

文章编号:1000-0615(2005)04-0454-07

凡纳滨对虾卵子发生的超微结构

姜永华¹, 颜素芬¹, 王重刚², 宋振荣¹, 邹文政¹

(1. 集美大学水产学院水产生物技术研究所, 福建 厦门 361021;

2. 厦门大学生命科学学院, 福建 厦门 361005)

摘要:利用透射电镜研究凡纳滨对虾卵子发生过程中细胞内部结构的变化。结果显示,卵原细胞结构简单,代谢水平低,核孔稀少,通过核周池来完成核、质之间的物质交换。卵黄发生前晚期和卵黄发生初期的卵母细胞变化显著:核膜凹凸不平,核仁数量多,核孔密集,大量核仁外排物经核孔输送到卵质中;卵质中胞器极为丰富和发达,代谢活性极强。卵黄发生旺盛期是卵黄大量形成的阶段,卵质边缘还呈辐射状排列了一圈椭圆形皮质棒,细胞出现微吞饮活动并形成卵黄膜。卵黄发生晚期卵质中充满了粗大的卵黄粒和脂滴,胞器锐减。另外,探讨了卵细胞内部结构的变化和卵黄形成的关系以及皮质棒的来源与功能。

关键词:凡纳滨对虾;卵子发生;超微结构

中图分类号:Q248;S917 **文献标识码:**A

Ultrastructure on oogenesis of *Litopenaeus vannamei*

JIANG Yong-hua¹, YAN Su-fen¹, WANG Chong-gang², SONG Zhen-rong¹, ZOU Wen-zheng¹

(1. Fisheries College & Institute of Aquaculture Biotechnology, Jimei University, Xiamen 361021, China;

2. School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

Abstract: The changes of the structure in oocytes during the oogenesis of *Litopenaeus vannamei* were studied with transmission electron microscope. The results showed that the structure was simpler and the active metabolism is lower in oogonium. The particles from the nucleus mainly passed through the perinuclear cisternae into the cytoplasm because of fewer nuclearpores. The marked changes occurred in the latter previtellogenic oocytes and the primary vitellogenic oocytes. The nuclear changes consisted of the concavo-convex nuclear membrane, many more nucleoli, numerous nuclearpores and a large amount of nucleolus granular materials penetrating nuclear membrane into cytoplasm. There were various well-developed organelles in the cytoplasm which exhibited higher synthetic activity. The yolk granules formed mainly in active vitellogenesis. At this stage, a lap spherical cortical rods appeared radializedly at the edge of the cytoplasm. Meanwhile active microphagocytosis could be seen along the ooplasma membrane while the vitellin membrane formed on the surface of vitellogenic oocytes. The mature oocytes were full of big yolk granules and lipid droplets and the number of organelles reduced quickly. The relation between the changes of the structure in oocytes and the vitellogenesis was discussed. The origin and function of the cortical rods were also discussed.

Key words: *Litopenaeus vannamei*; oogenesis; ultrastructure

凡纳滨对虾 (*Litopenaeus vannamei* Boone) 俗称南美白对虾,具有生长迅速、对饲料蛋白质需求量低、出肉率高、离水存活时间长以及抗病力强等优点,是当今世界养殖虾类产量最高的三大品种之

一。研究卵子发生对掌握其性腺发育规律、指导人工育苗,具有重要的理论和生产实践意义。有关甲壳动物卵子发生的研究已有不少报道^[1-11],但尚未见凡纳滨对虾方面的报道,本文研究了凡

收稿日期:2004-06-02

资助项目:福建省教育厅自然科学基金资助项目(K02091)

作者简介:姜永华(1974-),女,山东烟台人,讲师,硕士,主要从事组织胚胎学、细胞学及分子生物学研究。Tel:13950103535, E-mail: jyh1974@sina.com

纳滨对虾卵子发生的详细过程及卵细胞内部结构的变化。

1 材料和方法

实验用不同成熟度的雌虾取自厦门五通育苗场,活体解剖,取其卵巢,切成 0.1mm^3 的小块,用2.5%戊二醛和1%锇酸双固定,618[#]环氧树脂包埋,超薄切片经醋酸铀和柠檬酸铅双重染色,PP5016/40透射电镜观察、摄影。

2 观察和结果

根据卵细胞大小、形状、核及核仁的形态、数目、卵质中胞器的种类与数量、卵黄的积累情况及皮质棒的有无等,可将卵子的发生过程划分为卵原细胞、卵黄发生前的卵母细胞和卵黄发生的卵母细胞3个时期。

2.1 卵原细胞

卵原细胞多边形,核较大,圆或椭圆形,核膜平滑,核孔极少,双层核膜之间的核周池较宽,局部扩张形成核膜泡;核仁1个,近中位,染色质呈絮状靠近核膜内侧分布(图版-1,2)。卵质少,电子密度低,胞器不发达,仅可见少量线粒体、滑面及粗面内质网散布于卵质中。其中,线粒体体积较大,形状不规则,内部结构简单,呈空泡状,嵴稀少;滑面内质网呈不规则的大囊泡状;粗面内质网则多为不规则的小囊泡,表面核糖体颗粒致密(图版-1,2,3)。此外,还可观察到卵原细胞活跃增殖时所形成的多核共质体结构(图版-4)。

2.2 卵黄发生前的卵母细胞

此期相当于初级卵母细胞的小生长期(S),根据卵母细胞的形状及内部结构,又可将其分为早期(S₁)和晚期(S₂)两个阶段。早期的卵母细胞在体积、内部构造上与卵原细胞相近,但卵核明显增大,染色质电子密度很高(图版-5)。卵质中还出现了少量核糖体和高尔基体,且线粒体嵴增多加长,出现间断的长管状粗面内质网,高尔基体扁平囊不明显,小液泡含量丰富(图版-5,6,7)。晚期的卵母细胞体积与内部结构变化明显:核膜凹凸不平,并向卵质中伸出伪足状突起,核周池变窄,核仁数量多,呈大小不等的致密块状或球状,靠近核膜内侧分布;核膜上核孔增多,紧靠核外膜的卵质中出现数团电子密度与核仁一致的核仁外排物(图版-8,9)。卵母细胞体积迅速增大,胞器

种类和数量明显增多,此时卵质中含有大量细小的游离核糖体颗粒,使卵质较细密、均匀,电子密度也明显增高;线粒体数量较多,呈卵圆形或长椭圆形,主要分布于核仁外排物周围,嵴呈管泡状,基质密度增加;粗面内质网数量多,呈小囊泡状、管状等多种形状;滑面内质网呈不规则的大囊泡状,数量稍增多(图版-9,10,11);卵质中还出现一些大小不一的圆或椭圆形次级溶酶体,内含泡状物(图版-12);另外还观察到个别环形片层结构,由多层紧密平行排列的扁平光滑膜囊构成,由高尔基体演化而来(图版-13)。

2.3 卵黄发生的卵母细胞

此期相当于初级卵母细胞的大生长期(L),卵黄发生全部在此期完成。根据卵黄的形成情况,可将此期分为初期(L₁)和后期(L₂)两个阶段。

初期卵母细胞形成的卵黄少,卵核核孔十分密集,核仁变小,核膜外可见到大量核仁外排物(图版-14)。卵质增加不多,但胞器却十分丰富和发达:线粒体大量分布在核周围及卵质的表层区域,多呈圆球形,大小较均一,嵴多而长,基质电子密度较高;游离核糖体极为丰富,颗粒变粗,使卵质致密(图版-15);囊泡状粗面内质网数量最多,网腔中开始沉积小颗粒,有的长管状粗面内质网还盘绕多层呈同心圆排列,局部网腔膨大为泡状(图版-16);环形片层也开始局部膨大、断裂形成许多具内含物的小囊泡(图版-17,18);大小不一的囊泡状滑面内质网也较多,网腔边缘逐渐沉积细小颗粒物(图版-19);次级溶酶体体积大,内含物丰富多样,呈泡状、髓状等(图版-20)。此期卵质中出现了少量已形成的小卵黄粒和脂滴,主要分布于核外周的卵质中(图版-21)。

后期卵母细胞是卵黄发生的主要时期,根据卵黄含量和皮质棒的有无,又可将其分为旺盛期和晚期两个阶段。

旺盛期卵母细胞核膜清晰,染色质融合成致密的环状结构,位于核中央,并将残留的少量核仁包围起来(图版-22)。卵质中可见线粒体、粗面内质网、核糖体、溶酶体、滑面内质网等胞器活跃参与卵黄粒和脂滴的合成^[11]。随着卵黄形成量的增加,胞器数量随之减少,结果卵质中积累了大量大小不等的卵黄粒和脂滴,并可观察到卵黄粒的融合现象(图版-23)。同时卵母细胞形成了覆盖于质膜外的均匀致密的卵黄膜(即初级卵膜),

此时卵质膜便通过微吞饮活动参与卵黄粒形成(图版-24,25)。此期还有一个显著特征是在卵质边缘出现一圈呈辐射状排列的椭圆形皮质棒,皮质棒位于皮质棒陷窝内,陷窝具膜,将皮质棒与卵质分隔开。陷窝膜周缘聚集了大量内含颗粒的粗面内质网囊泡及部分线粒体和高电子密度的小泡(图版-26,27)。

卵黄合成晚期,细胞体积达最大,胞核不易见到,皮质棒呈长棒状,卵质中充满粗大的卵黄粒和脂滴,胞器显著减少,残留的主要为内含致密小颗粒的粗面内质网囊泡和少量线粒体(图版-28)。质膜表面的微吞饮活动也显著减弱,质膜较平滑。

3 讨论

3.1 卵核的变化与代谢的关系

卵黄发生前后的卵母细胞核变化很大,主要体现在核膜由平滑变为不规则,有的伸出伪足,有的扩张形成“核膜泡”或内陷成小管,有的核膜上核孔数增多以及出现核仁外排物^[1,2,3,5]。中国对虾(*Penaeus chinensis*)^[2]不同发育期卵母细胞的核仁具有明显不同的特征,其核仁形态的变化是卵母细胞发育分期的一个主要依据。但三疣梭子蟹(*Portunus trituberculatus*)^[4]、锯缘青蟹(*Scylla serrata*)^[5]和尖头蟹(*Libinia emarginata*)^[8]的核及核仁的形态则无特殊变化。凡纳滨对虾卵子发生过程中,卵核也有明显变化:卵原细胞核膜平滑,几乎无核孔,只有一个核仁,而核仁是合成RNA和装配核糖体的重要结构,因此卵原细胞核的合成水平低;核、质之间的物质交换主要通过核周池来完成,故核周池膨大,局部扩张成核膜泡,借以增加与卵质的接触面积。卵黄发生前和卵黄发生初期的卵母细胞核膜凹凸不平,并向卵质中伸出伪足状突起,核孔增多、密集,且经核孔排出大量核仁外排物,表明核质之间进行着强烈的物质交换;同时核仁数量多,呈大小不等的致密球状沿核膜内侧分布,表明这一阶段卵核的合成代谢水平极高,核仁外排物正是其合成旺盛的标志^[1,6],这些外排物经核孔转移到卵质中后,装配成丰富、致密的游离核糖体^[7]。核糖体是合成蛋白质的重要胞器,也是内源性卵黄粒的重要来源之一。卵黄发生后,随着卵黄粒的大量合成,核膜逐渐解体,核仁及核仁外排物消失,核的合成代谢水平也随之降低。总之,凡纳滨对虾的卵核在卵黄发生

前和卵黄发生早期的卵母细胞中结构最复杂,代谢最旺盛,核仁合成大量核糖体亚单位,并以核仁外排物的形式输送到卵质中,参与卵黄粒的形成。

3.2 胞器的变化与卵黄合成的关系

凡纳滨对虾的卵原细胞结构简单,胞器不发达,合成活性很低,故此阶段细胞几乎不生长,主要通过有丝分裂来增加细胞数量,卵原细胞常形成多核共质体结构也表明其增殖活跃。而三疣梭子蟹^[4]的卵原细胞质中含有大量游离核糖体,长毛对虾(*Penaeus penicillatus*)^[1]、锯缘青蟹^[5]的卵原细胞质中则滑面内质网含量丰富,在锯缘青蟹^[5]中也观察到多核共质体。卵黄发生前的晚期卵母细胞质中核糖体、线粒体和粗面内质网的数量明显增多,并出现次级溶酶体和环形片层结构。在长毛对虾^[1]和锯缘青蟹^[5]的卵母细胞内也观察到大量的溶酶体,溶酶体具有强烈的消化作用,可分解、消化过剩的储存物质供卵细胞重新利用,以进行细胞内部结构的自我更新。环形片层结构与长毛对虾^[9]的类似,也来源于高尔基体,是一种储备性膜囊。

当卵黄发生时,环形片层可断裂形成大量小囊泡,作为卵黄粒形成的沉积容器,以适应卵母细胞发育过程中积累营养物质的需要。这些变化有利于卵母细胞迅速生长,同时也为卵黄的形成作准备。卵黄发生初期,卵质中各种胞器高度发达,粗面内质网、游离核糖体、线粒体、溶酶体、滑面内质网及高尔基体等充满胞质,代谢活性很强,它们为卵黄的大量形成作好了充分的物质准备。卵黄发生旺盛期也是各胞器合成代谢最活跃的时期,参与形成了大量卵黄成分:粗面内质网和核糖体合成蛋白质,高尔基体常分布于粗面内质网附近,对其合成的蛋白质进行加工、包装及转运等;滑面内质网合成脂类;线粒体则为各胞器的合成活动提供能量。不仅如此,许多胞器自身最终也演变为卵黄粒。结果,在这些胞器的协同作用下,卵质中形成了大量大小不等、成分不一的异质性的卵黄粒^[11]。此外,卵母细胞还可通过卵质膜以微吞饮的方式摄取外源性物质来形成卵黄粒。卵黄发生晚期,卵质中充满了大而圆的卵黄粒和脂滴,各胞器绝大部分已转化为卵黄粒,数量锐减,卵质膜的微吞饮活动也几乎停止,表明此时细胞的代谢活性明显减弱,也标志着卵母细胞已经发育成熟。通过上述各胞器的变化可以看出,卵黄

形成初期至旺盛期是胞器的种类、数量最多、结构最发达、代谢活性最强的时期,胞器的变化与卵黄的形成密切相关,它们的代谢活动是形成内源性卵黄的重要途径。

3.3 皮质棒的来源及功能

卵黄发生旺盛期时,卵质边缘出现了一圈放射状排列的位于陷窝内的椭圆形皮质棒,相当于其它动物卵子的皮层颗粒。在陷窝膜周缘密集着粗面内质网囊泡和部分线粒体及高电子密度小泡,据此推测皮质棒可能由粗面内质网合成,线粒体为其合成代谢提供能量。皮质棒最重要的功能是在受精时参与皮层反应,释放出富含酸、碱磷酸酶的内含物,形成胶质膜保护受精卵并可阻止多精受精^[10]。

参考文献:

- [1] 洪水根,林加涵,陈细法,等.长毛对虾卵子发生的研究 卵子发生过程[J].海洋与湖沼,1988,19(4):301-305.
- [2] 李怀梅,张乃禹.中国对虾卵母细胞发育的初步研究[J].海洋与湖沼,1994,25(3):243-247.
- [3] 邹国祥,叶孝经,宋玉兰,等.对虾卵细胞的发生[J].海洋水产研究,1989,(10):37-43.
- [4] 李太武.三疣梭子蟹卵子发生的研究[J].动物学杂志,1996,31(5):57-59.
- [5] 颜素芬,上官步敏,李少菁.锯缘青蟹卵子发生的超微结构研究[J].厦门大学学报(自然科学版),1994,33(2):231-236.
- [6] Kessel R. Origin, differentiation and possible function role of annulate lamellae during spermatogenesis in *Drosophila melanogaster*[J]. J Ultrastruct Res, 1981, 75:72-96.
- [7] Komn B S, Hinsch G W. Oogenesis in terrestrial hermit crab, *Coenobita clypeatus* (Decapoda, Anomura). Vitellogenesis [J]. J Morphol, 1987, 192(3):169-177.
- [8] Hinsch G W, Cone M V. Ultrastructural observations of vitellogenesis in the spider crab, *Libinia emarginata* [J]. J Cell Biol, 1969, 40:336-342.
- [9] 洪水根,陈细法.长毛对虾卵母细胞环形片层的研究[J].厦门大学学报(自然科学版),1991,30(1):84-87.
- [10] 王艺磊,张子平,常林,等.长毛对虾卵子皮层反应的研究[J].动物学报,2001,47(1):112-115.
- [11] 姜永华,颜素芬,宋振荣.凡纳滨对虾卵母细胞卵黄发生的超微结构[J].动物学报,2005,51(1):133-141.

欢迎订阅 2006 年《水产科学》

《水产科学》杂志是由辽宁省水产学会主办的水产科技期刊,1982年创刊,国内外发行。是中文水产、渔业类核心期刊和全国农业系统优秀期刊之一,现已被俄罗斯《文摘杂志》、英国《动物学记录》、《国际农业与生物科学研究中心》、美国《剑桥科学文摘》等收录。已被中国科学引文数据库、中国学术期刊综合评价数据库、《中国学术期刊(光盘版)》、中国期刊网和万方数字化期刊群中文科技期刊数据库收录中国生物学数据库。杂志主要刊载渔业资源、海淡水捕捞、水产养殖与增殖、水产生物病害及防治、水产饲料与营养、水产品保鲜与加工综合利用、渔船、渔业机械与仪器及水产基础科学等方面研究的新进展、新技术、新方法等。设有研究与应用、综述与专论、科普讲座、渔业信息等栏目。读者对象为水产科技工作者,大中专院校水产、生物、环保等专业师生,渔业行政、事业和企业单位有关管理和技术人员及广大知识渔民。

本刊为月刊,A4开本,56页,每月25日出版,定价5.00元,全年60.00元。邮发代号8-164,订阅者请到邮局订阅,也可直接汇款或银行信汇至本刊编辑部订阅。

开户行:工商银行大连星海支行,帐号:3400202309008900681

户名:辽宁省海洋水产科学研究院

地址:大连市沙河口区黑石礁街50号辽宁省海洋水产科学研究院《水产科学》编辑部,邮政编码:116023

电话:0411-84679512

E-mail: shchxkbj@yaho.com.cn

图版说明

Explanation of Plate

1 - 4. 卵原细胞:1. 整体,示卵核、卵质,标尺 = 3.0 μm ;2. 示核膜泡、卵质中的线粒体、粗面内质网,标尺 = 0.8 μm ;3. 示卵质中的线粒体、粗面和滑面内质网,标尺 = 0.6 μm ;4. 示卵原细胞形成的多核共质体,标尺 = 3.0 μm ;5 - 7. 卵黄发生前早期的卵母细胞:5. 整体,示卵核、卵质,标尺 = 2.3 μm ;6. 示卵质中长管状粗面内质网,标尺 = 0.6 μm ;7. 示卵质中线粒体、囊泡状粗面内质网、高尔基体,标尺 = 0.5 μm ;8 - 13. 卵黄发生前晚期的卵母细胞:8. 细胞核,示核仁及核仁外排物,标尺 = 5.0 μm ;9. 示核及卵质中的线粒体、核糖体,标尺 = 0.42 μm ;10. 示卵质中的线粒体、滑面内质网,标尺 = 0.8 μm ;11. 示卵质中的环状粗面内质网,标尺 = 0.8 μm ;12. 示卵质中的溶酶体,标尺 = 0.3 μm ;13. 示卵质中的环形片层,标尺 = 1.7 μm ;14 - 21. 卵黄发生初期的卵母细胞:14. 细胞核局部,示核膜、核孔、核仁及核仁外排物,标尺 = 0.6 μm ;15. 示线粒体,嵴密集,标尺 = 0.5 μm ;16. 示多层同心圆状粗面内质网,标尺 = 0.6 μm ;17. 示环形片层局部膨大,标尺 = 0.3 μm ;18. 示环形片层断裂形成大量小囊泡,标尺 = 0.3 μm ;19. 示滑面内质网腔中开始沉积小颗粒物,标尺 = 0.6 μm ;20. 示溶酶体内含泡状物及髓样结构,标尺 = 0.5 μm ;21. 示卵质中初合成的卵黄粒,标尺 = 3.0 μm ;22 - 27. 卵黄发生旺盛期的卵母细胞:22. 细胞核,示环状染色质,标尺 = 0.42 μm ;23. 示卵质中合成的大量卵黄粒及其融合现象,标尺 = 1.7 μm ;24. 示两个卵母细胞间相邻的均匀致密的卵黄膜,标尺 = 0.42 μm ;25. 示卵质膜的微吞饮活动,标尺 = 0.5 μm ;26. 示椭圆形皮质棒,标尺 = 3.0 μm ;27. 示皮质棒陷窝周缘密布大量粗面内质网囊泡和线粒体,标尺 = 1.2 μm ;28. 卵黄发生晚期的卵母细胞,示卵质中大量致密粗大的卵黄粒和残留的部分粗面内质网囊泡,标尺 = 2.3 μm

1 - 4. Oogonium:1. Whole structure, showing nucleus and cytoplasm, Bar = 3.0 μm ;2. Showing vesicular nuclear membrane, mitochondria and rough endoplasmic reticulum in cytoplasm, Bar = 0.8 μm ;3. Showing mitochondria, rough and smooth endoplasmic reticulum, Bar = 0.6 μm ;4. Showing combined cells with many nucleus formed by oogonium, Bar = 3.0 μm ;5 - 7. Early previtellogenic oocyte:5. Whole structure, showing nucleus and cytoplasm, Bar = 2.3 μm ;6. Showing long tubulate rough endoplasmic reticulum in cytoplasm, Bar = 0.6 μm ;7. Showing mitochondria, vesicular rough endoplasmic reticulum and golgi apparatus in cytoplasm, Bar = 0.5 μm ;8 - 13. Latter previtellogenic oocyte:8. Nucleus, showing nucleolus and nucleolus granular materials, Bar = 5.0 μm ;9. Showing nucleus, mitochondria and ribosome in cytoplasm, Bar = 0.42 μm ;10. Showing mitochondria and smooth endoplasmic reticulum in cytoplasm, Bar = 0.8 μm ;11. Showing annular rough endoplasmic reticulum in cytoplasm, Bar = 0.8 μm ;12. Showing lysosome in cytoplasm, Bar = 0.3 μm ;13. Showing annulate lamellae in cytoplasm, Bar = 1.7 μm ;14 - 21. Primary vitellogenic oocyte:14. Local structure of nucleus, showing nuclear membrane, nuclearport, nucleolus and nucleolus granular materials, Bar = 0.6 μm ;15. Showing mitochondria with numerous cristae, Bar = 0.5 μm ;16. Showing multilayer concentric circular rough endoplasmic reticulum, Bar = 0.6 μm ;17. Showing annulate lamellae expanding locally, Bar = 0.3 μm ;18. Showing annulate lamellae parting into numerous small vesicles, Bar = 0.3 μm ;19. Showing small size granular materials aggradated in vesicles of smooth endoplasmic reticulum, Bar = 0.6 μm ;20. Showing lysosome contained multivesicular and medullary bodies, Bar = 0.5 μm ;21. Showing start of yolk granules formation in cytoplasm, Bar = 3.0 μm ;22 - 27. Active vitellogenic oocyte:22. Nucleus, showing annular chromatin, Bar = 0.42 μm ;23. Showing a large number of yolk granules and fusion with each other in cytoplasm, Bar = 1.7 μm ;24. Showing vitellin membrane between two oocytes, Bar = 0.42 μm ;25. Showing active microphagocytosis of plasma membrane, Bar = 0.5 μm ;26. Showing spherical cortical rods, Bar = 3.0 μm ;27. Showing numerous vesicles of rough endoplasmic reticulum and mitochondria lying in the edge of cortical rods, Bar = 1.2 μm ;28. Latter vitellogenic oocyte, showing the mature oocytes were full of big yolk granules and portion of rudimental vesicles of rough endoplasmic reticulum, Bar = 2.3 μm

AL: 环形片层 (annulate lamellae); C: 卵质 (cytoplasm); Ch: 染色质 (chromatin); CR: 皮质棒 (cortical rod); G: 高尔基体 (golgi apparatus); L: 脂滴 (lipid droplet); Ly: 溶酶体 (lysosome); M: 线粒体 (mitochondria); Mv: 微绒毛 (microvilli); N: 卵核 (nucleus); Nm: 核膜 (nuclear membrane); Np: 核孔 (nuclearport); Nu: 核仁 (nucleolus); Pm: 卵质膜 (plasma membrane); R: 核糖体 (ribosome); RER: 粗面内质网 (rough endoplasmic reticulum); SER: 滑面内质网 (smooth endoplasmic reticulum); Vm: 卵黄膜 (vitellin membrane); Y: 卵黄粒 (yolk granule)

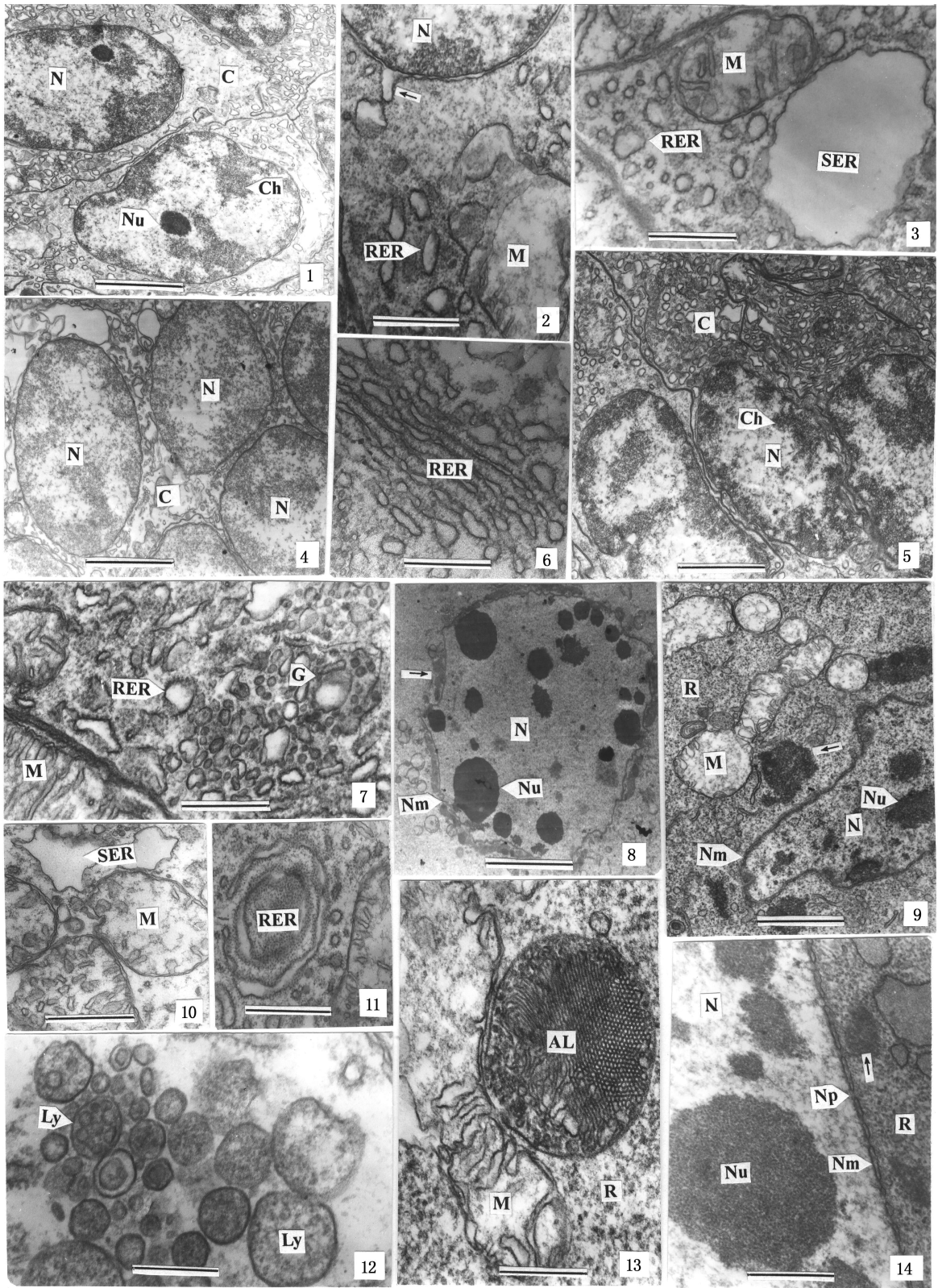
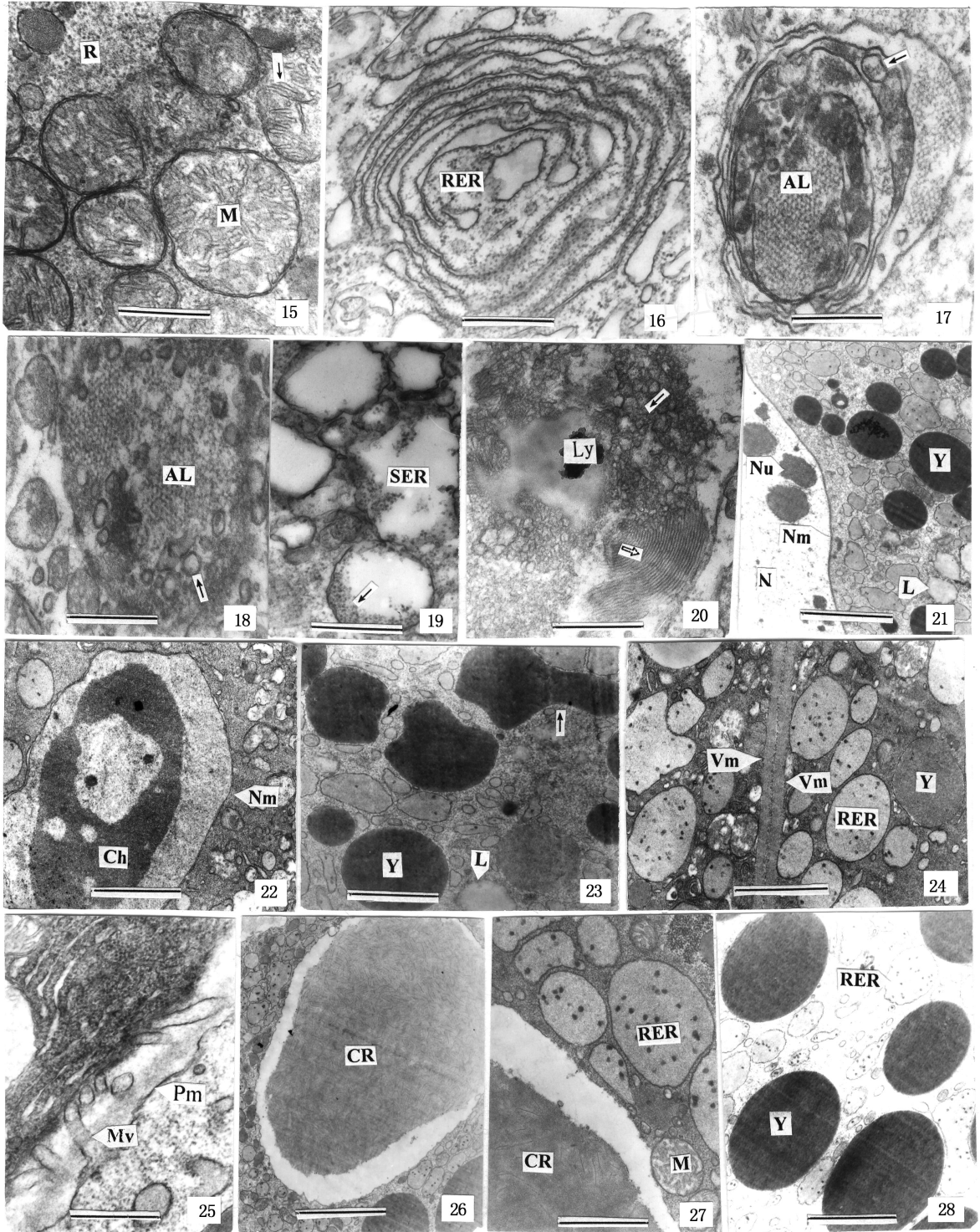


图 版 Plate



图版 Plate