

## 杉木林自疏过程密度调节规律的研究

吴承祯, 洪伟

(福建林学院资环系, 福建 南平 353001)

**摘要:** 提出了森林自然稀疏过程中密度调节规律新模型, 应用收缩扩张算法以山杨、云南松等树种森林自疏过程中密度资料对新模型进行了验证。验证结果表明: 所提出的森林自疏规律模型能很好拟合实际的观测资料, 具有良好的使用价值; 所采用的非线性方程最优拟合方法是科学的, 从而丰富了该领域的研究方法。将提出的森林自然稀疏过程密度调节规律模型应用于杉木林自疏过程密度变化规律研究, 效果很理想, 可为杉木林经营管理提供参考。

**关键词:** 杉木林; 自疏现象; 收缩扩张算法

中图分类号: Q948.1

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2000)01-0028-07

## DENSITY REGULATION LAW FOR *CUNNINGHAMIA LANCEOLATA* FOREST DURING SELF-THINNING

WU Cheng-zhen, HONG Wei

(Dept. of Resources and Environment, Fujian College of Forestry, Nanping 353001, China)

**Abstract:** Based on Zhang's model for *Populus tremula* var.  *davidiana* and *Pinus yunnanensis* forests, a mathematical model of forest population density regulation during self-thinning is presented. The new model was tested using the Algorithms of Contraction-Expansion. The results showed that the new model could fit the observed data very well. Algorithm of Contraction-Expansion used to optimize nonlinear equation is rational, which will enrich the research method in this field. The new model in the study of density regulation law in *Cunninghamia lanceolata* forest is satisfactory and can provide useful information for the management of *Cunninghamia lanceolata* forest.

**Key words:** *Cunninghamia lanceolata* forest; Self-thinning; Algorithm of Contraction-Expansion

林木分化和剧烈竞争的结果必然使林分出现自然稀疏现象, 自然稀疏又可叫作密度相关的死亡。植物种群所特有的自然稀疏现象引起了生态学家和林业工作者的极大兴趣, 最突出的成果就是反映同龄纯林存活密度和平均个体重量之间关系的  $3/2$  自疏法则<sup>[1]</sup>, 这是植物种群生态学中颇为成熟的理论, 被人们称之为生态学中心法则<sup>[2]</sup>和生态学基本原则<sup>[3]</sup>。前人在研究森林自疏过程时较多地应用  $3/2$  法则<sup>[4-6]</sup>, 然而, 不能否认这些法则的局限性, 因为它们要么不能拟合种群生活史的全过程, 要么缺乏与种群生长的连结。为此, 科学家试图利用密度与生长的理论, 提出能描述密度变化过程的理论或经验模型<sup>[7-13]</sup>, 但由于这些模型的复杂性在一定范围内又

收稿日期: 1999-03-18

基金项目: 福建省自然科学基金资助项目 (F991)

限制了它们的应用,且在以往的植物种群自疏现象研究中,常常忽视密度随时间而发生变化的规律的研究<sup>[1]</sup>。森林生态系统是最大的陆地生态系统,有效地揭示森林自然稀疏机制,是实现森林种群密度控制和森林持续经营的基础。本文根据植物种群的生物量增长与种群密度之间的关系推导出森林自然稀疏过程中林木种群密度随时间变化的一般模型,在利用前人收集的山杨林<sup>[11]</sup>和云南松林<sup>[13]</sup>自然稀疏资料验证所提出的森林自疏过程中密度变化规律模型的基础上,采用“空间差异代替时间变化”<sup>[14,15]</sup>收集杉木林自疏过程密度变化资料,应用所提出的森林自疏过程中密度变化规律模型研究杉木林自然稀疏规律和预测其自然稀疏趋势。

## 1 研究区概况与资料的收集

闽北地区,地处福建省北部。本区西北面以武夷山脉与江西交界,北面以仙霞岭山脉与浙江毗邻,东西面则有鹭峰、戴云山脉。全区山岭耸立,丘陵起伏,沟谷交错,一般海拔在500—1000 m。本区气候属中亚热带气候区域,气候温暖,雨量充沛,湿度大,阴天多,年平均气温14—19℃,极端最高气温39.7℃,在高海拔处的极端最低温度-11.5℃,年平均降水量在1500—1900 mm,雨量分布不均,最高在7—8月,最低在1—2月,年蒸发量1200—1500 mm,相对湿度为80%—85%。土壤主要为发育在花岗岩、砂岩、片麻岩、页岩等成土母质上的红壤、黄红壤,土层深厚,质地为轻壤至中粘壤,A+AB层大部分大于25 cm,土壤肥沃。该区主要植被为温暖湿润性针叶林,群落组成种有杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、柳杉(*Cryptomeria fortunei*)、湿地松(*Pinus elliotii*)及火炬松(*P. taeda*)等。

杉木是我国南方特有的主要的用材造林树种,杉木自然稀疏大致可分为3个阶段:一是郁闭初期,此时为高径速生期,林木分化激烈,高密度林分被压木开始枯死;二是强烈自然稀疏阶段,此时高径速生阶段基本结束,进入材积生长旺盛期,林木分化已很明显,被压木大量枯死,两极分化明显;三是自然稀疏微弱阶段,林木分化定型,树冠疏开,林分株数相对稳定。笔者在闽北杉木人工林中心产区收集836块标准地资料,标准地林分造林后,一般头1—2年每年除草松土2—3次,第3—4年每年1—2次,造林后2—3年进行一次深翻,其它经营措施按速生丰产标准进行科学管理。各标准地面积为0.067 hm<sup>2</sup>,林分年龄在5—26年之间,林分平均胸径在8.1—17.5 cm之间,林分平均树高在6.6—15.6 m之间,林分平均优势高在7.9—17.9 m之间,郁闭度均接近0.8且林分结构较完整,未受人为干扰。

## 2 森林自疏规律模型的构建

张大勇等<sup>[11]</sup>在研究云南松、山杨等树种自疏过程密度变化规律时根据生物量增长与种群密度之间关系推导出一个森林自疏过程中密度变化的一般规律模型:

$$N = K(1 + Ce^{-ft})^{1/\beta} \quad (1)$$

式中:K、C、f和 $\beta$ 为常数。由于(1)式是张大勇等<sup>[11]</sup>基于采用(2)式描述植物种群的生物量增长、采用3/2自疏法则((3)式)表达植物种群生物量与植株存活密度之间关系,由(2)式和(3)式联立而得到。

$$\frac{dB}{dt} = rB(1 - (B/K)^\theta) \quad (2)$$

式中: B(t)为t时刻的种群生物量, r为内禀增长率, K为环境容纳量,  $\theta$ 为一常数。

$$W = CN^\alpha \quad (3)$$

式中:  $N$  表示种群存活密度;  $W$  表示种群生物量;  $\alpha$ 、 $C$  为常数。

然而在植物种群的生长发育过程中, 由于树冠形状和林隙发生着动态变化, 因而常常不满足 3/2 法则<sup>[6]</sup>。鉴于此, 笔者根据植物生长的密度理论和有关生物学假设, 推导出描述种群生物量与植株存活密度之间关系的新模型<sup>[7]</sup>:

$$N = \exp(a \ln^2 W + b \ln W + c) \quad (4)$$

式中:  $N$  为种群存活密度 (株  $\text{hm}^2$ ),  $W$  为植物种群平均个体重量 (kg),  $a$ 、 $b$ 、 $c$  为参数。在 (4) 式中, 当  $a=0$  时, 得  $\ln N = b \ln W + c$ , 经推导可得  $W = CN^\alpha$ , 此式即为 Yoda<sup>[1]</sup> 所提出的自然稀疏 3/2 法则。因此 (4) 式包含了自疏 3/2 法则, 3/2 法则仅为它的一个特例<sup>[7]</sup>。张大勇等<sup>[11]</sup> 也是采用 (3) 式推导森林自疏规律模型, 因此在一定程度上限制了其应用范围。

由于环境资源是有限的, 因而植物种群不可能无限地增长, 也就是说, 当环境不能维持更多的生物量增长时, 植物种群增加的重量与生物量的损耗相平衡, 植物生长量不再增长。如果我们想追踪种群生物量未达到饱和时的密度在自疏过程中的变化规律, 只需要联立方程 (2) 式和方程 (4) 式就可以得到下式:  $N = \exp(\alpha \ln^2(1 + ce^{rt}) + \beta \ln(1 + ce^{rt}) + \gamma)$  (5)

式中:  $t$  为植物种群平均年龄 ( $a$ );  $N$  为植物种群密度 (株  $\text{hm}^2$ );  $\alpha$ 、 $\beta$  为环境制约参数;  $r$  为内禀增长率;  $\alpha = a\theta^2$ ,  $\beta = -2a\theta \ln K - b\theta$ ,  $\gamma = a \ln^2 K + b \ln K + c$ 。  $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\gamma$ 、 $c$ 、 $r$  为待定参数。(5) 式即为本文所提出的森林自然稀疏过程密度调节规律模型, 它反映了森林自然稀疏过程密度随时间而发生变化的自我相关调节规律, 这正是新模型 ((5) 式) 与 3/2 法则应用范围不同之处。

由于在 (5) 式中, 当  $\alpha=0$  时, (5) 式可写成:  $N = e^{\gamma}(1 + ce^{rt})^\beta$  (6) 这就是张大勇等<sup>[11]</sup> 提出的森林密度变化规律方程式, 其中包含有 4 个待定参数, 它仅为本文提出的新模型 ((5) 式) 的一个特例。由此可见, 本文所提出的密度变化规律新模型具有更广泛的适应性和科学性。当然, 本文所提出的森林自然稀疏规律模型较张大勇等<sup>[11]</sup> 模型多 1 个参数, 但随着现代计算机技术的发展和最优化技术的不断进步, 非线性模型参数的最优化估计方法较多, 有遗传算法、三次设计、改进单纯形法以及麦夸方法等<sup>[7]</sup>, 笔者采用收缩扩张算法<sup>[8]</sup> 来实现森林自然稀疏过程密度调节规律模型的最优拟合。

### 3 模型参数估计方法—收缩扩张算法

本文采用新的非线性拟合方法—收缩扩张算法来最优拟合森林自然稀疏过程的密度调节模型。收缩扩张算法由若干循环组成, 每一循环都包含收缩和扩张两个步骤, 可以在多维起始空间的内、外漫游搜索目标函数, 并利用搜索过程所反映的信息调整搜索中心和步长; 该算法只需要通过较少次的收缩和扩张循环的搜索, 便能逼近给定非线性模型的最优参数值。该方法最常用的麦夸方法最大的优点是不需要给出方程的导数或偏导数, 从而减少了计算的复杂性。其基本过程为: 1) 建立目标函数, 这里以拟合残差平方和  $Q$  为目标函数值。2) 收缩步 (Contraction stage), 是从模型参数的任一指定区域开始, 通过不断缩小搜索范围, 寻找  $Q$  为最小的参数点。3) 扩张步 (Expansion stage), 即从收缩步所得  $Q$  为最小时的参数点的区域开始, 通过不断扩大搜索范围, 寻找在初始区域内、外是否还存在比收缩步得到的目标值更小的参数点。4) 收缩扩张循环, 上述收缩步和扩张步构成一个循环 (Circle)。当完成一个收缩扩张循环的迭代

后, 应利用该循环所反馈的信息, 改进后续收缩扩张循环的寻优搜索。一般通过几次或十几次收缩扩张循环的迭代, 即可获得不再随收缩扩张循环增多而改变的  $Q_{\min}$  及其对应的模型参数。这些参数就是非线性回归参数的最优拟合值, 或称最适估计值。收缩扩张算法的具体过程请参阅文献[18]。

## 4 森林自然稀疏过程密度调节规律模型的验证

### 4.1 山杨 (*Populus tremula* var. *davidiana*) 林

张大勇等<sup>[11]</sup>在陇南小陇山做了山杨 (*Populus tremula* var.  *davidiana*) 林的自疏调查 (表 1)。山杨为典型的阳性树种, 极喜光, 在光照条件充足的皆伐迹地、火烧迹地上能迅速而大量地繁殖起来。一般 1-2 年即可达到幼林的饱和状态, 约到 6 年左右, 由于林分郁闭, 在种内竞争中处于劣势的 IV、V 级木便开始死亡。应用收缩扩张算法对 (5) 式进行拟合, 可以得到山杨自然稀疏过程密度调节规律模型:

$N = \exp(0.0055833 \ln^2(1 + 0.14428e^{-0.12042t}) + 28.27995 \ln(1 + 0.14428e^{-0.12042t}) + 1.35838)$  拟合结果表明, 用本文模型拟合的残差平方和较张大勇等<sup>[11]</sup>模型小 (表 1), 残差平方和仅为张大勇等模型的 80.4%。由此可见, 本文模型确实能反映出山杨自疏过程种群密度变化的非线性制约效应, 模拟结果是令人满意的。

表 1 山杨林自疏过程观察值与拟合值比较

Table 1 A comparison between observed values and simulated values for *Populus tremula* var.  *davidiana* forest during self-thinning

林龄 (a) Forest age	观察值 Observed values (Thousand individuals hm <sup>-2</sup> )	拟合值 Simulated values		林龄 (a) Forest age	观察值 Observed values (Thousand individuals hm <sup>-2</sup> )	拟合值 Simulated values	
		新模型 New model	张大勇等模型 <sup>[11]</sup> Zhang's model			新模型 New model	张大勇等模型 <sup>[11]</sup> Zhang's model
6	26.242	26.393	26.058	27	4.922	4.554	4.507
9	15.696	14.971	15.705	30	4.600	4.342	4.230
12	8.736	10.016	10.713	33	3.994	4.199	4.028
15	7.813	7.544	8.041	36	3.826	4.103	3.890
18	7.003	6.182	6.489	39	3.714	4.037	3.791
21	5.821	5.376	5.534	41	3.629	4.005	3.741
24	5.329	4.876	4.918	残差平方和 Surplus square		3.8944	4.8428

### 4.2 云南松 (*Pinus yunnanensis*) 林

云南松 (*Pinus yunnanensis*) 林林木组成单纯, 林相整齐, 是同龄单层林<sup>[13]</sup>。云南松林木的自疏比较明显, 特别是在 10-20 年的幼龄期。10 年生的幼林其幼树每公顷株数可达 10 000 余株, 到了 20 年就减少到 4 000 株左右 (表 2)。从 IV 地位级林分来看, 在 110 年左右时, 林分蓄积量的增长量与枯损量相等, 即 IV 地位级林分在 100 年以后就达到了生物量饱和状态。而立地条件好的 II 地位级则提前 20 年左右。因此, 对 II、IV 地位级只分别考虑 80 年、100 年以前的密度变化。模拟结果见表 2, 新模型在拟合 II、IV 地位级云南松林自然稀疏过程密度调节规律时其残差平方和依次为张大勇等<sup>[11]</sup>模型的 20.8% 和 65.9%, 模拟效果得到明显提高, 结果也是令人满意的。

$$N_{II} = \exp(0.0061049 \ln^2(1 + 0.16808e^{-0.048993t}) + 27.40514 \ln(1 + 0.16808e^{-0.048993t}) + 6.72447)$$

$$N_{IV} = \exp(0.00670171 \ln^2(1 + 0.15249e^{-0.034952t}) + 30.88891 \ln(1 + 0.15249e^{-0.034952t}) + 6.75463)$$

表2 云南松林自疏过程的观察值与拟合值的比较

Table 2 A comparison between observed values and simulated values for *Pinus yunnanensis* forest during self-thinning

年龄(a) Age	地位级 II Site grade II			地位级 IV Site grade IV		
	观察值 Observed values (Individuals hm <sup>-2</sup> )	拟合值 Simulated values		观察值 Observed values (Individuals hm <sup>-2</sup> )	拟合值 Simulated values	
		本文模型 New model	张大勇等模型 <sup>[11]</sup> Zhang's model		本文模型 New model	张大勇等模型 <sup>[11]</sup> Zhang's model
10	12230	12217	12757			
20	4355	4452	4974	8233	8197	8178
30	2424	2354	2596	4123	4284	4398
40	1696	1582	1668	2753	2690	2786
50	1297	1236	1239	2040	1929	1996
60	1054	1061	1016	1616	1522	1569
70	971	967	891	1324	1287	1318
80	754	912	770	1127	1142	1163
90				990	1050	1063
100				891	989	997
残差平方和 Surplus square		56224	270272		67141	101781

由山杨林和云南松林自疏过程密度调节规律模拟实例验证表明, 本文提出的新模型(5)式拟合效果较张大勇等<sup>[11]</sup>提出的自疏规律模型有明显的提高, 新模型模拟残差平方和仅为张大勇等<sup>[11]</sup>模型的20.8%—80.4%(平均为55.7%), 且模型验证实例中既有阳性速生树种又有慢性针叶树种, 因此可以认为新模型(5)式具有普遍意义, 可广泛应用于森林自然稀疏过程密度调节规律研究。

## 5 杉木(*Cunninghamia lanceolata*)林自疏过程密度调节规律模型的建立

阳性树种(山杨林)、慢性树种(云南松林)自然稀疏实际观察资料验证表明, 本文所提出的森林自疏规律模型是科学、可行、适用的, 故应用所构建的新模型研究我国南方主要造林树种杉木林的自然稀疏规律。根据收缩扩张算法的原理, 编制了森林自然稀疏规律模型的收缩扩张算法 Basic 计算机程序, 程序中基本参数根据实际操作过程中经验确定为:  $c=15$ ,  $e=6$ ,  $u=1/2$ ,  $v=5$ ,  $m=4$ 和 $r=3$ 。经过计算机运行计算得到了杉木人工林自然稀疏过程密度调节规律模型:  $N = \exp(-33.6153 \ln^2(1 + 0.4669e^{-0.0004781t}) + 215.7519 \ln(1 + 0.4669e^{-0.0004781t}) - 69.3711)$

张大勇等模型:  $N = 1.5368(1 + 0.3019e^{-0.004326t})^{30.0853}$

利用所建立的杉木人工林自然稀疏规律模型对杉木自然稀疏规律进行模拟, 结果表明, 本文所建立的杉木自疏规律模型是合理的、科学的(表3), 其残差平方和明显小于张大勇等提出的森林自疏规律一般模型, 新模型的残差平方和仅为张大勇等模型的92.8%, 因此可应用于杉木人工林经营过程的密度管理。

## 6 讨论

关于植物种群所特有的自然稀疏现象, 广大林业工作者和生态学家进行了大量的理论研究。最突出的成果就是反映同龄纯林存活密度和平均个体重量之间的3/2自疏法则, 这是植物种群生态学中颇为成熟的理论, 但是新近的许多研究表明, 在植物种群的生长过程中, 由于树

表 3 杉木林自疏过程观测值与模拟值比较  
Table 3 A comparison between observed values and simulated values for  
*Cunninghamia lanceolata* forest during self-thinning

林龄(a) Forest age	观察值 Observed values (Individuals hm <sup>-2</sup> )	模拟值 Simulated values		林龄(a) Forest age	观察值 Observed values (Individuals hm <sup>-2</sup> )	模拟值 Simulated values	
		新模型 New model	张大勇等模型 Zhang's model			新模型 New model	张大勇等模型 Zhang's model
5	3600	3698	3706	17	2746	2617	2614
6	3540	3593	3598	18	2657	2543	2541
7	3431	3491	3494	19	2562	2470	2470
8	3296	3392	3392	20	2427	2400	2401
9	3229	3295	3294	21	2305	2332	2334
10	3188	3201	3199	22	2213	2266	2270
11	3152	3110	3107	23	2149	2202	2207
12	3125	3022	3018	24	2079	2140	2146
13	3038	2936	2931	25	1935	2079	2088
14	2954	2853	2849	26	1766	2020	2031
15	2885	2772	2768	残差平方和 Surplus square		228535	246287
16	2830	2693	2690				

冠形状和林隙发生着动态变化, 植物种群常常不满足 3/2 自疏法则<sup>[6]</sup>。而且在以往的森林自疏研究中, 植物种群密度随时间而发生变化一直被忽视<sup>[1]</sup>。尽管张大勇等<sup>[11]</sup>在研究山杨等植物自疏过程的密度规律时推导出一个森林自疏一般规律模型, 但由于在推导过程中选用 3/2 自疏法则而使应用受到限制。因此, 笔者根据种群生物量与植株存活密度之间关系新模型和种群生物量增长模式构建更具广泛性的自疏规律模型, 并应用山杨林<sup>[11]</sup>和云南松林<sup>[13]</sup>密度变化观察资料对其进行验证, 与张大勇等<sup>[11]</sup>提出的森林自疏一般规律模型比较表明, 本文所构建的自疏过程密度调节规律模型更具合理性、适应性和科学性。将所构建的森林自疏规律模型应用于杉木林自疏过程密度变化规律研究, 建立杉木林自然稀疏规律模型, 其模拟精度较高, 能客观地反映杉木人工林自然稀疏的实际动态, 可在杉木人工林经营实践中推广应用。

基于张大勇等<sup>[11]</sup>提出的自疏模型是本文提出模型的一个特殊例子, 经过实例验证, 无论对寿命较短的阳性速生树种, 还是对寿命较长的针叶树种都是适用的, 从模拟结果不难看出, 本文模型具有更大的适用范围和更广的应用前景。根据所建立的森林自疏过程密度调节模型, 应用收缩扩张算法对杉木林、山杨林、云南松林自疏规律模型进行了最优拟合, 拟合结果是可靠的、理想的, 该方法可在生态学、生物学等领域的非线性模型最优拟合中推广应用。收缩扩张算法的最大特点是, 不论起始搜索区域是否远离目标函数的最适参数点, 经过几次收缩扩张循环, 它就能够迅速地逼近这个点, 即它对初始值条件要求很低。它可在任意非零初始值条件下实现最优, 因而在非线性方程的最优拟合中是一个非常有效而可靠的方法。

#### 参考文献:

- [1] Yoda K, Kira T, Ogawa H et al. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions [J]. J Biol Osaka City Univ, 1963, (14):107-129.
- [2] White J. Demographic factors in populations of plants [A]. In: Solbrig O T. Demography and Evolution in Plant Population [M]. Oxford: Blackwell, 1980, 21-48.

- [3] Hutchings M L. Ecological laws in search of a theory [J]. *New Scientist*, 1983, 98:765-767.
- [4] Silvertown J W. Introduction of Plant Population Ecology [M]. Longman, London and New York, 1982, 3-296.
- [5] O'Neill R V, De D L. Angelis comparative productivity and biomass relations of forest ecosystem [A]. In: Reichie D E. Dynamic Properties of Forest Ecosystem [M]. Cambridge England: Cambridge University Press, 1981, 411-419.
- [6] 赵学农. 哀劳山木果石栎林种群调节与竞争的初步研究 [J]. *植物生态学与地植物学学报*, 1991, 15(2):183-190.
- [7] Hozumi K. Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands. I. Mean plant weight-density trajectory during the course of self-thinning [J]. *Bot Mag Tokyo*, 1977, 90:165-179.
- [8] Hozumi K. Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands. III. Effect of the linear growth factor on self-thinning and its model [J]. *Bot Mag Tokyo*, 1983, 96:171-191.
- [9] 方精云. 一种描述植物种群自疏过程的经验模型 [J]. *林业科学*, 1995, 31(3):247-252.
- [10] 兰斌, 洪伟, 苏宝川等. 马尾松幼龄林自然稀疏规律的研究 [J]. *林业勘察设计*, 1996, (1):10-13.
- [11] 张大勇, 赵松龄. 森林自疏过程中密度变化规律的研究 [J]. *林业科学*, 1985, 21(4):369-374.
- [12] 唐守正. 同龄纯林自然稀疏规律的研究 [J]. *林业科学*, 1993, 29(3):234-241.
- [13] 杨永祥. 云南松林分自然稀疏规律的研究 [J]. *云南林业科技通讯*, 1981, (4):419-425.
- [14] 张利权. 浙江省松阳县黄山松种群的年龄结构与分布格局 [J]. *植物生态学与地植物学学报*, 1990, 14(4):328-335.
- [15] 董鸣. 缙云山马尾松种群年龄结构初步研究 [J]. *植物生态学与地植物学学报*, 1987, 11(1):50-58.
- [16] 李风日. 林分密度研究评述—关于  $3/2$  乘则理论 [J]. *林业科学研究*, 1995, 8(1):25-32.
- [17] 吴承祯, 洪伟. 油松植物种群自疏规律模型的研究 [J]. *武汉植物学研究*, 1999, 14(1):29-33.
- [18] 顾世梁, 惠大丰, 莫惠栋. 非线性方程最优拟合的缩张算法 [J]. *作物学报*, 1998, 24(5):513-519.