

不同密度下拟南芥的亲缘选择

李 洁^{1,2} 王 静³ 徐兴良¹ 梁 涛^{1,2*}

(¹中国科学院地理科学与资源研究所陆地表层格局与模拟重点实验室, 北京 100010; ²中国科学院大学, 北京 100049;

³国家林业局西北林业调查规划设计院, 西安 710048)

摘 要 亲缘选择理论认为亲缘个体之间通过亲缘认知而相互合作以增加其适合度。前期的相关研究证实了一些植物物种之间具有亲缘选择作用, 而且不同物种对亲缘选择的响应方式各有差异。但是, 现有的试验物种较少, 且未考虑其他环境因子的影响。为了验证拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)不同生态型对亲缘选择的响应方式, 本试验选取3个拟南芥生态型[Columbia (Col)、Landsberg erecta (Ler)和Wassilewskijia (Ws)]作为研究对象, 在3种密度条件下, 通过测定植物表型特征(株高、莲座面积、叶面积和种子数等)和各构件生物量特征(根、茎、叶和种子生物量)在亲缘处理组和非亲缘组的差异, 来探索密度对亲缘选择结果的影响。结果表明, 拟南芥各生态型亲缘组与非亲缘组差异主要表现在地上部分, 而地下部分在亲缘和非亲缘组并没有显著差异; 3种生态型拟南芥对亲缘选择的响应方式不同, Col主要表现在种子生物量上, Ler主要表现在叶和茎生物量上, Ws主要表现在种子和茎生物量上; 拟南芥不同生态型对亲缘选择的响应方式依赖于种植密度, 密度是影响拟南芥亲缘选择表现的重要因素。

关键词 亲缘选择; 表型特征; 生物量; 根系分配; 密度

Kin selection of *Arabidopsis thaliana* under different densities. LI Jie^{1,2,3}, WANG Jing³, XU Xing-liang¹, LIANG Tao^{1,2*} (¹Key Laboratory of Land Surface Pattern and Simulating Institute of Geographic Sciences and Nature Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100010, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Northwest Institute of Forest Inventory, Planning and Design, State Forestry Administration, Xi'an 710048, China).

Abstract: Kin selection theory predicts that kin individuals could cooperate to increase their fitness through kin recognition. Previous studies confirmed that kin selection occurred in some plant species, and kin responses differed among species. However, the tested species were still seldom, and the influences of environmental factors were not considered. In order to verify kin selection in different ecotypes of *Arabidopsis thaliana*, our study selected three *Arabidopsis* ecotypes of Columbia (Col), Landsberg erecta (Ler) and Wassilewskijia (Ws) as the research objects, to explore the influence of density on kin selection through measuring differences in plant phenotypic traits (plant height, rosette area, leaf area and seed number, etc.) and biomass (root, stem, leaf and seed biomass) between kin groups and no-kin groups under three simulated densities. Our study showed significant differences in aboveground traits, but no differences in root distribution between kin and stranger groups of each ecotype. Kin response differed among the three ecotypes: Col and Ws ecotypes mainly responded to kin recognition in reproduction tissue (seeds), while Ler mainly in vegetable tissues (leaf and stem). Which phenotypic and biomass traits and how the traits of same ecotypes responded to kin recognition mainly relied on planting density, suggesting that density was an important factor in plant kin selection.

Key words: kin selection; phenotypic characteristics; biomass; root distribution; density.

在自然生态系统,局限的种子传播能力使得植物容易形成粘性种群,其亲缘个体常分布在母株周围,这样的环境有利于合作进化的发展(Wade *et al.*, 1980; Casper *et al.*, 1997),且种间和种内相互作用在此生态系统中可同时存在。营养分化理论认为,种间竞争通过营养分化和空间分异而长期发展,种内竞争由于更为相似的营养和空间生态位占有而变得更加激烈,尤其是具有亲缘关系的植物之间(Tilman, 1981; Young, 1981)。但是,最近的研究显示,有些植物并未表现出亲缘之间更为强烈的竞争,而是通过合作增加其广义适合度。这与 Hamilton (1964)的“亲缘选择”理论相一致。因此,生态位分化理论和亲缘选择理论预示着完全相反的亲缘作用结果,而亲缘个体围绕在亲本周围生长的现象在自然生态系统里普遍存在,对亲缘植物之间的作用结果和机制的研究,是生物多样性的补充,具有重要生态学意义。

植物的根、茎、叶生物量的变化及其他表型特征可以响应其邻居的存在而表现出表型可塑性,是植物与周围环境和相邻植株之间相互作用的主要反应形式(File *et al.*, 2011)。依据不同处理下(亲缘/非亲缘)植物的表现可以反证亲缘选择(Murphy *et al.*, 2009),从而反映亲缘选择的响应结果。研究表明,植物对亲缘选择的响应表现在不同的表型特征上。例如,一年生海马康草(*Cakile edentula* var. *lacustr*)等亲缘组植物通过减少根系分配量来减少竞争(Dudley *et al.*, 2007; Bhatt *et al.*, 2010; Biernaskie, 2011),同时有些物种却显示出亲缘组表现出更多的根系生物量分配(Murphy *et al.*, 2009)。植物的地上特征对亲缘的主要响应表现在获得更多的花和种子,更高的株高生长和更多的生物量分配(Tonsor, 1989; Biernaskie, 2010),或减少亲缘个体之间的枝叶覆盖(Crepey *et al.*, 2015)。亦有一些研究显示亲缘和非亲缘组间没有差别(Dudley *et al.*, 2007; Murphy *et al.*, 2009)。因此,亲缘植物之间的相互作用仍然没有定论。

胁迫梯度假说预测,植物在严酷的环境下更趋向于互助(Bertness *et al.*, 1994; Maestre *et al.*, 2009),所以植物个体间的竞争强度也影响亲缘选择的发生与否。在特定的营养环境下,群体的生长密度直接影响着植物的生长表现,密度因子是个体竞争强弱的重要诱发因子。而前期有关亲缘植物相互作用的研究中,大多未考虑密度因子的潜在影响

(Milla *et al.*, 2009; Lepik *et al.*, 2012)。仅有的少数研究也显示,在高密度种植条件下,三叶草(*Trifolium repens*)表现出亲缘识别,而在低种植密度下则未产生响应(Bhatt *et al.*, 2010)。因此,本实验设置不同密度下的亲缘选择实验,观测不同竞争强度下植物对亲缘选择的响应结果;同时,在亲缘选择响应测度指标上,选择植株各构件生物量、株形及叶片,生殖等形态特征作为亲缘识别的指示性状(Murphy *et al.*, 2009; File *et al.*, 2011);在实验材料的选择上,以拟南芥3种野生生态型为研究对象,因其不同生态型植物在长期的特定环境下形成了各自明显不同的表型特征,可更明显地反映植物之间的相互作用对植物表型的影响。

1 材料与方法

1.1 实验材料和地点

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*):十字花科拟南芥属,一年生草本植物,自花授粉。基生叶多数,长圆形或椭圆形,呈莲座状排列,株高15~30 cm。分布广泛。本实验收集拟南芥3种基本野生生态型即Columbia(Col),Landsberg erecta(Ler)和Wassileskijia(Ws)的子一代作为实验材料(种子来源于中国科学院遗传与发育研究所)。于中国科学院奥运村园区内,通过温室控制条件下的盆栽实验实现,控制温度20℃左右,接受人工控制光照(光强为100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光照周期14 h/24 h),平均湿度为70%左右。3种生态型(Col, Ler和Ws)是地理隔离下通过适应当地生境,发生基因突变而产生的3种野生型株系(详细资料参见<http://www.arabidopsis.org/info/aboutarabidopsis.jsp#hist>),其生长形态随生长环境或培养条件而变化。在本实验环境下,单独种植的Col生态型比Ler和Ws具更大的莲座和茎生长,Ler次之,Ws最小。

1.2 不同母株子代种子的收获

对收集到的拟南芥3种野生生态型种子,于2015年3月下旬开始播种,观测生长状况,定时浇水,除草,看护。2015年5月下旬,分别收集各生态型各母株成熟的种子(F_1 代),同一母株的子代种子作为一个家庭分装,选取结籽量最大的母株的子代作为亲缘选择实验材料。

1.3 亲缘选择实验设计布施

准备:实验设计采用相同的土壤来源,土壤特性,同时保证相同的生态环境因子(光照和水分,营

养物质)水平。于2015年6月1日前,对收集到的不同生态型不同母株的子代种子进行整理。在花卉市场分别选择长×宽×高=8 cm×8 cm×4 cm规格的托盘,准备土壤。

土壤:土壤配置的质量比例为营养土:蛭石=1:1。

设计:对3种生态型设置亲缘组合(Col&Col, Ler&Ler 和 Ws&Ws)和非亲缘组合(Col&Ler, Col&Ws 和 Ler&Ws)。对每种组合在特定的托盘内分别设置D=1 cm、D=2 cm 和 D=3 cm 3种植植距离,分别代表3种密度。各密度设计96个个体重复。即D=1 cm时,设置亲缘组和非亲缘组1个设计重复,各处理组96个个体重复,其中每个生态型32个重复(32×3=96)。D=2 cm时,设置亲缘组和非亲缘组分别4个和8个重复设计,亲缘组和非亲缘组每个重复设计分别包含8个和4个重复(4×8×3=96,8×4×3=96)。D=3 cm时,亲缘组和非亲缘组分别16和32个设计重复,每个设计包含2个和1个个体重复(16×2×3=96,32×1×3=96),如图1所示。

种植管理:于2015年6月1日,在培养箱进行培养皿发芽,培养箱温度控制24℃,光照周期为16 h/24 h,4天后挑选个体大小相似、生长健康状况相似的幼苗(避免由于个体大小引起的竞争力差异对实验结果的影响),按实验设计进行土壤移植到花盆,种植距离分别为1、2和3 cm。定时浇水,除草。于2015年8月中旬测量植株叶片数目,叶长和叶宽等形态指标。于2016年8月下旬收获所有植

株,收获时,用水洗去根上的土壤,尽最大可能保持地上和地下部分完整,从茎基部剪断并进行地上地下特征测量工作。

1.4 实验指标测定

植物收获前,分别测度每株植株株高、莲座面积、角果数、叶面积等表型特征。之后,收获植物,将每株植物分为地上和地下两部分,地上部分再分为叶、茎、小穗。对每株植物个体根系进行分离,漂洗,洗去土壤后装袋,和地上部分一起在65℃下48 h烘干,称量。

2 数据处理

采用Microsoft Office Excel 2003完成数据的记录、整理和基础图表制作,数据分析用分析软件SPSS 16.0完成。亲缘选择和竞争引起的表型和生物量的差异分析采用单因素方差分析法。

3 结 果

3.1 不同生态型植物对亲缘选择的响应

拟南芥不同生态型对亲缘选择响应方式不同。Col亲缘组主要在种子生物量上显著高于2个非亲缘组;Ler亲缘组叶和茎生物量显著大于2个非亲缘组;Ws生态型种子和茎生物量显示出亲缘组显著大于非亲缘组,且强烈依赖于密度因子(表1)。

3.2 植物地上和地下构件对亲缘选择的响应

在地上形态特征上,拟南芥3种生态型亲缘组和非亲缘组在株型(株高和莲座面积)、叶面积和地上各构件生物量(种子、叶和茎生物量)上有区别,

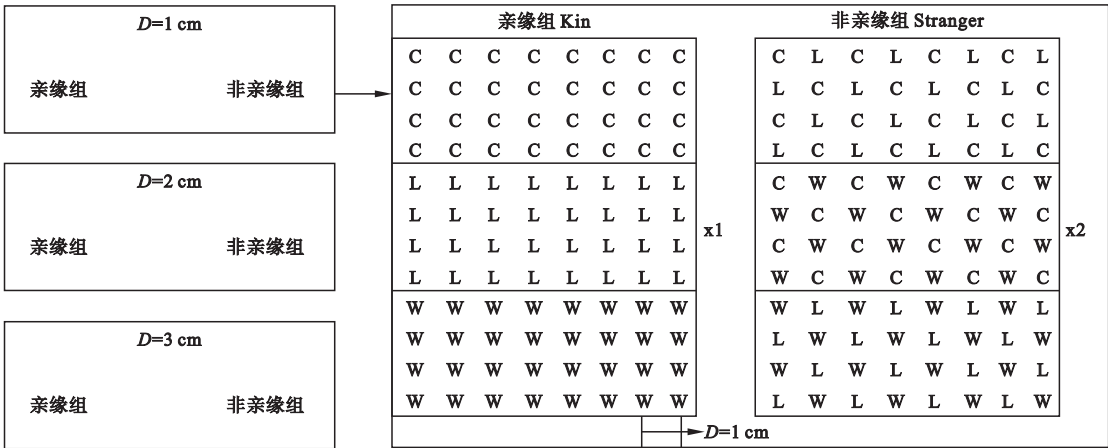


图1 3种生态型拟南芥植物亲缘选择设计

Fig.1 Kin selection experiment design of three ecotypes of *Arabidopsis thaliana*

图中字母C、L和W分别代表Col、Ler和Ws生态型。D=2 cm和D=3 cm密度下的亲缘和非亲缘组合形式与D=1 cm所示一致,其中2株植物间距离分别为2和3 cm。

表 1 3 种密度下亲缘和非亲缘组植物表型和生物量方差分析
Table 1 Phenotypic and biomass allocation difference of kin and stranger plants under three densities

密度	df	D=1 cm		D=2 cm		D=3 cm	
		P	F	P	F	P	F
角果数	31	2.768	0.233	2.901	0.274	2.160	0.198
莲座面积	31	4.297	0.005	4.288	<0.001	7.584	0.080
叶面积	31	3.914	0.321	8.366	0.051	3.789	<0.001
株高	31	3.221	0.191	4.485	0.214	2.174	0.043
种子生物量	31	14.213	0.001	3.309	<0.001	3.452	0.043
叶生物量	31	11.209	<0.001	2.071	0.034	2.050	0.003
茎生物量	31	18.544	0.001	2.335	0.010	2.812	0.626
根生物量	31	1.990	0.981	4.300	0.268	2.180	0.188

角果数并未显示出差异(表 1,图 2)。拟南芥各生态型植物地下部分特征(根生物量)在亲缘组和非亲缘组没有明显差异(表 1,图 3)。

3.3 密度对亲缘选择的影响

不同种植密度下拟南芥对亲缘选择的响应方式不同。例如,Col 生态型在高密度下(D=1 cm),莲座面积亲缘组大于非亲缘组(P<0.05)。在中密度

下(D=2 cm),亲缘组小于非亲缘组(P<0.05)。在 高密度下(D=3 cm),亲缘组与非亲缘组无差异;Ler 生态型只有在低密度下,显示出亲缘组叶面积(P<0.05)大于非亲缘组,而在其他密度下未显示出显著差异;Ws 生态型种子和茎生物量只有在 D=1 cm 和 D=2 cm 时显示出亲缘组显著大于非亲缘组,而在 D=3 cm 时处理间无显著差异(图 2)。

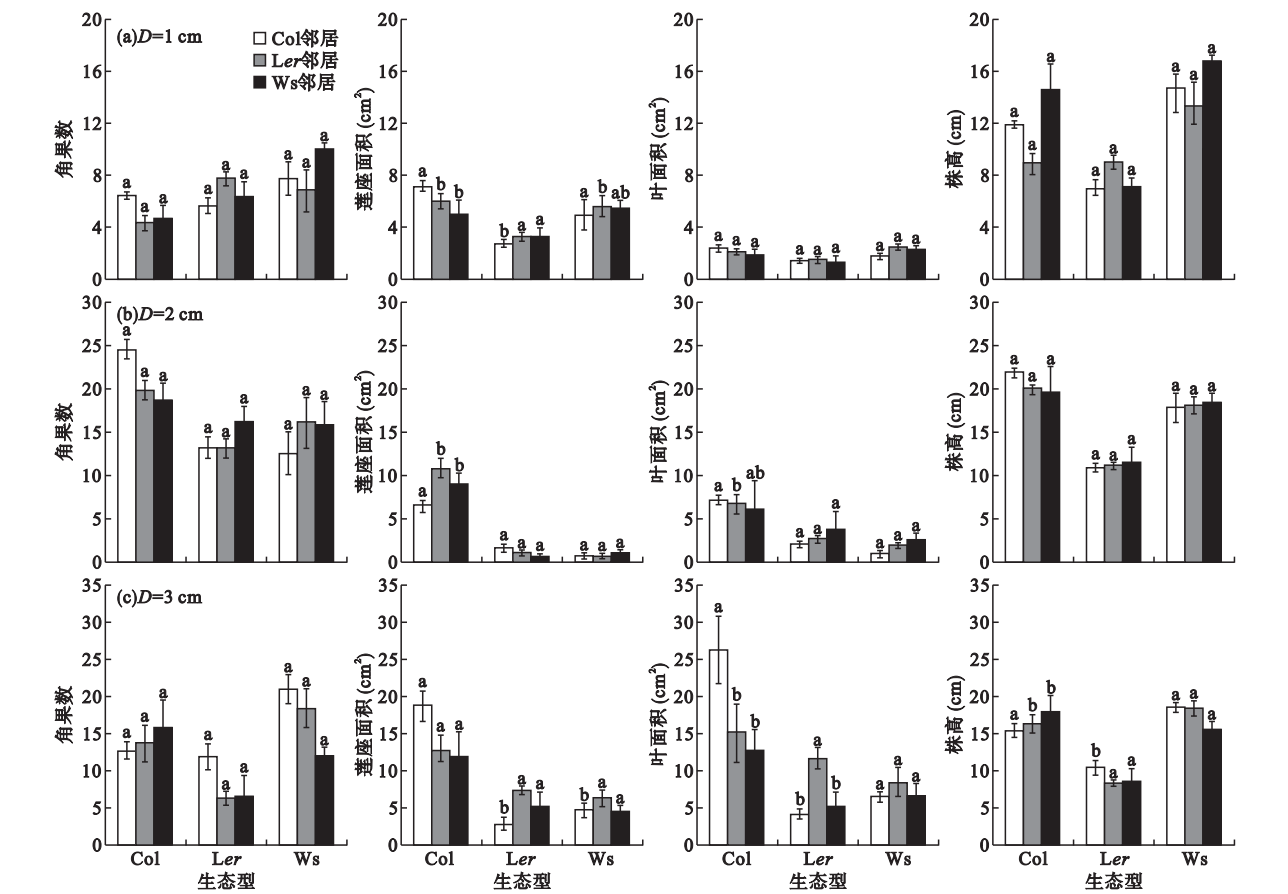


图 2 不同密度下拟南芥 3 个生态型亲缘组和非亲缘组表型特征差异
Fig.2 Phenotypic trait differences between kin and stranger groups of three ecotypes under three planting densities
柱状图为各指标平均值±标准误。柱上不同字母表示 3 种不同处理间差异显著 (P<0.05, LSD)。

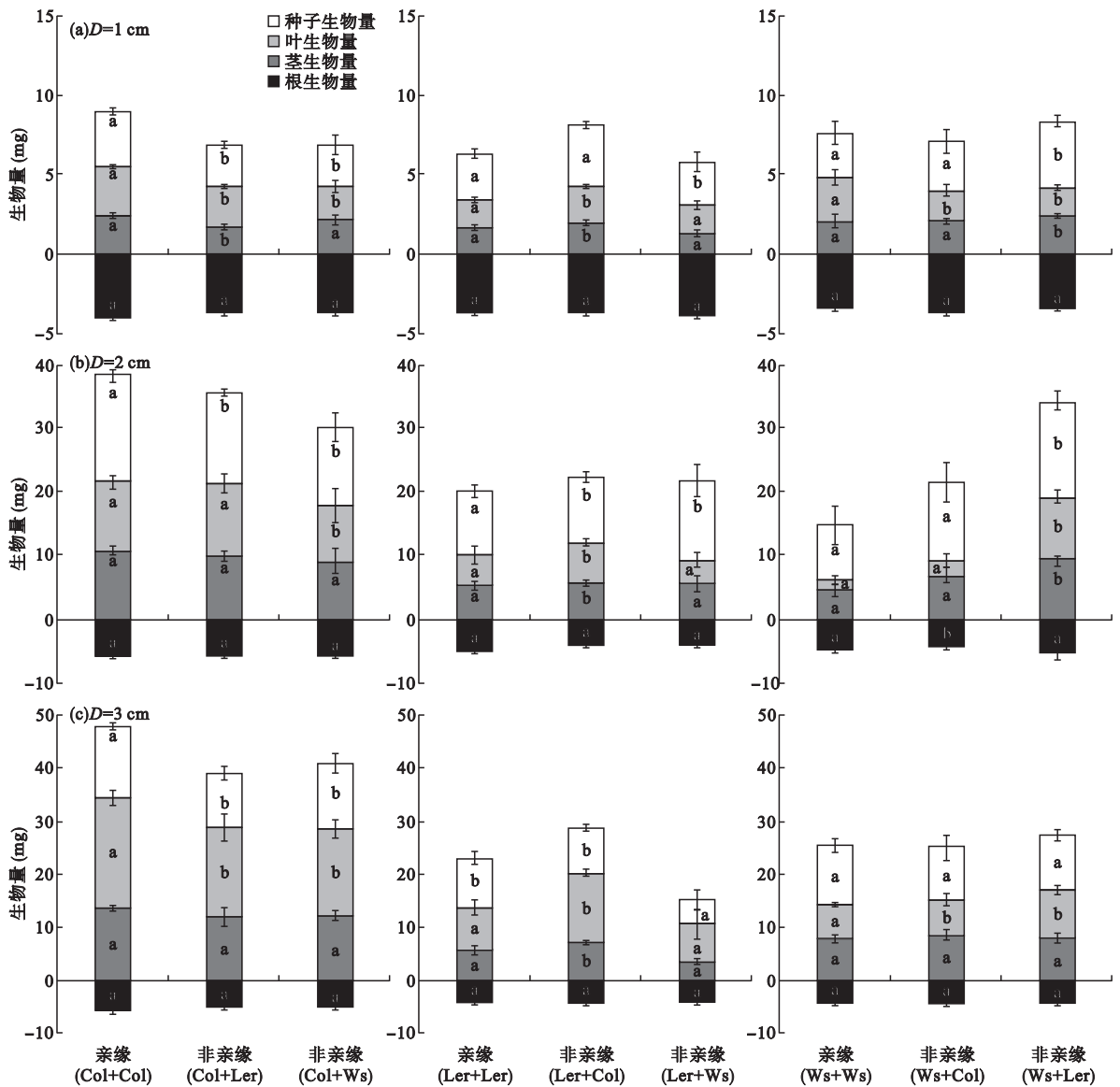


图 3 不同密度下拟南芥 3 个生态型亲缘组和非亲缘组合各构件生物量差异
Fig.3 Tissue biomass differences between kin and stranger groups of three ecotypes under three planting densities
柱状图为各指标平均值±标准误。柱上不同字母表示 3 种不同处理间差异显著 ($P<0.05$, LSD)。

4 讨论

本实验在不同密度条件下,探究了拟南芥不同生态型对植物亲缘选择的响应。实验结果显示,拟南芥地上部分响应了亲缘选择。但是,不同生态型拟南芥对亲缘选择的响应方式不同,表现在不同的表型和生物量特征上,且依赖于密度。

与之前的研究结果相似,本实验中拟南芥 3 生态型植物地上特征对亲缘选择产生响应。比如,前期研究表明相邻植物是亲缘的斑块具有更高的初级生产量、更长的茎长,更多的地上生物量 (Collins, 2010) 和更多的发芽量和平均开花受精小穗量 (Ton-

sor, 1989)。但是,前期研究显示,植物亦可通过减少根系分配量来响应亲缘选择,并认为根系是亲缘选择的重要机制 (Mohana *et al.*, 2001; Hess *et al.*, 2007; Biedrzycki *et al.*, 2010)。而在本实验中,拟南芥各生态型并未表现出根系响应。究其原因,可能有以下两个方面:第一,不同物种对亲缘选择的响应形式不同 (Schmitt *et al.*, 1999),对竞争和环境比较敏感的构件反应更灵敏 (Biedrzycki *et al.*, 2010; Milla *et al.*, 2012)。本实验给予了受试植物充足的水分条件,由于密度梯度相对比较小,植物竞争可能主要集中在地上部分,故而地上特征比根系更明显地表现出竞争响应 (Klemens, 2008);第二,基于生活型

和生活周期,植物有可能会根据环境条件对自身各形态构件之间的生长和分配产生权衡(Cipollini *et al.*, 1999; Maliakal *et al.*, 1999)。如果植物某一局部竞争胁迫明显的时候,植物可通过生长权衡来调整各构件生物量的分配,这种构件之间的权衡分配,也可能影响植物亲缘识别的表达(Murphy *et al.*, 2009)。本实验中,植物有可能调整其响应方式,主要集中在地上部分。比如,拟南芥作为一年生草本植物,在生命周期后期,通过调整生存对策,适合度主要集中在生殖生长层面,所以未在地下部分表现出响应。

拟南芥由于种子传播的限制,子代分布在母株周围生长,形成密集、遗传单一的“粘性种群”。这种种子传播方式能够促进亲缘合作进化的产生。而且粘性种群的个体都具有亲缘关系,亲缘个体之间的利他行为就可能不需要进行亲缘识别(Hamilton, 1964; Novoplansky, 2009)。因此,本实验选择3种不同的生态型,来避免不加以选择的合作进化对亲缘选择的掩盖作用。结果表明,3种生态型对亲缘选择的响应方式存在差异,响应程度也存在差异。例如,Col和Ws亲缘组主要在种子生物量上亲缘组显著高于非亲缘组,而Ler亲缘组叶和茎生物量显著大于非亲缘组。实验结果说明,在亲缘环境下,Col和Ws通过亲缘识别提高了自身的繁殖适合度,而Ler则提高了自身的营养生长适合度。因此,3种生态型拟南芥由于其自身对环境的敏感性不同,其对亲缘选择的响应也表现出不同方式。

植物亲缘选择的响应方式受密度影响。前期一些研究认为,亲缘选择只发生在低密度(Bertness *et al.*, 1994)或者高密度(Willson *et al.*, 1987)环境下。比如,白三叶(*Trifolium repens*)植物依赖于密度而表现出不同的亲缘响应。在高密度种植下,白三叶亲缘组植物比非亲缘组增加了种子生产量,而在低密度种植下亲缘组和非亲缘组没有显著差异(Lepik *et al.*, 2012)。而本实验表明,拟南芥各生态型在各个密度下均具亲缘识别响应,但是,不同密度下植物亲缘识别响应方式不同。比如,Col在高密度($D=1$ cm)时亲缘组莲座面积大于非亲缘组,中等密度下($D=2$ cm)亲缘组小于非亲缘组,低密度下($D=3$ cm)下组间无显著差异;Ler只有在低密度下($D=3$ cm)显示出亲缘组比非亲缘组更大的叶面积;Ws在低密度种植($D=3$ cm)下,亲缘组莲座面积小于非亲缘组,而叶生物量大于非亲缘组。因此,

在限定的单一的种植密度下,有可能得出不确定的结论。除了植物对亲缘识别的响应具有物种特定性之外(Murphy *et al.*, 2009),本文拟南芥密度试验也再次解释了为什么之前的研究得出了许多不同的结论(File *et al.*, 2011),后期的亲缘选择研究应该考虑到密度对亲缘响应的影响,从而得出更为严谨的结论。从这一点展开,其他生物或者非生物因子都有可能影响亲缘选择的表达(Goodnight, 1985)。比如,*Anthoxanthum odoratum*与亲缘邻居一起种植的时候生长表现好于非亲缘邻居(Antonovics *et al.*, 1984),但亲缘邻居组却更容易感染虫害(Schmitt *et al.*, 1986),这样导致长周期内植物的适合度难以分辨。因此,后期的研究需要考虑更多的环境因子和环境限制,从而更深入研究种内竞争结果。

5 结 论

本文探讨了拟南芥3种生态型植物在密度因子下的亲缘选择,实验结果肯定了拟南芥的亲缘选择作用。同时,研究发现,除了不同生态型对亲缘选择的响应方式不同,同一生态型对亲缘选择的响应方式差异依赖于密度因子。

参考文献

- Antonovics J, Ellstrand NC. 1984. Experimental studies of the evolutionary significance of sexual reproduction. I. A test of the frequency-dependent selection hypothesis. *Evolution*, **38**: 103–115.
- Bertness MD, Callaway RM. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**: 191–193.
- Biedrzycki ML, Bais HP. 2010. Kin recognition in plants: A mysterious behaviour unsolved. *Journal of Experimental Botany*, **61**: 4123–4128.
- Biernaskie M. 2011. Evidence for competition and cooperation among climbing plants. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, **278**: 1989–1996.
- Bhatt MV, Khandelwal A, Dudley SA. 2010. Kin recognition, not competitive interactions, predicts root allocation in young *Cakile edentula* seedling pairs. *New Phytologist*, **189**: 1135–1142.
- Casper BB, Jackson RB. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**: 545–570.
- Collins A, Hart EM, Molofsky J. 2010. Differential response to frequency-dependent interactions: An experimental test using genotypes of an invasive grass. *Oecologia*, **164**: 959–969.
- Cipollini DF, Schultz JC. 1999. Exploring cost constraints on stem elongation using phenotypic manipulation. *American Naturalist*, **153**: 236–242.

- Crepney MA, Casal JJ. 2015. Photoreceptor mediated kin recognition in plants. *New Phytologist*, **205**: 329–338.
- Dudley S, File A. 2007. Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters*, **3**: 435–438.
- File AL, Murphy GP, Dudley SA. 2011. Fitness consequences of plants growing with siblings: Reconciling kin selection, niche partitioning and competitive ability. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, **279**: 209–218.
- Goodnight CJ. 1985. The influence of environmental variation on group and individual selection in a cress. *Evolution*, **39**: 545–558.
- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behavior I & II. *Journal of Theoretical Biology*, **7**: 1–52.
- Hess L, De Kroon H. 2007. Effects of rooting volume and nutrient availability as an alternative explanation for root self/non-self discrimination. *Journal of Ecology*, **95**: 241–251.
- Klemens J. 2008. Kin recognition in plants? *Biology Letters*, **4**: 67–68.
- Lepik A, Abakumova M, Zobel K, *et al.* 2012. Kin recognition is density-dependent and uncommon among temperate grassland plants. *Functional Ecology*, **26**: 1214–1220.
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, *et al.* 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, **97**: 199–205.
- Maliakal SK, McDonnell K, Dudley SA, *et al.* 1999. Effects of red to far-red ratio and plant density on biomass allocation and gas exchange in *Impatiens*. *International Journal of Plant Production*, **160**: 723–733.
- Milla R, Forero DM, Escudero A, *et al.* 2009. Growing with siblings: A common ground for cooperation or for fiercer competition among plants? *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, **276**: 2531–2540.
- Milla R, Velez Del Burgo A, Escudero A, *et al.* 2012. Kinship rivalry does not trigger specific allocation strategies in *Lupinus angustifolius*. *Annals of Botany*, **110**: 165–175.
- Mohana GS, Shaanker RU, Ganeshaiah KN, *et al.* 2001. Genetic relatedness among developing seeds and intra fruit seed abortion in *Dalbergia sissoo* (Fabaceae). *American Journal of Botany*, **88**: 1181–1188.
- Murphy GP, Dudley SA. 2009. Kin recognition: Competition and cooperation in *Impatiens* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany*, **96**: 1990–1996.
- Novoplansky A. 2009. Picking battles wisely: Plant behavior under competition. *Plant, Cell and Environment*, **32**: 726–741.
- Schmitt J, Ehrhardt DW. 1986. A test of the sib-competition hypothesis for outcrossing advantage in *Impatiens capensis*. *Evolution*, **41**: 579–590.
- Schmitt J, Dudley SA, Pigliucci M. 1999. Manipulative approaches to testing adaptive plasticity: Phytochrome-mediated shade-avoidance responses in plants. *American Naturalist*, **154**: S43–S54.
- Tonsor SJ. 1989. Relatedness and intraspecific competition in *Plantago lanceolata*. *The American Naturalist*, **134**: 897–960.
- Tilman D. 1981. Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: An experimental test of a mechanistic test of a mechanistic approach to niche theory. *Limnology and Oceanography*, **6**: 1020–1033.
- Wade MJ. 1980. An experimental study of kin selection. *Evolution*, **34**: 844–855.
- Willson MF, Thomas PA, Hoppes WG, *et al.* 1987. Sibling competition in plants: An experimental study. *American Naturalist*, **129**: 304–311.
- Young JPW. 1981. Sib competition can favour sex in two ways. *Journal of Theoretical Biology*, **88**: 755–756.

作者简介 李 洁, 1987年生, 博士研究生, 主要从事植物生态学研究。E-mail: lijiegill@163.com

责任编辑 魏中青
