

沿淮稻茬麦区小麦的产量及籽粒灌浆特性

姜泮益, 王 犇, 任开明, 李 哲, 黄正来*, 张文静, 马尚宇, 樊永惠

(安徽农业大学农学院/农业部黄淮南部小麦生物学与遗传育种重点实验室, 合肥 230036)

摘 要: 为给沿淮稻茬麦区小麦高产栽培及品种育种提供依据, 在大田条件下, 选取沿淮麦区 6 个高产小麦品种为供试材料, 用三次多项式方程对籽粒灌浆过程进行拟合, 通过相关性分析对小麦籽粒灌浆参数与粒重的关系进行探究, 研究不同小麦品种间产量及其构成因素的差异。结果表明: 6 个品种中, 安农大 1216 的产量最高, 为 8 598.77 kg·hm⁻², 烟农 19 最低, 产量为 6 031.07 kg·hm⁻²; 籽粒灌浆过程中安农大 1216 粒重最高, 成熟期千粒重达到 51.4 g, 郑麦 9023 的千粒重最低, 为 47.78 g; 各个品种间灌浆速率存在明显差异。不同小麦品种籽粒灌浆过程均呈“S”型变化, 因品种不同, 灌浆参数也有所不同, 但“R²”均达到 0.99 以上。相关性分析表明, 千粒重与理论最大粒重 (W) 显著相关, 与平均灌浆速率 (V)、最大灌浆速率 (V_{\max})、有效灌浆持续期平均灌浆速率 (V_s)、有效灌浆持续期粒重增加值 (W_s) 和最大灌浆速率出现时间 (T) 呈正相关但未达显著水平。可见筛选的 W 、 V 、 V_{\max} 、 V_s 、 W_s 和 T 等灌浆参数值较高的小麦品种在该地区种植有利于提高小麦千粒重, 增加产量。此外, 必须考虑到小麦品种、高效栽培方式、管理手段和协调产量构成三因素, 才会最大可能实现小麦高产高效。

关键词: 沿淮稻茬麦区; 小麦; 灌浆特性; 相关性分析; 产量

中图分类号: S512.1; S311

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2022)03-0395-05

Wheat yield and grain filling characteristics in rice-wheat double cropping area along the Huaihe River

JIANG Fengyi, WANG Ben, REN Kaiming, LI Zhe, HUANG Zhenglai, ZHANG Wenjing, MA Shangyu, FAN Yonghui
(School of Agronomy, Anhui Agricultural University/Key Laboratory of Wheat Biology, Genetics and Breeding in South Huanghuai, Ministry of Agriculture, Hefei 230036)

Abstract: For the purpose of providing a basis for high-yielding wheat cultivation and cultivar breeding in regions of rice-wheat rotation along Huaihe River, six high-yielding wheat cultivars in the wheat area along Huaihuai were selected as test materials under field conditions, grain filling process was fitted with cubic polynomial equation, and correlation analysis was conducted to investigate relationships between wheat grain filling parameters and grain weight so as to study variations in yield and their constitutive factors among different wheat cultivars. Out of the six cultivars, Annongda 1216 showed the highest yield of 8 598.77 kg·hm⁻² and Yannong 19 offered the lowest yield of 6 031.07 kg·hm⁻²; the grain weight of Annongda 1216 was the highest during the seed filling process, reaching 51.4 g at maturity, compared with 47.78 g for Zhengmai 9023; the filling rate of each cultivar differed significantly. Grain filling process of different wheat cultivars showed "S" type variation, and filling parameters were different according to the cultivars, but "R²" reached above 0.99. Correlation analysis showed that 1 000-grain weight was significantly correlated with the maximum theoretical grain weight (W), and it was positively with the average filling rate (V), the maximum filling rate (V_{\max}), the average filling rate within effective filling duration (V_s), the increase in grain weight over the effective filling period (W_s) and time to emerge of the maximum filling rate (T) ($P > 0.05$). It is clear that the selected wheat cultivars with higher values of perfusion parameters such as W , V , V_{\max} , V_s , W_s and T are beneficial for increasing wheat 1 000-grain weight and yield in this region. Additionally, three factors, wheat cultivars, efficient cultivation practices, management practices and coordinated productivity components, should also be considered to

收稿日期: 2021-09-29

基金项目: 安徽省科技重大专项 (202003a06020014) 资助。

作者简介: 姜泮益, 硕士研究生。E-mail: 475055923@qq.com

* 通信作者: 黄正来, 教授, 博士生导师。E-mail: xdneyjs@163.com

achieve the greatest possible high growth and efficiency of wheat yields.

Key words: regions of rice-wheat rotation along Huaihe River; wheat; grout characteristics; correlation analysis; yield

小麦是我国重要的粮食作物,在长江中下游和黄淮南部沿淮区域是稻茬麦主要分布地区,播种面积、总产量均超过全国小麦的12%^[1-2]。安徽省稻茬麦种植面积在 $66.7 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 以上,占全国稻茬麦面积1/5左右。由于受小麦品种、播期、气候、栽培技术等因素影响,小麦单产得不到提高,生产潜力发挥不出来,导致小麦产量低,稳产性差。小麦的产量由于穗数、穗粒数、千粒重构成,不同品种、区域、年份产量构成存在差异,其对产量的贡献率也不同。研究表明^[3-4],小麦千粒重对产量影响最大,因此提高小麦粒重是增加黄淮麦区产量的关键因素。灌浆期是小麦生长过程中的重要阶段,研究沿淮麦区小麦的籽粒灌浆过程对掌握沿淮麦区小麦的产量尤为重要。信志红等^[5]认为,提高灌浆快增期的灌浆速率可以提高粒重;张耀兰等^[6]认为,灌浆速率和灌浆持续时间是提高粒重的决定因素;刘源霞等^[7]认为,平均灌浆速率对小麦千粒重影响最大;蔡庆生等^[8]认为,平均灌浆速率与小麦粒重呈极显著正相关,与灌浆持续时间无显著相关;韩占江等^[9]

认为,平均灌浆速率和灌浆持续天数对千粒重起决定作用。关于小麦籽粒重量与灌浆期各参数之间的关系,前人研究并不一致。鉴于此,本试验拟通过分析品种间的籽粒灌浆特性的差异,进一步研究沿淮稻茬麦区小麦千粒重与小麦籽粒灌浆特性的关系,以期为沿淮麦区小麦栽培和育种提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试品种为烟农19(京审麦2005011)、安农大1216(皖麦2016027)、泛麦5号(国审麦2005007)、淮麦33(国审麦2014001)、郑麦9023(国审麦2003027)和紫麦19(皖麦2013001)。试验田土质为壤土,土壤基础养分有机质 $20.36 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、土壤全氮 $1.3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、碱解氮 $117.5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、有效磷 $47.4 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效钾 $382 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,前茬作物为粳稻。全生育期施纯氮 $240 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,基追比为7:3, P_2O_5 $100 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$, K_2O $100 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 作为基肥一次性施入。

表1 供试品种基本信息

Table 1 Basic information of tested cultivars

品种(系)	基因型	审定编号	审定年份	育成省份
烟农19	冬性	京审麦2005011	2005	山东
安农大1216	半冬性	皖审麦2016027	2016	安徽
泛麦5号	半冬性	国审麦2005007	2005	河南
淮麦33	半冬性	国审麦2014001	2014	江苏
郑麦9023	弱春性	国审麦2003027	2003	河南
紫麦19	半冬性	皖麦2013001	2013	安徽

1.2 试验设计

试验于2020—2021年在安徽省淮南国家农业科技园区($32^{\circ}33' \text{ N}$ 、 $116^{\circ}21' \text{ E}$)试验基地进行。采用完全随机排列,3次重复,小区面积为 20 m^2 ,长5 m,宽4 m。播期为10月31日,播种方式采用南北方向机条播,行距为25 cm,保持良好的通风、透光性;播种量为每亩20 kg。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 籽粒灌浆进程 于小麦开花期选择同一天开花、长势一致、绿叶数相当、无病虫害的麦穗挂牌标记,挂牌后第5天开始取样,此后每隔5 d取样1次,直至花后35 d。 $105 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 杀青20 min, $80 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干至恒重,脱粒称重并折合成千粒重。

1.3.2 籽粒灌浆特征参数计算 冯伟等^[10]研究表明,三次多项式对小麦籽粒灌浆动态过程进行拟合较二次多项式及Logistic方程更合适、更精确。故本试验采用三次多项式对籽粒灌浆过程进行拟合,函数表达式为:

$$f(x) = ax^3 + bx^2 + cx + d$$

式中, $f(x)$ 表示千粒质量, x 表示小麦开花后时间(d)。

其灌浆参数分别计算如下。

籽粒灌浆持续期(S):对该式求导,另 $f'(x)=0$,即得:

$$f'(x) = 3ax^2 + 2bx + c = 0$$

求解得到的 x_1 和 x_2 ($x_1 < x_2$)分别表示灌浆开

始时间和灌浆结束时间, $S = x_1 - x_2$ 。

理论最大粒重(W) 和平均灌浆速率(V)计算方式为: 将籽粒灌浆结束时间 x_2 代入灌浆动态方程得籽粒理论最大粒重, 理论最大粒重除以籽粒灌浆时间得平均灌浆速率。

对灌浆动态方程进行二阶求导, 令 $f''(x)=0$ 求解即为最大灌浆速率出现时间(T)。

将 T 代入一阶求导方程, 得到最大灌浆速率 (V_{\max})。

有效灌浆持续期(Se) 及有效灌浆持续期平均灌浆速率(V_s): 将籽粒灌浆曲线的线性增长阶段定义为该曲线的斜率 ≥ 1 的部分^[1]。曲线斜率为籽粒重量增加函数的导数, 令 $f'(x) = 3ax^2 + 2bx + c = 1$, 求得 x'_1 和 x'_2 ($x'_1 < x'_2$), $Se = x'_2 - x'_1$ 。有效灌浆持续期粒重增加值(Ws) = $ax_2'^3 + bx_2'^2 + cx_2' + d - (ax_1'^3 + bx_1'^2 + cx_1' + d)$, $V_s = Ws / Se$ 。

1.3.3 产量及考种 于小麦成熟期每品种选取具有代表性的 3 个点, 每个点实收 4 m², 人工收割、脱粒, 籽粒晒干后称其产量, 折合成 13%含水量计产。每个品种收取 15 株进行考种, 按照常规方法调查穗数、穗粒数和千粒重。

1.4 数据分析

采用 DPS v7.05 和 Excel 2010 软件进行作图、统计、分析, 多重比较采用最小显著差异法 (LSD), 小写字母表示在 $\alpha = 0.05$ 水平上达到显著差异。

2 结果与分析

2.1 产量构成因素分析

由表 2 可以看出, 安农大 1216 的产量最高, 为 8 598.77 kg·hm⁻², 烟农 19 最低, 产量为 6 031.07 kg·hm⁻²。在产量构成因素上, 品种间也均存在差异, 紫麦 19、淮麦 33 的有效穗数均高于安农大 1216, 但安农大 1216 千粒重高于紫麦 19 和淮麦 33, 郑麦 9023 有效穗数最低。品种间穗粒数存在差异, 安农大 1216 穗粒数最高, 其次是淮麦 33 和泛麦 5 号, 烟农 19 穗粒数最低。安农大 1216 千粒重最高, 为 51.40 g, 郑麦 9023 最低, 为 47.78 g。综上, 安农大 1216 的产量最高, 千粒重和穗粒数也是最高, 但穗数相对较少; 烟农 19 产量最低, 穗粒数最低, 千粒重和穗数相对较小。所以在保证穗数和穗粒数的前提下提高千粒重是小麦增产的关键。

表 2 不同小麦品种产量及其构成因素方差分析

Table 2 Variance analysis of yield and its components of different wheat cultivars

品种	穗数/($\times 10^4$ hm ⁻²)	穗粒数	千粒重/g	产量/(kg·hm ⁻²)
烟农 19	416.57 \pm 4.81 ^c	30.26 \pm 0.35 ^d	48.26 \pm 1.02 ^b	6 031.07 \pm 53.37 ^f
安农大 1216	452.14 \pm 5.22 ^a	36.77 \pm 0.42 ^a	51.40 \pm 0.87 ^a	8 598.77 \pm 76.09 ^a
泛麦 5 号	436.49 \pm 5.04 ^b	34.10 \pm 0.39 ^b	49.00 \pm 0.35 ^b	7 485.86 \pm 66.24 ^c
淮麦 33	453.02 \pm 5.23 ^a	35.07 \pm 0.41 ^b	48.62 \pm 0.88 ^b	7 929.24 \pm 70.16 ^b
郑麦 9023	414.25 \pm 4.78 ^c	31.56 \pm 0.36 ^c	47.78 \pm 0.05 ^b	6 333.78 \pm 56.05 ^e
紫麦 19	457.12 \pm 5.28 ^a	31.66 \pm 0.37 ^c	48.57 \pm 0.56 ^b	7 104.80 \pm 62.87 ^d

注: 同一列不同小写字母表示同一处理下不同品种性状差异达 0.05 水平 ($P < 0.05$)。

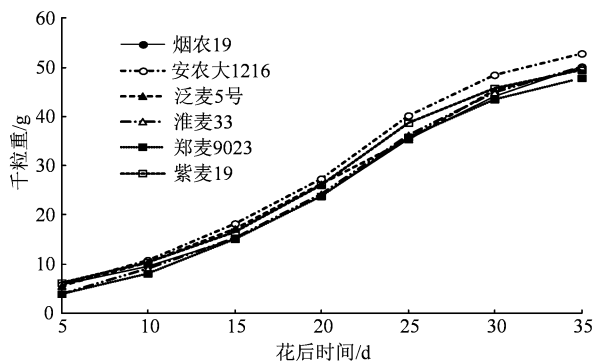


图 1 不同小麦品种籽粒灌浆过程

Figure 1 Grain filling process of different wheat cultivars

2.2 不同小麦品种籽粒重量及灌浆速率变化

根据图 1 可知: 6 个小麦品种在籽粒灌浆过程中均符合“S”型生长曲线, 呈现“慢-快-慢”的趋势;

从 6 个品种小麦籽粒灌浆速率的拟合曲线可以看出, 随着灌浆时间的延长, 不同品种小麦间籽粒千粒重存在差异。

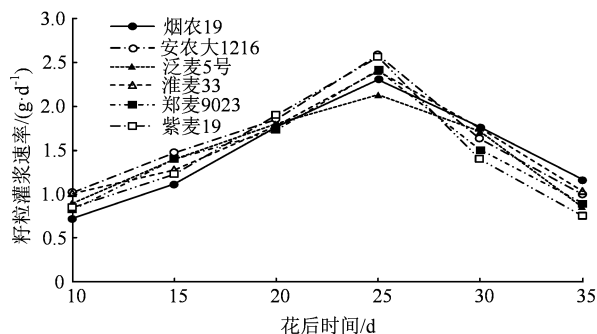


图 2 不同小麦品种籽粒灌浆速率

Figure 2 Grain filling rates of different wheat cultivars

不同小麦品种间, 籽粒平均灌浆速率存在明显差异, 但均表现为“慢-快-慢”的变化趋势。如图 2 所示, 小麦品种间籽粒灌浆速率存在明显差异。在花后 10~15 d, 各品种灌浆速率存在明显差异, 安农大 1216 高于其他品种, 而烟农 19 低于其他品种; 在 20~25 d 各品种均达到灌浆高峰期, 其中安农大 1216 最高, 其次为紫麦 19, 泛麦 5 号最低; 在花后 25~35 d 各品种小麦的灌浆速率差异较 10~15 d 明显降低, 各品种间差异不明显。

2.3 不同品种小麦籽粒灌浆动态方程及灌浆参数

由表 3 可知, 以三次多项式对不同小麦品种籽粒灌浆过程进行拟合, 不同小麦品种籽粒灌浆过程的拟合曲线方程“ R^2 ”均在 0.99 以上, 说明三次多

项式可以有效、精准地拟合出小麦籽粒灌浆过程中的重量变化。

由表 4 可知, 不同小麦品种间, 籽粒灌浆特征参数存在差异。烟农 19 的 T 值在 6 个品种中均最大, 其他参数在 6 个品种中处于偏下水平; 安农大 1216 的 W 、 V_{\max} 、 W_s 、 V 和 V_s 在 6 个品种中均最大, 且其他参数在 6 个品种中均处于中上水平。

2.4 籽粒灌浆参数与千粒重的相关性分析

由表 5 可知, 小麦千粒重 (Y) 与其灌浆参数 W 相关性为 0.76, 达到显著水平, 与 S 、 V 、 T 、 V_{\max} 、 W_s 等均为正相关但未达显著水平。 W 与 W_s 相关性为 0.9, 达到极显著水平。由此可得, 小麦籽粒千粒重与灌浆参数之间、各灌浆参数间存在一定相关性。

表 3 不同小麦品种籽粒灌浆进程的曲线拟合

Table 3 Curve fitting of grain filling process of different wheat cultivars

品种	灌浆动态方程	R^2
烟农 19	$y = -0.002 4x^3 + 0.161 5x^2 - 1.527 8x + 10.122 0$	0.998 8
安农大 1216	$y = -0.002 8x^3 + 0.171 6x^2 - 1.318 4x + 8.747 6$	0.998 3
泛麦 5 号	$y = -0.002 1x^3 + 0.131 6x^2 - 0.820 2x + 6.961 9$	0.999 0
淮麦 33	$y = -0.002 4x^3 + 0.151 5x^2 - 1.140 1x + 6.628 6$	0.998 4
郑麦 9023	$y = -0.002 7x^3 + 0.167 1x^2 - 1.383 9x + 7.342 9$	0.998 7
紫麦 19	$y = -0.003 2x^3 + 0.194 7x^2 - 1.824 2x + 11.233 0$	0.997 6

表 4 不同小麦品种籽粒灌浆参数

Table 4 Grain filling parameters of different wheat cultivars

品种	S/d	W/g	$V/(g \cdot d^{-1})$	T/d	$V_{\max}/(g \cdot d^{-1})$	W_s/g	Se/d	$V_s/(g \cdot d^{-1})$
烟农 19	34.11	53.84	1.58	22.43	2.09	47.60	33.29	1.43
安农大 1216	32.27	53.08	1.64	20.43	2.19	47.02	31.53	1.49
泛麦 5 号	34.99	50.61	1.45	20.89	1.93	44.95	34.08	1.32
淮麦 33	33.73	50.38	1.49	21.04	2.05	46.00	32.89	1.40
郑麦 9023	31.92	48.16	1.51	20.63	2.06	43.87	31.14	1.41
紫麦 19	29.75	48.70	1.64	20.28	2.12	42.11	29.04	1.45

表 5 不同小麦籽粒灌浆参数与千粒重的相关性

Table 5 Correlation between grain filling parameters and 1 000-grain weight of wheat

项目	S	W	V	T	V_{\max}	W_s	Se	V_s	Y
S	1.00								
W	0.50	1.00							
V	-0.69	0.28	1.00						
T	0.61	0.62	-0.16	1.00					
V_{\max}	-0.62	0.30	0.91**	-0.17	1.00				
W_s	0.67	0.90**	-0.02	0.65	0.16	1.00			
Se	1.00**	0.51	-0.68	0.62	-0.61	0.68	1.00		
V_s	-0.64	0.28	0.91**	-0.15	1.00**	0.14	-0.63	1.00	
Y	0.22	0.76*	0.39	0.15	0.38	0.61	0.23	0.35	1.00

注: *和**分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著相关。

3 讨论与结论

小麦的产量由穗数、穗粒数和粒重构成, 通过对

6 个不同品种小麦的产量及其构成因素分析, 小麦籽粒千粒重对产量的影响最大。灌浆过程是小麦产量形成的重要阶段, 是产量的基础。要提高小麦产量, 必

须在保证穗数和穗粒数的基础前提下,把粒重作为增产的关键,但产量各性状间存在着复杂的关系,不能单靠某一种性状的选择来获得最高产量^[12]。

前人关于小麦籽粒灌浆特性与籽粒重量关系的研究,已有诸多报道。周竹青等^[13]认为籽粒灌浆速率、灌浆持续时间和千粒重呈显著正相关,而郭艳艳等^[14]认为籽粒重量主要与最大灌浆速率有关,与最大灌浆速率出现时间没有必然关系。彭慧儒等^[15]认为灌浆速率比灌浆持续时间更会影响小麦籽粒重量。王立国等^[16]则认为灌浆持续时间与灌浆速率均对小麦籽粒重量呈显著正相关。本试验通过对灌浆参数和小麦籽粒千粒重进行相关性分析,结果表明千粒重与有效灌浆持续期粒重增加值(W_s)、平均灌浆速率(V)、最大灌浆速率(V_{max})和有效灌浆持续期平均灌浆速率(V_s)呈正相关,且相关性较高,与理论最大粒重(W)呈显著正相关水平;与籽粒持续灌浆期(S)、最大灌浆速率出现时间(T)有效灌浆持续期(Se)呈正相关,且相关性较低。这与已有研究的试验结果一致^[8, 14-15, 17-22],但与周竹青^[13]、王立国^[16]等的研究结果存在不同。分析以上差异的原因,可能因为选用的小麦品种和小麦种植地点、生态条件等因素的不同所导致。

本试验中,安农大 1216 产量最高,达到 8 598.77 kg·hm⁻²。相关性分析结果显示,小麦千粒重与灌浆参数 W 相关性最高,在沿淮稻茬麦区引种中可以将理论最大粒重作为选择指标。

参考文献:

- [1] 余松烈. 中国小麦栽培理论与实践[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2006.
- [2] 程顺和. 中国南方小麦[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 2012.
- [3] 姜丽娜, 张雅雯, 朱娅林, 等. 不同小麦品种籽粒灌浆特性及产量研究[J]. 华北农学报, 2019, 34(3): 96-101.
- [4] 苗永杰, 阎俊, 赵德辉, 等. 黄淮麦区小麦主栽品种粒重与籽粒灌浆特性的关系[J]. 作物学报, 2018, 44(2): 260-267.
- [5] 信志红, 郭建平, 谭凯炎, 等. 不同品性冬小麦籽粒灌浆特性研究[J]. 气象与环境科学, 2019, 42(1): 18-25.
- [6] 张耀兰, 曹承富, 杜世州, 等. 淮北地区高产小麦籽粒灌浆特性分析[J]. 华北农学报, 2010, 25(S2): 84-87.
- [7] 刘源霞, 王文文, 张保望, 等. 小麦籽粒灌浆特性与千粒重的相关性分析[J]. 东北农业大学学报, 2014, 45(4): 12-17.
- [8] 蔡庆生, 吴兆苏. 小麦籽粒生长各阶段干物质积累量与粒重的关系[J]. 南京农业大学学报, 1993, 16(1): 27-32.
- [9] 韩占江, 郜庆炉, 吴玉娥, 等. 小麦籽粒灌浆参数变异及与粒重的相关性分析[J]. 种子, 2008, 27(6): 27-30.
- [10] 冯伟, 李晓, 郭天财, 等. 氮用量对不同穗型小麦品种籽粒灌浆及穗部性状的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(4): 22-25.
- [11] 马新明, 张娟娟, 熊淑萍, 等. 氮肥用量对不同品质类型小麦品种籽粒灌浆特征和产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2005, 25(6): 72-77.
- [12] 闫雪, 史雨刚, 王曙光, 等. 小麦穗部性状与产量的相关性分析[J]. 山西农业科学, 2015, 43(9): 1073-1075.
- [13] 周竹青, 朱旭彤. 不同粒重小麦品种(系)籽粒灌浆特性分析[J]. 华中农业大学学报, 1999, 18(2): 107-110.
- [14] 郭艳艳, 段巍巍. 不同冬小麦品种籽粒胚乳增殖和灌浆对粒重的影响[J]. 麦类作物学报, 2018, 38(1): 84-89.
- [15] 彭慧儒, 肖龙. 2 个小麦品种籽粒灌浆性状的分析[J]. 中国农学通报, 2012, 28(3): 51-54.
- [16] 王立国, 许民安, 鲁晓芳, 等. 冬小麦籽粒灌浆参数与千粒重相关性研究[J]. 河北农业大学学报, 2003, 26(3): 30-32.
- [17] 王丽娜, 韩玉林, 邹少奎, 等. 不同小麦品种粒重与籽粒灌浆特性探究[J]. 山东农业科学, 2019, 51(10): 40-44.
- [18] 赵洪亮, 刘恩才, 马瑞崑, 等. 冬小麦籽粒灌浆特性参数分析[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(8): 1560-1562.
- [19] 李秀君, 潘宗东. 不同粒重小麦品种籽粒灌浆特性研究[J]. 中国农业科技导报, 2005, 7(1): 26-30.
- [20] 冯伟, 郭天财, 李晓, 等. 不同降雨年型下水分处理对大穗型小麦品种籽粒灌浆及产量的影响[J]. 水土保持学报, 2005, 19(1): 192-195, 199.
- [21] 李科江, 李保国, 胡克林, 等. 不同水肥管理对冬小麦灌浆影响的模拟研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2004, 10(5): 449-454.
- [22] NASS H G, REISER B. Grain filling period and grain yield relationships in spring wheat[J]. Can J Plant Sci, 1975, 55(3): 673-678.