渡现象（走向胚芽和去盾片的维管束之间的节间极短），但似乎趋向于P+PP（表2）。

表2 竹果胚体的解剖特征
Table 2 The anatomical characters of bamboo embryo

中名	学名	胚型	胚芽与盾片关系		胚根与盾片关系		胚体弯曲程度				胚轴伸长程度	盾片大小与形态				
			平盾	小角	大角	垂盾	平盾	小角	大角	垂盾	直线	小弯	垂直	大弯	垂叠	
印度箭竹	<i>Bambusa arundinacea</i>	F+PP		✓						✓		✓			稍伸长	直、厚顶三角形
黄竹	<i>Dandrocalamus membranacea</i>	F+PP				✓	✓					✓			微伸长	直、厚顶三角形
牡竹	<i>D. strictus</i>	F+PP		✓				✓				✓			稍伸长	直、厚顶三角形
黔竹	<i>D. tsiangii</i>	F+PP		✓				✓				✓			稍伸长	直、薄顶三角形
红竹	<i>Phyllostachys iridescens</i>	F+PP		✓				✓				✓			稍伸长	直顶顶三角形
早竹	<i>P. praecox</i>	F+PP		✓						✓		✓			不伸长	直、薄顶略三角形
方竹	<i>Chimonobambusa marmorea</i>	F(P)+PP			✓					✓					微伸长	直薄顶长三角形
小香竹	<i>Chimonocalamus dumosus</i>	F+PF				✓		✓					✓		稍伸长	弯、薄、顶略三角形
爬竹	<i>Drepanostachyum microphyllum</i>	P+PP	✓					✓			✓				不伸长	直、厚顶端三角形
井岗寒竹	<i>Gelidocalamus stellatus</i>	F+PN*		✓				✓			✓				稍伸长	弯、细长顶不为三角形
箭竹	<i>Fargesia vicina</i>	F+PF	✓					✓			✓				稍伸长	直、细长顶端为三角形
千叶赤竹	<i>Sasa kurilansus</i>	P+FF	✓				✓				✓				伸长	弯、细长顶不为三角形
箬叶竹	<i>Indocalamus longlauritus</i>	P+PN	✓							✓		✓			不伸长	直、薄、顶不为三角形

* N 为缺横切面符号

2. 胚体弯曲程度

胚体弯曲程度较大可能属于进化现象，它与竹类植物的系统分类有一定关系。方竹（图版II：7, 8）、小香竹（图版III：1, 2）等胚体弯曲度较大（1992年发表的实竹子、合江方竹、缺苞箭竹等胚体弯曲度也较大），它们大多属于进化类群。红竹、早竹、井岗寒竹、爬竹（图版II：3, 4; II：5, 6; 图版III：9, III：5, 6）等胚体弯曲度较小（1992年发表的泰竹、毛竹、水竹、冷箭竹等胚体弯曲度较小），

它们大多属于原始类群。胚体弯曲程度与果实类型可能有联系，肉质果皮，呈浆果状的竹果，其胚体弯曲度较大，如方竹（图版II：7, 8）、梨竹^[9]等；果皮干燥的颖果胚体弯曲度常较小，如红竹、早竹、箬叶竹、千叶赤竹等（图版II：3, 4；II：5, 6；II：9；III：7, 8）。此外，胚体的弯曲程度可能与某些特殊的环境条件有关，例如长期生活在多湿、低温或高海拔山地的一些竹种，如方竹、筇竹（图版II：7）等，其胚体弯曲度常较大；干热气候条件下形成的胚体，其弯曲度常较小，如红竹（图版II：3），干冷条件下胚体也可使胚体弯曲度小，如箭竹，千叶赤竹等（图版III：3；III：7）。其它各竹种的胚弯曲程度见表2。

3. 胚芽、胚根与盾片的关系

胚芽、胚根与盾片所成角度的大小与胚体弯曲程度有直接关系，两者角度都小的，胚体弯曲度必然较小（为直线胚或小弯胚），两者角度都较大时，胚体弯曲度也较大（大弯胚或重叠胚，两者之一角度大的则为直角胚）。统计还表明，胚体的弯曲程度和胚根与盾片所成角度有更重要的关系。胚芽与盾片、胚根与盾片所成角度在竹类植物的系统演化和分类上有一定意义。印度箭竹、早竹、方竹等为垂盾胚根（图版I：1；II：5；II：7），它们一般地说在某一类群中属于较为进化的种类，或者与其所处的特殊生活环境有关。黄竹、牡竹、黔竹、红竹、爬竹、箭竹等为平盾或小角胚芽（图版I：3, I：5；II：3, III：3；III：5），它们一般地说在某一类群中属于较为原始的种类，或者与其所处的特殊环境有关。有的种类如牡竹、红竹等为小角胚芽、小角胚根，小弯胚等（见表2），都是原始特征，他们无疑属于原始种类，有的种类原始特征与进化特征同在，它们的分类地位则需综合各种特征来确定，个别竹种，按现行分类系统属于比较进化的类群，但却具有许多原始特征（表2），如何解释这一现象有待进一步深入研究。

4. 盾片的大小和形状（纵切面观）

盾片的大小和形状可能与竹类植物的系统分类有一定联系。盾片通常被认为是一片子叶，在发育过程中常会吸收胚乳，因之，盾片的大小和形状与它吸收胚乳的过程和多少有关。实验观察表明①盾片短、上部呈短三角形，厚而平直、形状稍规则、变异小的，大多在原始种类中出现；盾片长、上部不为三角形，大多呈条形或不规则形，边缘曲折的大多在进化种类中出现。箭竹、牡竹、刚竹等（图版I：1；I：4；II：3）盾片短、上部呈三角形，而一些较进化的种类如箬竹、井岗寒竹、千叶赤竹（图版II：7, III：7；III：9）等，盾片上部不呈三角形，为长条形或不规则形。个别种也有例外，如较为进化的方竹、爬竹（图版II：9；III：3）的盾片，上部却为三角形，这有否可能是因它们所处的小分类群中的地位较为原始，抑或是由于个体某一器官进化水平较低所致。②胚根粗短且较平直而不弯曲，平行于盾片的可能为原始特征，黄竹、牡竹、红竹等（图版I：4；I：5；II：3）具有这些特征，反之，胚根狭长，与盾片常形成一定夹角的可能为进化特征，方竹、井岗寒竹、千叶赤竹（图版II：9；III：7, 9）具有这些特征，也有过渡类型，如箬竹（图版II：7），胚根与盾片平行，但胚根却较狭长。

5. 胚轴的伸长情况

胚体在果实的发育过程中不断伸长，中胚轴的伸长程度反映出竹类植物的演化水平，并与胚比的大小有一定联系^[1,2]。中胚轴发达的（中胚轴多少延伸）常表现为胚比大，在幼苗期中胚轴伸长较显著，它们多为进化种类，如爬竹、井岗寒竹、箭竹、千叶赤竹、箬叶竹等（图版II：7；III：2；III：3；III：7；III：9），其余种类中胚轴不延伸或很少延伸。

问题讨论

1.关于胚型在系统分类上的意义：Reeder于1957年至1962年先后解剖了计9种竹子的胚体，提出胚型公式并把这个公式应用于禾本科植物的系统分类。他认为竹类植物属于竹—稻—莪莉禾型（F+PP—F+FP—P—PP type）。他进一步指出，所有的竹子都是竹型胚，即 F+PP 型。这一结论至今还被许多国

内外学者所接受，也偶见于有关书刊和论文中。然而，根据我们的实验证明，竹类植物的胚型是多种多样的，有 F+PP 型，也有 P+PP 型以及 F+PF 型、P+FF 型和一些过渡类型等。过去个别的报道^[2,9,10]也证实了这一结论，因此，我们认为，全世界有 1500 种以上的竹子，Reeder 仅解剖 9 种竹子的胚体，以少数竹子的胚的特征来代表分布如此广泛、竹种如此之多的整个竹亚科的胚型是有很大片面性的。竹类植物的胚型既然是变化多端、类型多样，亚科之间也互有交叉，因之，我们认为胚型只是禾本科植物的一般特征，在某些类群，例如不同的种属、不同的族以至于亚科之间可能有差别，一个亚科可能有几种胚型，也可能几个亚科同具某一胚型。

2. 胚体弯曲程度，胚芽、胚根与盾片的关系与系统分类：种子植物胚体的发育初期基本上都是平直的，随后的继续发育，有的胚体仍然比较平直，直到胚体完全成熟，有的植物胚体出现不同程度的弯曲，胚体出现各种弯曲现象应属于晚出的，进化的。根据现行的竹类分类系统看，胚体弯曲的大多出现在进化类群的竹种中，胚体平直或小弯的则大多出现在原始类群之中；同时，也有少数另外的现象，亦即与现行分类系统相互矛盾，例如，进化类群中的箭竹、千叶赤竹、箬叶竹等，其胚体较为平直。我们初步认为，胚体的弯曲与弯曲程度除了与系统分类可能有关系外，还可能受环境条件的制约，尤其是在胚体发育和成熟过程中的环境条件更为重要。生长在干燥、低温条件下的竹种，其胚体常较平直，多湿条件下的竹种，其胚体常有弯曲现象。由于胚体弯曲程度，胚芽、胚根与盾片的关系是我们近几年发现的新特征并尝试用之于系统分类，国内外未曾见有报道，又由于我们目前所获竹果不多，本文所提及的看法是否适用于其它竹种尚待更多的实验结果才能不断修正和符合自然情况。

3. 盾片的大小和形状在系统分类上的意义：盾片实际上是胚体的一片子叶。胚体在发育过程中，子叶不断吸收胚乳，在理论上，盾片的大小和形状是盾片吸收胚乳的迟早和程度所决定，盾片小而短的为原始特征，盾片大而长的，形状变化大的为晚出的进化特征。我们目前只观察了盾片的一个纵切面，只反映了盾片的部分特征而不能反映其全貌。此外，我们在观察中还发现，原始类群的竹种，其盾片厚而短，顶端呈短三角形，而进化类群的竹种，其盾片狭长，顶端变化大，不呈三角形。由于我们观察的材料不多（只观察我国竹子总数的 1/20）。所以，以上的结论只是初步的，有待以后进一步完善。

参 考 文 献

- [1] Suzuki, S. Index to Japannese Bambusaceae. Gakken, Tokyo 1978.
- [2] Otto Stapf, F.L.S. On the Fruit of Melocanna bambusoides Trin. an Endospermless, Viviparous Genus of Bambuseae—Trens Linn. Soc. Ser. 2, Bot. 1904, Vol.VI 401—425, pl 45—47.
- [3] Reeder R John. The embryo in grass systematics. *Amer Journ Bot*, 1957 **44**(9): 756—768.
Reeder R John. The bambusoid embryo: A Reappraisal I. c. *Amer Journ Bot*, 1962, **49**(6): 639—641.
- [4] Dahlgren R M T, Cliford H T. The Monocotyledons: A Comparative Study. London: Academic Press, 1982. 242.
- [5] Gopal B Hari, H Y Mohan Ram. Fruit Development and—Structure in some Indian Bamboos; *Annals of Botany*, 1987, **60**: 477—483.
B Hari Gopal, H Y Mohan Ram. Systematic Significance of Mature Embryo of Bamboos pl. Syst. Evol. *Annals of Botany*, 1985, **58**: 148, 239—246.
- [6] 胡成华, 喻富根, 陈玲. 竹类果实胚体的比较解剖与系统分类, 云南植物研究, 1992, **14** (1) : 49—58.
- [7] Soderstrom R T, Londono X. Olmeca—A new genus of Mexican bamboos with fleshy fruits. *Amer Journ Bot*, 1981, 68.
- Soderstrom R T, Londono X. A morphological study of alvimia(Bambuseae), A new Brazilian Bamboo genus with Fruits. *Amer Journ Bot*, 1988, (75): 819—839.
- [8] Usui. Study of the embryo on Sasa nipponica and Pleiobastus chino. *Journ Jap Bot*, 1957, **32**: 193—200.

- [9] McClure F A. The Bamboos—a fresh perspective, Cambridge Harvard Univ. Press, 1966. 82—143.
- [10] Dransfield S. The genus *Dinochloa* (Gramineae / Bambuseae). in Saban. *Kew Bull.*, 1981, 36: 613—633.
- [11] Petrova L R, Yakovlev M S. Morphology and Anatomy of Fruits and Seeds. of The Bamboos *Melocanna bambusoides* and *Phyllostachys bambusoides*. *Bot Zur.*, 1968, 53: 1688—1703.
- [12] Philip V J, Haccius B. Embryogenesis in *Bambusa arundinacea* and Structure embryo. *Beitr Biol pfI*, 1976, 152: 83—100.

图版说明

图版 I: 1、3、5 为胚体纵切面, 2、4、6 胚芽横切面。1、2 印度刺竹, 胚型为 F+PP, 小角胚芽, 垂盾胚根, 直角胚; 3、4 黄竹, 胚型 F+PP, 垂盾胚芽, 平盾胚根, 直角胚; 5、6 牡竹, 胚型 F+PP, 小角胚芽, 小角胚根, 小弯胚。

图版 II: 1、3、5、7、9 为胚体纵切面, 2、4、6、8 胚芽横切面。 $\times 240$ 。1、2 黔竹、胚型 F+PP, 小角胚芽, 小角胚根, 小弯胚; 3、4 红竹、胚型 F+PP, 小角胚芽, 小角胚根; 小弯胚; 5、6 早竹、胚型 F+PP, 小角胚芽, 垂盾胚根, 直角胚; 7、8 方竹、胚型 F(P)+PP, 大角胚芽, 垂盾胚根, 大弯胚; 9, 箬叶竹、胚型 P+PN, 小角胚芽, 小角胚根, 直线胚。

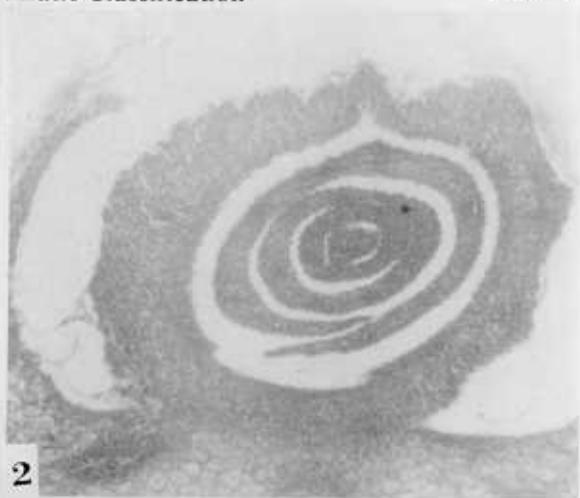
图版 III: 1、3、5、7、9 胚体纵切面, 2、4、6、8 胚芽横切面 ($\times 240$)。1、2 小香竹, 胚型 F+PF, 垂盾胚芽, 大角胚根, 大弯胚; 3、4 箭竹, 胚型 F+PF, 平盾胚芽, 小弯胚根, 小弯胚; 5、6 爬竹, 胚型 P+PP, 平盾胚芽, 大角胚根、小弯胚; 7、8 千叶赤竹、胚型 P+FF, 平盾胚芽、平盾胚根、直线胚; 9 井岗寒竹, 胚型 F+PN, 小角胚芽, 小角胚根, 小弯胚。

Explanatiopn of plates

Plate I. Figs. 1,3,5 are the longitudinal sections of embryo; Figs. 2,4,6 are the transverse sections ($\times 240$). 1,2 *Bambusa arundinacea*: The embryo type F+PP, The plumule with little angle, The radicel with perpendicular to scutel, The perpendicular embryo; 3,4 *Dendrocalamus membranacea*: The embryo type F+PP, The plumule with perpendicular to scutel, The radicel with parallel to scutel, The perpendicular embryo; 5,6 *D. strictus*: The embryo type F+PP, The plumule with little angle, The radicel with little angle, The little bent embryo.

Plate II. 1,3,5,7,9 are longitudinal sections of the embryo; 2,4,6,8 are the transverse sections ($\times 240$). 1,2 *Dendrocalamus tsangii*: The embryo type F+PP, The plumule with little angle, The radicel with little angle, The little bent embryo; 3,4 *Phyllostachys iridescens*: The embryo type F+PP, The plumule with little angle, The radicel with little angle, The little bent embryo. 5,6 *P. praecox*: The embryo type F+PP, The plumule with little angle, The radicel with perpendicular to scutel, The perpendicular embryo; 7,8 *Chimonobambusa marmorea*: The embryo type F(P)+PP, The Plumule with large angle, The radicel with perpendicular to scutel, The large bent embryo. 9 *Indocalamus longiauritus*: The embryo type P+PN, The plumule with little angle, The radicel with little angle, The line embryo.

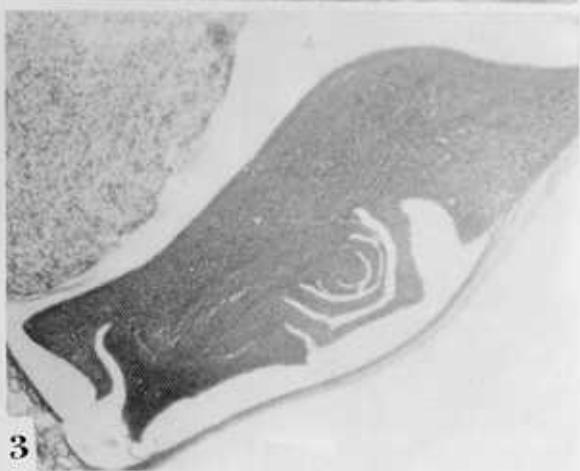
Plate III. 1,3,5,7,9 are the longitudinal sections of the embryo; 2,4,6,8 are the transverse sections ($\times 240$). 1,2 *Chimonocalamus dumosus*: The embryo type F+PF, The plumule with perpendicular to scutel, The radicul with large angle, The large bent embryo. 3,4 *Fargesia vicina*: The embryo type F+PF, The plumule with perpendicular to scutel, The radicel with little angle, The little bent embryo. 5,6 *Drepanostachyum microphyllum*: The embryo type P+PP, The plumule parallel to scutel, The radicel with large angle, The little bent embryo; 7,8 *Sasa kurilansus*: The embryo type P+FF, The plumule with parallel to scutel. The radicel with parallel to scutel, The line embryo; 9 *Gelidocalamus stellatus*: The embryo type F+PN, The plumule with little angle, The radicel with little angle. The little bent emtryo.



1



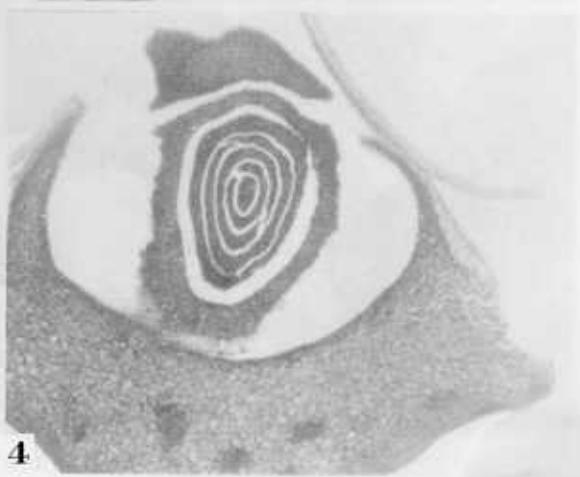
2



3

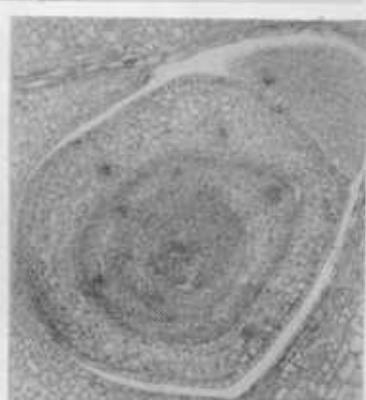
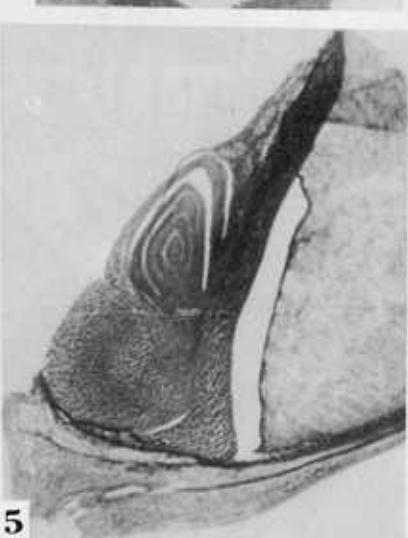
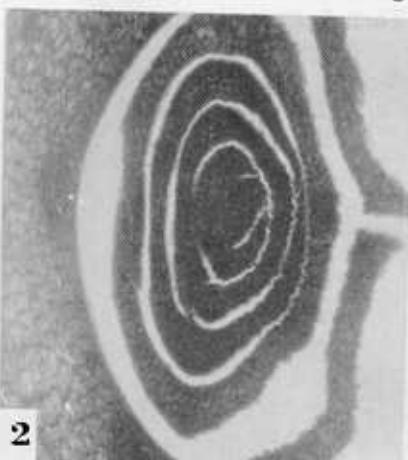


5

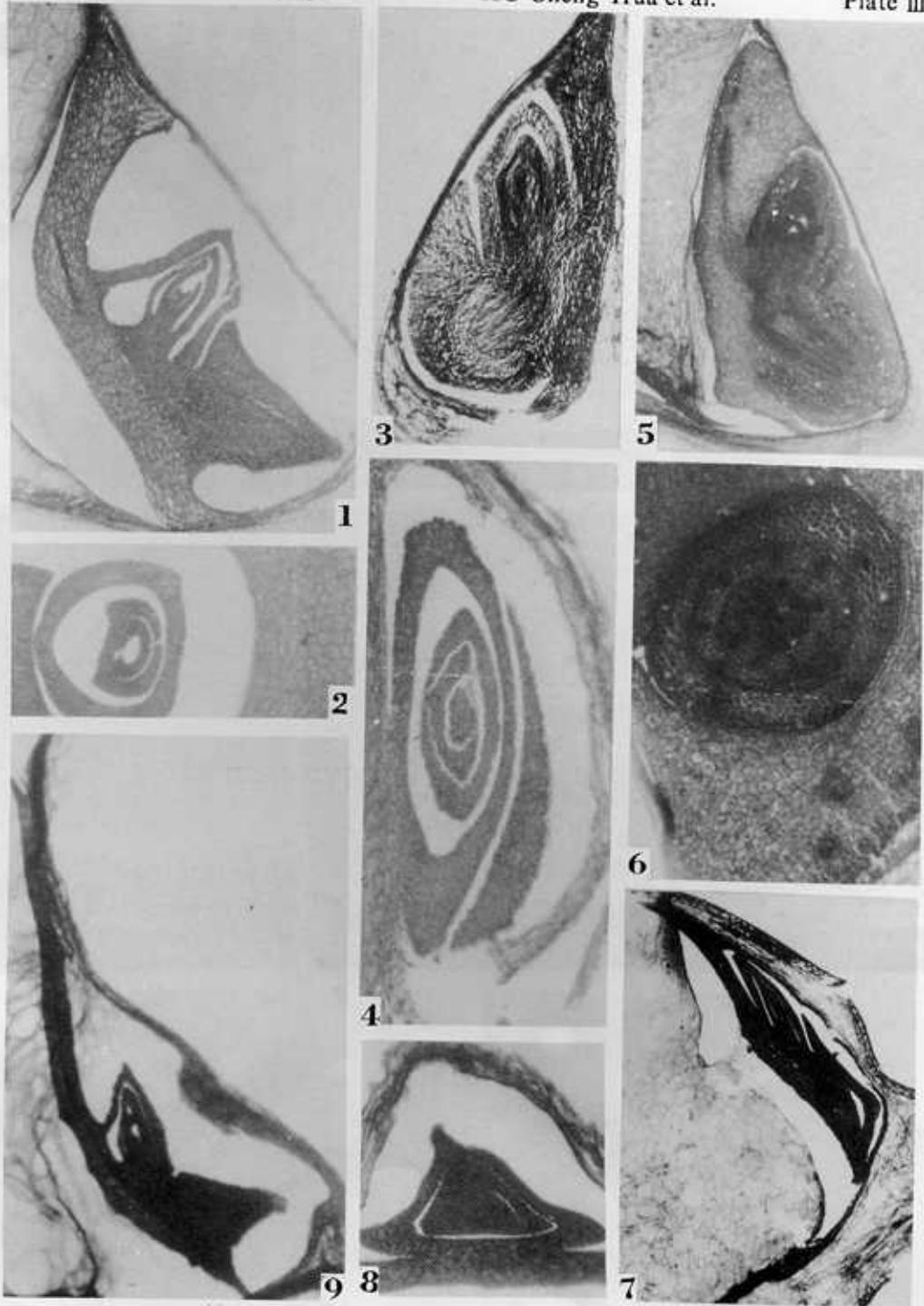


4

See explanation at the end of taxt



See explanation at the end of taxt



See explanation at the end of taxt