

## 台灣產四種黏液蛞蝓之比較

# Comparison of Four Philomycid Slugs (Gastropoda: Stylommatophora: Philomycidae) of Taiwan

蔡奇立<sup>1</sup> 林旭宏<sup>1</sup> 吳錫圭<sup>2</sup>

Chi-Li Tsai<sup>1</sup>, Hsu-Hong Lin<sup>1</sup> and Shi-Kuei Wu<sup>2</sup>

<sup>1</sup>行政院農業委員會特有生物研究保育中心 南投縣集集鎮民生東路1號

<sup>2</sup>美國科羅拉多大學博物館

<sup>1</sup>Endemic Species Research Institute, Jiji, Nantou, Taiwan

<sup>2</sup>University of Colorado Museum, Boulder, CO 80309-0265, USA

### 摘要

本篇報告針對台灣陸生蝸牛資源調查時，在各地所採集到的黏液蛞蝓34樣本，共21個採集點，進行外觀及生殖系統研究以及棲地分布調查。研究鑑定有2種已紀錄種為雙線蛞蝓 *Meghimatium bilineatum* (Benson, 1842) 和山蛞蝓 *M. fruhstorferi* Collinge, 1901；與2種新紀錄種為隱花蛞蝓 *M. pictum* (Stoliczka, 1873) 和皺紋蛞蝓 *M. rugosum* (Chen and Gao, 1982)。根據體型大小可分為兩組：(一) 雙線蛞蝓和隱花蛞蝓為體中型，外觀顏色、體表顏色及一般生殖系統約略相近，但主要差異在於兩性腺大小、儲精囊管長度及陰莖與儲精囊管開口於共殖腔的位置；(二) 山蛞蝓和皺紋蛞蝓為體大型，外觀及生殖系統也相似，主要差別為皺紋蛞蝓有較瘦長的陰莖。上述兩組不但可由體型來區別，也可由完全兩樣的儲精囊管形態及陰莖開口於共殖腔不同位置來區分。

### Abstract

During the investigation on Taiwan land snail resource, 34 philomycid slugs were collected from 21 localities. This study examined external appearances and reproductive system; and it recorded habitats and distribution in Taiwan as well. This study identified two already recorded species, *Meghimatium bilineatum* (Benson, 1842) and *M. fruhstorferi* Collinge, 1901 and two newly recorded species *M. pictum* (Stoliczka, 1873) and *M. rugosum* (Chen and Gao, 1982). Based on size, four Taiwan *Meghimatium* can be divided into two groups: 1. *M. bilineatum* and *M. pictum* are medium-sized with almost similar external color pattern and reproductive system as well. The main differences between them are ovotestis size, length of spermathecal duct and the opening position of spermathecal duct, vagina and penis to the

terminal atrium, 2. *M. fruhstorferi* and *M. rugosum* are large-sized with almost similar external appearances and reproductive system but *M. rugosum* can be distinguished from *M. fruhstorferi* in having a longer and narrower penis. The aforementioned two groups can be distinguished not only from differences in size, but also from distinct spermathecal duct morphology and opening position of penis into the terminal atrium.

**關鍵詞：**黏液蛞蝓科、分類、生殖系統解剖、新紀錄種、台灣

**Key words:** Philomycidae, taxonomy, anatomy of reproductive system, new record, Taiwan

收件日期：93年12月10日

接受日期：94年5月23日

Received: December 10, 2004

Accepted: May 23, 2005

## 緒 言

台灣四面環海，氣候溫暖多雨，且多高山森林與河流，故孕育了豐富的陸生蝸牛資源。從過去一些台灣陸生蝸牛的資源調查報告指出( Adams 1868; Pilsbry and Hirase 1905; Kuroda 1941; 賴 1990)，台灣已記錄黏液蛞蝓科(Philomycidae)共有雙線蛞蝓*Meghimatium bilineatum* (Benson, 1842)、山蛞蝓*M. fruhstorferi* Collinge, 1901、蓬萊蛞蝓*M. formosensis* Cockerell, 1890和台灣蛞蝓*M. taiwanensis* Simroth, 1902等1屬4種。由於本科體型顏色差異很大，很難單從外形做種的鑑別，故產生了相當多的同種異名，如Hoffmann (1924)和Wiktor等人(2000)認為蓬萊蛞蝓與台灣蛞蝓是雙線蛞蝓的同種異名，而山蛞蝓有些報告認為是有效種(valid species) (Azuma 1982)，但有些報告卻認為它也是雙線蛞蝓的同種異名(Wiktor *et al.* 2000)，故台灣究竟有多少種黏液蛞蝓是有再重新鑑定之必要。

在陸生蝸牛傳統分類上主要是依據蝸牛的外殼形態、顏色與生殖系統(reproductive

system)來區分，由於本科並無外殼，且體型顏色差異很大，故生殖系統構造型式成為分類上主要依據(Hoffmann 1924)。本研究的目的是希望藉由從台灣各地所採集到的黏液蛞蝓，除形態描述外，並配合生殖系統解剖，期能對台灣黏液蛞蝓分類有更清楚的了解。

## 材料與方法

本篇研究材料來源是從1998至2004年針對台灣陸生蝸牛資源調查時，在各地所採集到的及吳書平、張仕緯先生所採集贈與的黏液蛞蝓樣本，共21個採集點34個樣本(表1)，並帶回實驗室飼育、觀察記錄，或浸入水中整夜鬆弛後，再浸泡於70%酒精中固定及保存，用Leica Wild MZ8解剖顯微鏡進行生殖系統解剖觀察與繪圖，並以Nikon Coolpix 995數位像機照相記錄。

## 結 果

由於本科體型顏色差異很大，很難單從外形做種的鑑別，故本篇根據研究材料生殖

表1. 台灣黏液蛞蝓採集分布表(1998-2004年)

Table 1. The collection localities of the philomycid slugs from Taiwan, 1998-2004

Species	Date (year/month/day)	Locations	Number of specimen
<i>Meghimatium bilineatum</i>	2001/02/18	Lujhou City, Taipei County <sup>⊙</sup>	4 <sup>+</sup>
	2001/05/29	Taiwan University Agricultural Farm <sup>⊙</sup>	1 <sup>*</sup>
	2002/12/24	Jiji Township, Nantou County	7 <sup>+</sup>
	2003/10/16	Shoufong Township, Hualien County	1 <sup>*</sup>
	2004/05/23	Sinshe Township, Taichung County	2 <sup>*</sup>
<i>Meghimatium pictum</i>	1998/03/28	Orchid Island, Taitung Conuty <sup>⊙</sup>	1 <sup>*</sup>
	2001/03/09	Fushan Research Station, Yuanshan Township, Yilan County <sup>⊙</sup>	1 <sup>+</sup>
	2001/04/07	Taman, Wulai Township, Taipei County <sup>⊙</sup>	1 <sup>+</sup>
	2001/04/16	Taman, Wulai Township, Taipei County <sup>⊙</sup>	2 <sup>*</sup>
	2002/04	Meifeng, Ren-ai Township, Nantou County <sup>⊙</sup>	1 <sup>*</sup>
	2002/10/09	Yuanfeng, Ren-ai Township, Nantou County	1 <sup>*</sup>
	2002/10/16	Lushan, Ren-ai Township, Nantou County	1 <sup>*</sup>
	2003/10/18	Zhongxing village., Nantou City	1 <sup>*</sup>
	2004/05/23	Sinshe Township, Taichung County	2 <sup>*</sup>
2004/08/17	Zhongxing village., Nantou City	1 <sup>*</sup>	
<i>Meghimatium fruhstorferi</i>	1999/04/24	Neilinger Mt., Zhuoxi Township, Hualien County <sup>⊙</sup>	1 <sup>+</sup>
	1999/04/27	Rueisuei Township, Hualien County <sup>⊙</sup>	1 <sup>*</sup>
	1999/07	Mingchi, Datong Township, Yilan County <sup>⊙</sup>	1 <sup>+</sup>
	2004/9/2	Dongyan Mt., Fusing Township, Taoyuan County <sup>*</sup>	2 <sup>+</sup>
<i>Meghimatium rugosum</i>	1999/07/20	Taman, Wulai Township, Taipei County <sup>⊙</sup>	1 <sup>+</sup>
	1999/08	Mingchi, Datong Township, Yilan County <sup>⊙</sup>	1 <sup>+</sup>

<sup>+</sup> Sexually matured, <sup>\*</sup> Immature, <sup>⊙</sup> Collected by Shu-Ping Wu, <sup>\*</sup> Collected by Shih-Wei Chang, others were collected by Wu, Tsai and Lin.

系統構造型式並參酌相關報告 (Collinge 1903; Hoffmann 1924; Azuma 1982; Wiktor *et al.* 2000 )，共可分為4種：2種為已紀錄種，另2種為新紀錄種(new records)，茲分別描述如下：

#### 黏液蛞蝓科 Family Philomycidae Gray, 1847

Wiktor *et al.* (2000)對本科特徵描述如下：體呈瘦長、半圓柱形，體長可達130 mm。外套膜(mantle)幾乎覆蓋整個體長，兩側幾乎可達蹠部(sole)邊緣。在靜止時身體縱長，但不會向兩側彎曲。當蛞蝓活動時，頭和身體末端會分別從外套膜下方突出。外套膜表面平滑，肺孔(pneumostome)位在身體右側前端，約身體長1/8處。身體尾端呈圓形，無尾腺(caudal gland)。身體足部不被縱狀溝所區分。無殼，外套膜內部為體液填滿的腔室。消化系統由兩個環狀的消化管組成，第一個較長，兩個在體軸線周圍有點扭轉。身體右側和左側收縮肌與後方各自獨立分開，心臟傾斜與身體軸線成45°。輸精管(vas deferens)長，陰莖(penis)發育良好，陰莖鞘(epiphallus)缺，在亞洲種類也缺少陰莖附屬器官(accessory organs)。儲精囊(spermatheca)相對小，但儲精囊管(spermathecal duct)大且壁厚，共殖腔(atrium)內部有舌狀的唇舌(ligula)。本科約有20種，分布在亞洲東部與東南部，也分布從北美洲、中美洲至哥倫比亞南部，在亞洲僅*Meghimatium* van Hasselt, 1823一屬，而美國則有*Philomycus* Rafinesque, 1820 和 *Pallifera* Morse, 1864二屬。

#### 黏液蛞蝓屬 Genus *Meghimatium* van Hasselt, 1823

在亞洲先前記錄有*Meghimatium*和*Inciliaria*兩屬，主要依體型大小與外套膜是否覆蓋頭部來區分。Wiktor *et al.* (2000)認為僅有*Meghimatium*一屬。此外，*Meghimatium*屬

不同於美國*Philomycus*和*Pallifera*兩屬，主要差別為：(一)生殖腔周圍無外部腺體；(二)缺少鈣化似矢狀刺戟裝置(dart-like stimulator)。目前此屬分布範圍為亞洲大部分東部與南部，和一些鄰近島嶼，從蘇聯伯力市(Khabarovsk)北部，通過韓國、日本、中國、印度、婆羅洲、蘇門達臘、爪哇、西里伯(Celebes)和菲律賓。

#### 1. *Meghimatium bilineatum* (Benson, 1842) 雙線蛞蝓 (圖1A-B及圖2A)

外觀：一般酒精標本體長45 mm，體寬11 mm，體表淡白色或淡黃色，背面具有兩條縱黑色條紋及外套膜兩側邊緣具有交密集棕色紋，其餘部位散布不規則條紋，蹠部白色或淡白色。(圖1A)

生殖系統：兩性腺(ovotestis)特大，長約10 mm，寬約7 mm，兩性管細長旋繞(convoluted)，約15 mm，與蛋白腺管(duct of albumin gland)開口處，連接於精卵管(spermoviduct)，精卵管是雌雄不易區分的混合體，通常肥大，末端分開為雌性之輸卵管(oviduct)及雄性輸精管，輸精管細長，前進到共殖腔處，再折向後方，在陰莖收縮肌處進入陰莖，陰莖似蠕狀約三彎後進入共殖腔。輸卵管細短，儲精囊呈卵圓形或球形，儲精囊管短，陰道(vagina)極短或無，約同開口於桶狀之共殖腔中。

棲息地：本種常出現在農田及園藝作物之中，造成農民不小負擔，主要喜棲息於灌木下潮濕落葉或苔蘚地上，偶而在下雨後一些裸露的石塊上亦會發現其蹤跡。

採集點：台北縣蘆洲、台北市台大農場、南投縣集集鎮、花蓮縣壽豐鄉、台中縣新社鄉。

附註：此種蛞蝓特徵是個體間有很大的顏色變化，尤其是幼生標本有更豐富顏色對比和身體圖案區分更明顯。因此，產



圖1. 台灣黏液蛞蝓外部形態標本照 ( bar = 1 cm )。 A-B, 雙線蛞蝓 (A, 集集； B, 蘆洲)； C-D, 綉花蛞蝓 (C, 塔曼； D, 福山植物園)； E-G, 山蛞蝓 (E, 內嶺爾山； F, 明池； G, 東眼山)； H, 皺紋蛞蝓 (明池)。

**Fig. 1.** The external views of philomycid slugs from Taiwan. ( bar = 1 cm ). A-B, *Meghimatium bilineatum* ( A, Jiji; B, Lujhou); C-D, *Meghimatium pictum* ( C, Taman; D, Fushan Research Station); E-G, *Meghimatium fruhstorferi* ( E, Neilinger Mt.; F, Mingchi; G, Dongyan Mt.); H, *Meghimatium rugosum* (H, Mingchi ).

生許多同種異名的主因是描述種顏色的變化，但其他特徵所提供證據卻是同種，故 Hoffmann (1924)認為大部分種類為同種異名。此外，本種生殖系統構造也可參酌 Wiktor *et al.* (2000)所描述之型式。

## 2. *Meghimatium pictum* (Stoliczka, 1873) 綉花蛞蝓 (圖1C-D及圖2B)

外觀：體表顏色斑紋與雙線蛞蝓相似，但背面中縱線比較清楚。(圖1C-D)

生殖系統：兩性腺小，橢圓形，長 5 mm，寬 3.5 mm，兩性管細長，略為旋

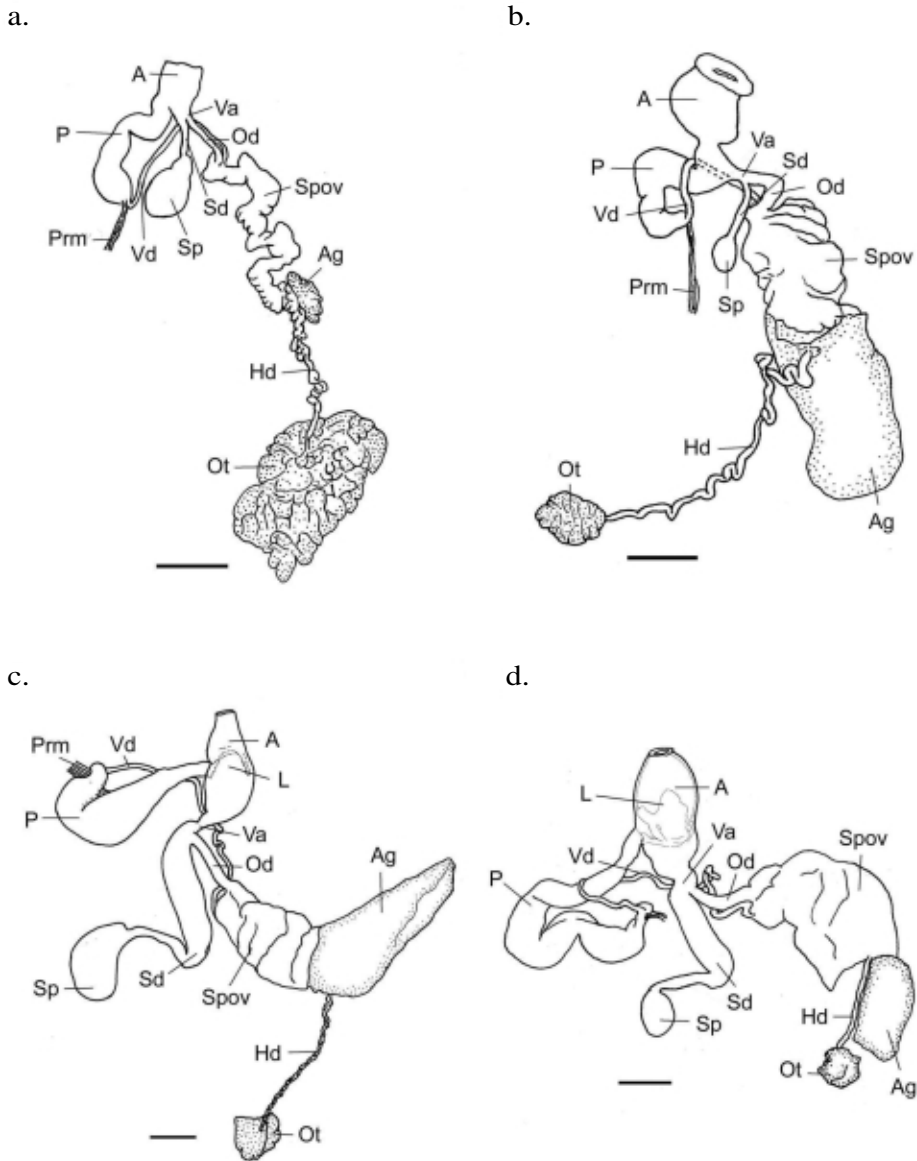


圖2. 台灣黏液蛞蝓生殖系統解剖圖(bar=5 mm)。a, 雙線蛞蝓 (集集)；b, 蕙花蛞蝓 (福山植物園)；c, 山蛞蝓 (內嶺爾山)；d, 皺紋蛞蝓 (明池) (A, 共殖腔；Ag, 蛋白腺；Hd, 兩性管；L, 唇舌；Od, 輸卵管；Ot, 兩性腺；Prm, 陰莖收縮肌；P, 陰莖；Sd, 儲精囊管；Sp, 儲精囊；Spov, 精卵管；Va, 陰道；Vd, 輸精管)。

**Fig. 2.** The reproductive system of Taiwan philomycids ( bar =5 mm ). a, *Meghimatium bilineatum* (Jiji); b, *Meghimatium pictum* ( Fushan Research Station); c, *Meghimatium fruhstorferi* (Neilinger mountain ); d, *Meghimatium rugosum* (Mingchi ) ( A, Atrium; Ag, Albumin gland; Hd, Hermaphroditic duct; L, Ligula; Od, Oviduct; Ot, Ovotestis; P, Penis; Prm, Penial retractor muscle; Sd, Spermathecal duct; Sp, Spermatheca; Spov, Spermoviduct; Va, Vagina; Vd, vas deferens).

繞，蛋白腺略呈長方形，輸卵管短，儲精囊呈小橢圓形，儲精囊管長，約儲精囊2-3倍長，陰道極短。陰莖約三彎後與陰道開口於共殖腔上方較窄之腔室，共殖腔成圓桶狀。(圖2B)

**棲息地：**本種棲息環境與*M. bilineatum*相同，且兩種的棲息環境常會重疊。

**採集點：**蘭嶼朗島、宜蘭縣員山鄉福山植物園、台北縣烏來鄉塔曼、南投縣仁愛鄉梅峰、南投縣仁愛鄉鳶峰、南投縣仁愛鄉廬山、南投市中興新村、台中縣新社鄉。

**附註：**雖然*M. pictum* 和 *M. bilineatum* 分布有部分重疊，根據Hoffmann (1924)指出，*M. pictum*不同於*M. bilineatum*主要因本種較小、體表有更明顯網狀圖案、較大斑點排成松樹狀條紋、彎曲棍棒狀陰莖和沒有環狀的腎臟。

### 3. *Meghimatium fruhstorferi* Collinge, 1901 山蛭蝨(圖1E-G及圖2C)

**外觀：**體巨大，滑行時可達130-160 mm，酒精固定標本約80 mm，體呈棕色(圖1E)、黑褐色(圖1G)或淡棕色，兩側黑色較濃(圖1F)，背面兩側有明顯的兩條縱腺，背中線明顯。

**生殖系統：**兩性腺小，長約6 mm，寬約6 mm；儲精囊圓形，儲精囊管分兩段，上段正常管狀，下段膨大約為上段2倍長、4-5倍寬，上段及下段呈180°折角。管口及輸卵管開口於很短的陰道，陰道進入共殖腔。輸精管細長，約30 mm；陰莖大，約25 mm，中段膨大，開口於共殖腔中部，共殖腔長桶狀，開口處略收斂。(圖2C)

**棲息地：**本種主要棲息於中海拔山區林下潮濕地上，在平地則出現於一些較少人為開發的闊葉林或廢農地之中。

**採集點：**花蓮縣卓源鄉內嶺爾山、花

蓮縣瑞穗鄉、宜蘭縣大同鄉明池、桃園縣復興鄉東眼山。

**附註：**雖Hoffmann(1924)與Wiktor *et al.* (2000)皆認為*M. fruhstorferi*為*Meghimatium bilineatum*之同種異名，但*M. fruhstorferi*儲精囊管下段肥厚，異於本文所描述的*M. bilineatum*及Wiktor *et al.*描述的*M. bilineatum* (fig.13, 2000)。Collinge(1901, 1903)所描述外形與Azuma所描述生殖系統(fig.290, 1982)與本種一致，故認定*M. fruhstorferi*為一有效種。

### 4. *Meghimatium rugosum* (Chen and Gao, 1982) 皺紋蛭蝨(圖1H及圖2D)

**外觀：**個體大型、滑行時體長可達140 mm，酒精保存標本長66 mm、寬15 mm。體色呈黃棕色或深棕色，酒精保存標本則呈淡黃棕色，帶有棕黑色不規則窄紋。此外，有一相當複雜灰色圖案在背部與兩側間，而且也有一些黑色的斑點。(圖1H)

**生殖系統：**生殖系統解剖與山蛭蝨相似，不同處為陰莖特別長，且不像山蛭蝨中段特別膨大，約同寬度，陰莖也開口於共殖腔中部。(圖2D)

**棲息地：**本種棲息於中海拔山區林下潮濕地上。

**採集點：**台北縣烏來鄉塔曼、宜蘭縣大同鄉明池。

**附註：**此種與*M. fruhstorferi*不僅大小相近，且單從外表也很難區分，其主要之不同在於*M. rugosum*有較長的輸精管和陰莖。

## 討 論

本篇報告主要以外觀形態描述，並配合生殖系統構造解剖型式，來區分台灣目前各

類的黏液蛞蝓。從目前結果來看，花紋顏色實難區分各類黏液蛞蝓，但從成熟個體的體型大小大致可區分成二個群體：(1)大型(6 cm以上)：*Meghimatium fruhstorferi* 和 *M. rugosum*; (2)中型(3-6 cm)：*M. pictum* 和 *M. bilineatum*。其中 *M. fruhstorferi* 和 *M. rugosum*之差異主要在於生殖器官陰莖長短及膨脹程度不同來區分，其餘特徵皆相近；而 *M. pictum* 和 *M. bilineatum*之差異主要在於儲精囊管長短與陰道連接位置來區分，其餘特徵也很相近。

Hoffmann (1924)提到亞洲產 *Philomycus* 屬(現今改為 *Meghimatium* 屬)有20種，可分為 *bilineatus*、*pictus*、*striatus* 和 *tarmes* 等4組。台灣產有 *bilineatus* 組的 *M. bilineatum* 和 *M. fruhstorferi* 兩種，*pictus* 組有一種 *M. pictum*，而 *striatus* 和 *tarmes* 兩組本次採集未有發現，但發現 Chen and Gao 1982年所發表的 *M. rugosum*。

從本次研究調查結果，雖很成功將台灣黏液蛞蝓鑑定為4種，但由於本科豐富多變的體色花紋，實讓我們對種的斷定倍感困擾，此也不能免除有相同生殖系統型式卻又是不同種之疑慮，或者其中也潛藏許多隱藏種(cryptic species)，故未來擬將這些樣本輔以分子親緣鑑定技術再重新鑑定 (Folmer *et al.* 1994; Holland and Hadfield 2004; Rundell *et al.* 2004)，期對本科有更深一層的認識。

## 謝 誌

本篇報告材料來源承蒙沈明晃先生協助採集與吳書平先生和張仕緯先生不吝提供自各地所採集的標本，使實驗材料不虞匱乏，而在文章內容撰寫部分，也承蒙盧博士重成提供各種修正意見，使本篇報告得以順利完成，特此感謝。

## 引用文獻

- 賴景陽。1990。蝸牛的世界。台灣省立博物館。
- Adams, A. 1868. On the species of Helicidae found in Japan. *Annals and Magazine of Natural History* 1(4): 459-472.
- Azuma, M. 1982. Colored illustrations of the land snail of Japan. Hoikusha, Japan.
- Benson, W. H. 1842. Mollusca. In: T. E Cantor (ed.). General features of Chusan, with remarks on the flora and fauna of that island. *Annals of Natural History, First Series* 9: 486-489.
- Chen, D. N. and J. X. Gao. 1982. A new species of slug of the family Philomycidae from Zhejiang Province, China. *Sinozoologia* 2: 119-121.
- Cockerell, T. D. A. 1890. Notes on slugs, chiefly in the collection at the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History* 6: 380-390.
- Collinge, W. E. 1901. Description of some new species of slug collected by Mr. H. Fruhstorfer. *The Journal of Malacology* 8: 118-121.
- Collinge, W. E. 1903. On some species of slugs collected by Mr. Fruhstorfer. *The Journal of Malacology* 10: 16-17, Pl. 1.
- Folmer, O., M. Black, W. Hoeh, R. Lutz and R. Vrijenhoek. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology Biotechnology* 3: 294-299.
- Gray, J. E. 1847. A list of the genera of recent Mollusca, their synonymy and types.

- Proceedings of the Zoological Society of London 15: 129-206.
- Hasselt, J. C. van. 1823. Uittreksel uit een' brief van Dr. J. C. van Hasselt, aan den Professor van Swinderen. *Algem Konst-en Letterbode* 2: 230-233.
- Hoffmann, H. 1924. Zur anatomie und systematic der Philomyciden. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft* 16: 363-391.
- Holland, B. S. and M. G. Hadfield. 2004. Origin and diversification of the endemic Hawaiian tree snails (Achatinellidae: Achatinellinae) based on molecular evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32: 588-600.
- Kuroda, T. 1941. A catalogue of molluscan shells from Taiwan (Formosa), with descriptions of new species. *Memories of Faculty of Science and Agriculture Taihoku Imperial University* 22(4): 65-216.
- Morse, E. S. 1864. Observations on the terrestrial pulmonifera of Maine. *Journal of the Portland Society of Natural History* 1(1): 1-63.
- Pilsbry, H. A. and Y. Hirase. 1905. Catalogue of the land and fresh-water Mollusca of Taiwan (Formosa), with descriptions of new species. *Proceedings of Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 57: 720-752.
- Rafinesque, C. S. 1820. *Annales of nature, or annual synopsis of new genera and species of animals, plants etc. discovered in North America*. First Annual Number, Lexington.
- Rundell, R. J., B. S. Holland and R. H. Cowie. 2004. Molecular phylogeny and biogeography of the endemic Hawaiian Succineidae (Gastropoda: Pulmonata). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 246-255.
- Simroth, H. 1902. Über einige kürzlich beschriebene neue Nacktschnecken, ein Wort zur Aufklärung systematischer Verwirrung. *Zoologischer Anzeiger* 25: 355-357.
- Stoliczka, F. 1873. On the land-shells of Penang Island, with descriptions of the animals and anatomical notes. Pt. 2 Helicacea. *Journal of the Asiatic Society of Bengal* 42: 11-38.
- Wiktor, A., D. N. Chen and M. Wu. 2000. Stylommatophoran slugs of China (Gastropoda: Pulmonata)-*Prodromus. Folia Malacologica* 8(1): 3-35.