

## 摘要

植物入侵严重威胁生物多样性以及生态系统功能，对社会和经济发展造成严重危害。植物与丛枝菌根真菌（arbuscular mycorrhizal fungi, AMF）的相互作用在外来植物成功入侵中发挥重要作用。土壤氮和磷是影响植物-AMF 互作的关键因子，但土壤养分有效性以及养分形态调控的入侵植物-AMF 互作关系鲜有报道。本研究以入侵植物加拿大一枝黄花（*Solidago canadensis*）和同属本地植物一枝黄花（*S. decurrens*）为研究对象，通过控制实验及高效液相色谱分析，解析氮和磷交互对入侵植物和本地植物与 AMF 共生关系的影响及根系分泌物机制；通过添加不同形态磷，结合高通量测序技术探究土壤养分形态变化对植物根际 AMF 群落特征的影响，并进一步评估 AMF 群落变化与植物生长和入侵植物生长优势的相关性。主要内容和结果如下：

（1）为探究氮和磷交互对入侵植物-AMF 共生关系的影响及机制，设置六种氮磷处理（两个氮水平×三个磷水平）比较入侵植物和本地植物生长、AMF 侵染率和根系分泌物中类黄酮含量的差异。结果表明：氮和磷不同程度地影响植物生长、AMF 侵染率和类黄酮含量。和一枝黄花相比，加拿大一枝黄花具有显著的生长优势，并且该生长优势在低氮低磷处理下最高。而且，低氮低磷处理下加拿大一枝黄花根系 AMF 侵染率和槲皮素含量均显著高于一枝黄花。低氮条件下，加拿大一枝黄花生长优势，AMF 侵染率和根系分泌物中槲皮素含量随土壤磷有效性升高而降低，而在高氮条件下无此变化。相关分析表明，在低氮处理下，加拿大一枝黄花的生长优势和 AMF 侵染率相对变化呈边际正相关，高氮处理下两者无显著关联；不同氮和磷处理下入侵植物和本地植物根系分泌物中槲皮素含量的差异，是导致植物和 AMF 共生变化的重要因素。

（2）为探究土壤养分形态变化对入侵植物-AMF 互作关系的影响，设置五种不同磷处理（对照不加磷；添加磷酸二氢钠、羟基磷灰石、单磷酸腺苷和植酸），比较入侵植物和本地植物根际 AMF 群落特征变化及其对植物生长和入侵植物生长优势的影响。结果表明：土壤磷形态显著影响 AMF 多样性、群落组成和共现网络。在对照处理下，加拿大一枝黄花和一枝黄花根际 AMF 丰富度和香农指数无显著差异，而磷添加显著扩大两种植物根际 AMF 群落 alpha 多样性的差异，并且两种植物根际 AMF 群落 alpha 多样

性均在单磷酸腺苷处理下最高。入侵植物和本地植物根际具有不同的 AMF 群落，而加磷显著改变 AMF 群落组成。与对照相比，磷添加不影响一枝黄花球囊霉科相对丰度，但单磷酸腺苷处理下加拿大一枝黄花球囊霉科相对丰度显著提高。此外，添加无机磷导致一枝黄花根际微生物共现网络复杂性和关键种数量降低，而加拿大一枝黄花则刚好相反。不同形态磷处理下，入侵植物加拿大一枝黄花生物量显著优于一枝黄花，这种生长优势与根际 AMF 群落的 alpha 多样性、球囊霉科相对丰度、共现网络复杂度和关键种丰富度均显著相关。路径分析则进一步表明土壤磷形态变化主要通过提高根际 AMF 群落 alpha 多样性促进植物生长，通过增加共现网络中关键种丰度增强加拿大一枝黄花的生长优势。

综上所述，入侵植物和 AMF 相互作用随土壤养分有效性和养分形态变化而改变。在低资源环境中，入侵植物通过根系分泌物释放更高浓度的黄酮类化合物，增强和 AMF 的共生关系，从而比同属本地植物具有更强的竞争力和生长优势。当土壤养分形态发生改变时，入侵植物根际 AMF 可塑性更高，通过改变微生物丰富度、关键类群丰度和共现网络等多种群落特征提高入侵植物环境适应能力，使外来植物能够成功侵入不同资源生境。虽然本研究从土壤养分视角探索氮磷变化驱动的入侵植物-微生物互作关系，但需要指出的是外来植物入侵过程是复杂且多变的，在植物入侵的不同阶段和研究尺度下，土壤养分调控的入侵植物和微生物相互作用可能发生改变，未来需要更深入的研究。

**关键词：**植物入侵，丛枝菌根真菌，养分有效性，养分形态，植物-真菌相互作用

# 目 录

摘 要.....	I
<b>ABSTRACT</b> .....	III
目 录.....	VII
<b>第一章 前言</b> .....	1
1.1 植物入侵.....	1
1.1.1 植物入侵的概念及危害.....	1
1.1.2 植物入侵机制研究进展.....	2
1.2 丛枝菌根真菌与植物入侵.....	3
1.2.1 丛枝菌根真菌与植物共生对植物入侵的影响.....	3
1.2.2 丛枝菌根真菌群落对植物入侵的影响.....	4
1.3 土壤氮磷与植物入侵.....	5
1.3.1 土壤氮磷与入侵植物的关系.....	5
1.3.2 土壤氮磷与 AMF 的关系.....	6
1.3.3 土壤氮磷对入侵植物-AMF 互作关系的影响.....	6
1.4 根系分泌物对植物与 AMF 互作关系的影响.....	7
1.5 入侵植物加拿大一枝黄花.....	8
1.6 研究内容与意义.....	9
1.7 技术路线.....	10
<b>第二章 氮磷交互对加拿大一枝黄花与 AMF 共生的影响</b> .....	11
2.1 引言.....	11
2.2 材料与方法.....	12
2.2.1 实验材料.....	12
2.2.2 实验方法.....	13
2.2.3 实验收获及指标测定.....	13
2.2.4 数据分析.....	15
2.3 实验结果.....	15
2.3.1 氮磷交互对植物生长的影响.....	15
2.3.2 氮磷交互对 AMF 侵染率的影响.....	18
2.3.3 氮磷交互对根系分泌物类黄酮的影响.....	19
2.3.4 植物-AMF 共生与类黄酮的相关性.....	21
2.4 讨论.....	22
2.4.1 氮磷交互对植物生长的影响.....	22
2.4.2 氮磷交互对 AMF 侵染率的影响.....	23
2.4.3 根系分泌物对入侵植物与 AMF 共生的影响.....	24
<b>第三章 不同形态磷对加拿大一枝黄花与 AMF 互作的影响</b> .....	25
3.1 引言.....	25
3.2 材料与方法.....	26
3.2.1 实验材料.....	26
3.2.2 实验方法.....	26

3.2.3 实验收获及指标测定 .....	27
3.2.4 数据分析 .....	28
3.3 实验结果 .....	29
3.3.1 不同形态磷对植物生长的影响 .....	29
3.3.2 AMF 多样性及其与植物生长的关系 .....	30
3.3.3 AMF 群落组成及其与植物生长的关系 .....	31
3.3.4 AMF 共现网络及其与植物生长的关系 .....	35
3.3.5 磷驱动的 AMF 群落变化对植物生长的相对重要性分析 .....	38
3.4 讨论 .....	39
3.4.1 不同形态磷对植物-AMF 互作的影响 .....	40
3.4.2 AMF 群落特征与植物生长之间的关联 .....	40
第四章 结论与展望 .....	43
4.1 结论 .....	43
4.2 展望 .....	43
参考文献 .....	45
致 谢 .....	57
附录 A .....	59
攻读学位期间发表的学术论文与研究成果 .....	61

## 第一章 前言

### 1.1 植物入侵

#### 1.1.1 植物入侵的概念及危害

植物入侵(plant invasion)是指植物从原生地经自然或人为方式扩散到新的栖息地,并对新栖息地的生物、环境等造成危害的一种现象<sup>[1, 2]</sup>。由于全球化和经济贸易迅速发展,我国成为全球范围内遭受植物入侵危害最严重的国家之一<sup>[3, 4]</sup>。入侵植物具有生态适应性强、生长速度快、繁殖能力强等特点,威胁物种多样性,削弱生态系统服务功能,对我国经济发展和生态环境造成严重危害。因此,阐明植物入侵机制和防控入侵植物对于维护我国生态安全具有重要意义。

外来入侵植物对入侵地的物种多样性、生态系统功能、经济发展、人类健康等方面造成巨大威胁<sup>[5, 6]</sup>。主要包括以下三个方面:第一,入侵植物会取代本地植物,降低本地物种多样性,破坏生态系统稳定性和功能<sup>[7, 8]</sup>。植物入侵到新的栖息地后,由于空间、营养、光照、水分等资源有限,与本地植物产生竞争,通过占领合适的生态位,分泌化感物质,改变生态系统内的物质循环和信息传递,对本地植物具有排斥和抑制作用。并且自身迅速繁殖和传播,形成单优群落,严重降低本地物种的丰富度和多度,甚至导致本地物种灭绝,进而破坏入侵地的生态系统稳定性和功能。例如,入侵我国沿海地区的互花米草(*Spartina alterniflora*)严重影响本地生物的生存,降低本地物种多样性,影响生态系统的各项功能<sup>[9]</sup>。第二,植物入侵造成巨大的社会经济损失。植物入侵会严重阻碍农业、牧业、渔业、林业的生产,增加生物防治和入侵管理的成本,从而阻碍我国的经济发展。例如:水葫芦(*Eichhornia crassipes*)在我国 17 个省市泛滥成灾,造成了近百亿元的经济损失<sup>[10]</sup>。据统计,我国每年因生物入侵造成的经济损失超过 2000 亿元<sup>[11]</sup>。第三,植物入侵严重威胁人类健康。入侵植物携带的病原微生物或是自身产生的化感物质、花粉等,可能直接或间接地传播疾病,危害人体健康。例如:原产于北美洲的豚草(*Ambrosia artemisiifolia*),入侵多个国家,其花粉会引起咳嗽,哮喘等过敏反应,导致花粉过敏症和“枯草热”病<sup>[5]</sup>。

### 1.1.2 植物入侵机制研究进展

植物入侵是一个复杂的过程，受到一系列生物和非生物因素的影响，研究人员从不同的角度提出多种假说以阐明外来植物入侵机制。天敌逃逸假说（Enemy release hypothesis）认为，入侵物种在其原产地受到长期协同进化的天敌的控制，而进入到入侵地以后，由于缺乏天敌的制约与限制，入侵物种能够在入侵地中快速生长、繁殖、和扩散，而本地物种仍然受到天敌的攻击，因此入侵物种具有更强的竞争优势<sup>[12]</sup>。目前，众多研究均支持该假说。例如：Vilà 等（2005）通过比较植食性昆虫对原产地和入侵地贯叶连翘（*Hypericum perforatum*）的取食压力和种群密度发现，入侵地植物比本地植物的取食压力要小，这可能是入侵地贯叶连翘具有更高的种群密度的原因之一<sup>[13]</sup>。土壤微生物群落会影响外来植物在其新栖息地的存活、生长和扩散。增强共生假说（Enhanced mutualisms hypothesis）认为入侵植物在入侵地遇到对其生长有更强促进作用的土壤微生物，入侵植物与微生物之间表现为增强的互惠共生关系<sup>[14]</sup>。该假说表明，入侵植物与微生物的互动可能会直接或间接地促进植物入侵。例如，薇甘菊（*Mikania micrantha*）入侵后，增加参与氮循环的微生物丰度，提高氮有效性，增加植物生长所需的有效氮，进而增强其入侵优势<sup>[15]</sup>。与原产地种群相比，乌桕（*Triadica sebifera*）的入侵地种群的生物量和菌根真菌侵染率更高<sup>[16]</sup>。资源机遇假说（Resource opportunity hypothesis）认为入侵植物可利用的环境资源是影响生态系统可入侵性的重要因素<sup>[17]</sup>。在养分富集的环境中，入侵植物芦苇（*Phragmites australis*）通过增加生长和保持其固有竞争优势，进而促进其自身入侵<sup>[18]</sup>。Sardans 等（2017）通过 Meta 分析发现在低或高营养条件下，入侵植物的生长均高于本地植物<sup>[19]</sup>。新武器假说（Novel weapons hypothesis）指出入侵植物在入侵过程中通过根系向环境中排放更强的化感物质，抑制了本地生物的生长和竞争能力，进而成为成功的入侵者<sup>[20]</sup>。综上所述，目前关于外来植物入侵机制的研究侧重于天敌释放、种间关系、养分吸收、增强微生物互惠、化感作用等单一角度解析外来植物成功入侵机制，而同时考虑生物和非生物因素对植物入侵的影响或整合多种假说的研究则相对较少。因此，以资源可用性和土壤微生物为切入点，阐明外来植物入侵机制对于入侵植物防治和管理具有重要意义，是入侵生态学研究热点问题。

## 1.2 丛枝菌根真菌与植物入侵

丛枝菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 是土壤中广泛分布的一种共生真菌, 可以与 80% 的陆生维管植物形成互惠共生关系<sup>[21]</sup>, 这种共生关系对植物的生长和进化具有重要意义<sup>[22, 23]</sup>。在植物-AMF 互作关系中, AMF 需要从寄主植物处获得光合产物以维持自身生长、发育和繁殖, 而作为回报, AMF 会提高寄主植物对营养元素 (如氮、磷等) 的吸收, 从而促进植物生长, 并增强寄主植物抗病、抗旱等能力<sup>[24, 25]</sup>。

植物与 AMF 互作是植物获取营养元素的一种重要策略, 植物通过 AMF 菌丝增加对养分的吸收<sup>[26]</sup>。一方面, AMF 通过提高宿主植物养分吸收和环境适应能力, 增强植物的生长和竞争力。例如, 玉米 (*Zea mays*) 接种 AMF 能够显著改善干旱带来的损害, 并增加玉米光合作用和叶绿素含量<sup>[27]</sup>。另一方面, 植物通过根系分泌代谢物质, 影响根际 AMF 群落结构和功能, 被改变的 AMF 群落会对寄主植物产生正反馈。例如, 在中/短期干旱条件下, 植物根系分泌物代谢物质增强植物与 AMF 的互作, 进而促进植物对水分和养分的吸收<sup>[28]</sup>。AMF 可以增强植物对养分的获取, 促进土壤养分循环, 提高植物抗逆性, 增加植物光合速率, 在植物种群建立、物种多样性形成、群落竞争演替中发挥着重要作用<sup>[29, 30]</sup>。因此, 植物与 AMF 的相互作用对入侵植物的生长、竞争和扩散具有重要意义, 探究入侵植物和 AMF 互作关系变化对于预测外来植物成功入侵机制和效应具有重要作用。

### 1.2.1 丛枝菌根真菌与植物共生对植物入侵的影响

植物-AMF 共生在外来植物成功入侵中发挥着重要作用。外来植物入侵到新生境后, 与入侵地 AMF 形成互惠共生关系。一方面, 相较于本地植物, 入侵植物一般与 AMF 形成更强的共生关系, AMF 菌丝能够增加植物根表与土壤的接触面积, 进而增强入侵植物对氮、磷等营养元素的吸收能力<sup>[31, 32]</sup>。Nijjer 等 (2008) 通过比较入侵植物乌桕和本地植物的生长和 AMF 侵染率, 发现乌桕的 AMF 侵染更高, 这可能是提高入侵植物生长率促进乌桕入侵的重要原因<sup>[33]</sup>。另一方面, 入侵植物与 AMF 建立共生关系, 通过提高入侵植物抵御生物或非生物胁迫能力, 改变植物间的竞争, 从而促进入侵植物在入侵地建立种群, 形成单优群落<sup>[34]</sup>。例如, Zhang 等 (2017) 发现, 在同一环境下, 黄顶菊 (*Flaveria bidentis*) 的 AMF 侵染率高于本地植物, 促进黄顶菊对氮磷的获取能力, 同

时提高黄顶菊的光合利用率，显著增加黄顶菊的竞争力<sup>[35]</sup>。关于南美虻螭菊（*Wedelia trilobata*）的研究也证实了入侵植物与 AMF 的共生关系可以提高入侵植物竞争力<sup>[36]</sup>。Chen 等（2020）发现养分有效性不影响植物根系 AMF 侵染率，但是改变 AMF 的菌根效应<sup>[37]</sup>，这表明在养分变化环境下，AMF 侵染率不能完全反映入侵植物与 AMF 的相互作用。

### 1.2.2 丛枝菌根真菌群落对植物入侵的影响

入侵植物到达新生境以后，通常会改变新生境 AMF 群落的结构与功能，以促进其入侵<sup>[38,39]</sup>。例如，斑点矢车菊（*Centaurea maculosa*）入侵后，入侵地的 AMF 群落组成和丰度均发生显著变化<sup>[40]</sup>。Zhang 等（2018）通过比较入侵植物豚草（*Ambrosia artemisiifolia*）、鬼针草（*Bidens pilosa*）和狗尾草（*Setaria viridis*）的 AMF 群落，发现两种入侵植物的 AMF 群落相似，有助于入侵植物氮积累，进而增加入侵植物的竞争优势<sup>[41]</sup>。目前的研究多关注于入侵植物与 AMF 共生在植物入侵中的作用，而关于 AMF 群落在植物入侵中发挥的作用认识仍不全面。因此，探究 AMF 群落对入侵植物生长的影响有助于丰富植物入侵微生物学机制。

关于本地植物的研究表明，AMF 群落的多样性、群落组成、共现网络、关键种均会影响植物生长。微生物多样性能够反映土壤养分和土壤环境质量的变化，与植物生长密切相关<sup>[42]</sup>。例如，较高的 AMF 丰富度可以提高植物生产力，促进植物多样性<sup>[43]</sup>。不同的 AMF 种类由于定殖策略和菌丝体大小不同，对养分吸收和传递效率不同。因此，AMF 群落组成会影响植物对养分的获取。例如，Hart 和 Reader（2002）通过接种不同 AMF 孢子，发现菌丝体大的球囊霉科对植物生物量的促进作用最强，而菌丝体小的无梗囊霉科对植物生物量的促进作用最小<sup>[44]</sup>。土壤微生物并不是单独存在，而是相互连接形成复杂的网络共同行使生态功能，因此微生物共现网络也会影响植物生长<sup>[45]</sup>。Xiang 等（2022）研究表明，AMF 群落网络稳定性与花生（*Arachis hypogaea*）产量呈正相关<sup>[46]</sup>。关键种对于维护微生物网络稳定性和行使生态功能具有重要意义<sup>[47]</sup>，关键种的丰度和数量会改变植物的生长以及竞争<sup>[48]</sup>。以往研究表明，不同的 AMF 群落特征对植物生长的影响不同。例如，群落组成对花生产量的贡献高于共现网络和丰度<sup>[46]</sup>。评估不同的群落特征对于认识植物与微生物互作规律具有重要意义。

AMF 群落在外来植物成功入侵过程中发挥着重要作用。例如，Sheng 等（2022）发

现入侵地和原产地的小飞蓬具有不同的 AMF 群落，并且两个种群植物生物量对于相同科丰度的响应不同<sup>[49]</sup>。对入侵植物加拿大一枝黄花 (*Solidago canadensis*) 的研究发现，加拿大一枝黄花改变了土壤 AMF 群落，而这种变化对加拿大一枝黄花的生长产生了正反馈效应，并且降低了本地植物的竞争优势<sup>[50]</sup>。AMF 群落可能通过多种途径，如多样性、群落组成、共现网络、关键种等影响外来植物的生长与竞争，筛选微生物关键群落特征可以为入侵植物管控提供理论指导，然而目前很少有研究评估不同群落特征在外来植物入侵中的相对重要性。

需要指出的是，入侵植物与 AMF 的相互作用并不是一直对入侵植物的生长和竞争产生正反馈效应，而是取决于环境变化（资源，光照，空气等）以及植物对 AMF 的依赖性<sup>[37, 51]</sup>。因此，阐明入侵植物和 AMF 互作关系变化及机制已成为入侵生态学领域的研究热点，对于预测植物入侵机制和效应具有重要意义。

### 1.3 土壤氮磷与植物入侵

氮 (nitrogen) 和磷 (phosphorus) 是陆地生态系统中最常见的限制植物生长的营养元素<sup>[52]</sup>，是蛋白质、酶、核酸等其他重要化合物的组成成分，其有效性和形态会强烈影响植物的生长与代谢<sup>[53, 54]</sup>。对入侵植物来说，氮和磷是植物间竞争的重要养分，入侵植物对本地植物的竞争优势以及入侵植物对微生物的依赖性均与氮和磷有关<sup>[55, 56]</sup>。对 AMF 来说，氮和磷会改变 AMF 生理活性，菌丝伸长，群落组成等进而影响 AMF 与植物的相互作用<sup>[57, 58]</sup>。此外，氮和磷不仅单独发挥作用，还会彼此之间相互促进或制约<sup>[58]</sup>，即氮磷的水平和形态变化会显著影响入侵植物与 AMF 的共生关系。这三方面共同决定了研究氮和磷驱动的入侵植物与 AMF 互作关系变化的必要性。

#### 1.3.1 土壤氮磷与入侵植物的关系

资源机遇假说表明入侵地可利用的环境资源是影响外来植物入侵的重要因素<sup>[17]</sup>。氮和磷是入侵植物与本地植物间竞争的重要矿质元素，其有效性和形态变化会影响入侵植物生长以及相对于本地植物的竞争优势。例如，Huang 等 (2018) 发现营养水平对于薇甘菊的根冠比、总生物量、叶片数均有显著影响<sup>[59]</sup>，表明高水平营养增加入侵植物的生产力。Yu 等 (2016) 发现有机氮对加拿大一枝黄花的促进作用取决于磷水平<sup>[60]</sup>。Zhang 等 (2022) 通过比较 5 对入侵和本地植物在不同磷形态下生长发现，磷形态显著影响入

入侵植物的生长，入侵植物在有机磷处理下的生物量显著高于无机磷处理<sup>[61]</sup>。同时，有研究指出氮和磷形态的交互作用显著影响加拿大一枝黄花的生物量，功能性状以及养分吸收<sup>[62]</sup>。此外，入侵植物和本地植物获取氮和磷的能力不同。Sardans 等（2016）通过 Meta 分析表明，相较于本地植物，入侵植物的光合组织中具有更高浓度的氮和磷，并且在营养匮乏的环境中，入侵植物的营养吸收效率高于本地植物<sup>[19]</sup>。入侵植物具有更高的资源适应能力，可能是因为，第一，入侵植物通常具有更高的表型可塑性<sup>[63]</sup>。第二，入侵植物会招募土壤有益微生物，进而促进养分循环，提高土壤氮磷有效性<sup>[15]</sup>。因此，解析土壤氮磷变化条件下入侵植物和共生微生物的相互作用能够增强对入侵植物环境适应性的认识，为进一步揭示入侵机制提供参考和依据。

### 1.3.2 土壤氮磷与 AMF 的关系

土壤氮磷的有效性和形态是影响植物和 AMF 相互作用的重要因素。植物与 AMF 的互作依赖于植物光合产物的投入和 AMF 供应养分的平衡关系，“碳交易平衡模型”指出，在氮磷资源匮乏时，植物将增加光合产物的投入，提高与 AMF 的共生关系从而增加自身氮磷吸收能力；在氮磷资源充足时，植物将减少光合产物的投入，降低 AMF 侵染率<sup>[57]</sup>。这表明氮磷有效性和形态会通过改变植物碳分配进而影响 AMF 的生长和发育，如改变 AMF 孢子生长<sup>[64]</sup>、侵染率<sup>[58]</sup>、群落结构<sup>[65]</sup>等，最终导致植物-AMF 的共生关系和菌根效应发生变化。此外，由于寄主植物特性和 AMF 种类等原因，不同植物与 AMF 的互作关系对土壤氮磷变化的响应不一致。例如，Grman 等（2013）发现，大须芒草（*Andropogon gerardii*）和无芒雀麦（*Bromus inermis*）根系 AMF 侵染率对施肥的响应不一致<sup>[58]</sup>。

### 1.3.3 土壤氮磷对入侵植物-AMF 互作关系的影响

土壤氮磷有效性和形态不仅会通过改变植物功能性状和光合作用等直接影响入侵植物生长<sup>[59]</sup>，还会通过改变入侵植物-AM 真菌互作关系间接影响植物入侵<sup>[64]</sup>。前人研究表明，AMF 对外来植物入侵的作用取决于环境变化。在低养分条件下，AMF 增强入侵植物竞争优势，但在高养分条件下，AMF 会削弱入侵植物的竞争优势<sup>[37]</sup>。Chen 等（2021）对南美螞蟥菊研究发现，相较于对照，在低氮和低磷时入侵植物拥有更高的 AMF 侵染率，并且在低氮处理下，AMF 显著降低病原菌的感染面积，这表明 AMF 在

以上内容仅为本文档的试下载部分，为可阅读页数的一半内容。如要下载或阅读全文，请访问：<https://d.book118.com/597143114043010005>