DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.141126

三大粮食作物产量潜力与产量差研究进展*

刘保花1 陈新平1 崔振岭1 孟庆锋1,2** 赵 明2

(1. 中国农业大学资源与环境学院 北京 100193;

2. 中国农业科学院作物科学研究所/农业部作物生理生态与栽培重点开放实验室 北京 100081)

摘 要 产量潜力和产量差的研究对揭示未来粮食增产潜力,有针对性地制定提高作物产量的措施具有重要意义。通过总结近年发表的 64 篇经典文献,本文总结了世界三大粮食作物小麦、水稻和玉米的产量潜力和产量差的研究进展,并对定量产量潜力和产量差的 4 种常用方法进行了比较分析。研究表明: 1)当前全世界小麦、水稻、玉米的平均产量潜力分别为 6.7 t·hm⁻²、8.1 t·hm⁻²、11.2 t·hm⁻²,农户产量分别实现了产量潜力的 60%、60%、53%。2)模型模拟是目前定量评估产量潜力最为有效的方法之一,综合使用模型模拟和高产纪录两种方法进行比较分析产量潜力结果会更加可靠;试验产量和高产农户产量一般会低于模型模拟产量潜力,对探索农户短期内增产潜力具有重要意义。3)优化栽培管理措施比如应用土壤—作物综合管理系统等方法是缩小产量差的有效途径。因此,当前三大粮食作物具有较大增产潜力,如何有效缩小产量差、提高作物产量、保证粮食安全是未来需要关注的重点。

关键词 粮食作物 产量潜力 产量差 增产空间 增产途径 定量方法 模型模拟 中图分类号: S-03 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2015)05-0525-10

Research advance in yield potential and yield gap of three major cereal crops

LIU Baohua¹, CHEN Xinping¹, CUI Zhenling¹, MENG Qingfeng^{1,2}, ZHAO Ming²

(1. College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China; 2. Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Crop Eco-physiology and Cultivation, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China)

Abstract Understanding yield potential and yield gap for major cereal crops is critical for improving crop yield and helping farmers to adopt effective cultivation strategies. Based on 64 recently published classical literatures, this review summarized research advance in yield potential and yield gap for three major cereal crops (wheat, rice and maize) grown around the world. The different methods of measurement of yield potential and yield gap were also compared. The results showed that global yield potential was 6.7 t·hm⁻² for wheat, 8.1 t·hm⁻² for rice and 11.2 t·hm⁻² for maize, and that the average yields of farmers for wheat, rice and maize were respectively 60%, 60% and 53% of the yield potential. Furthermore, it was noted that yield estimation by crop models was one of the most effective methods of quantifying yield potential. The yield potentials based on recorded highest yield and model-estimated yield were highly reasonable. Although yield potential based on experimental yield and best farmers' yield were lower than that based on model-estimated yield, it was still important for exploring potential improvements in yield in short term. Finally, it was advanced that optimized management strategies, such as integrated soil-crop system management, were effective ways for reducing yield gap. There still existed a large potential to increase grain yield for the three major cereal crops of wheat, rice and maize. It was indicated that studies on how to close yield gap, improve grain yield and ensure food security would attract a considerable attention in the future.

Keywords Cereal crop; Yield potential; Yield gap; Yield improvement space; Yield improvement strategy; Quantification method; Model simulation

^{*} 国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2015CB150402)资助

^{**} 通讯作者: 孟庆锋, 主要从事作物高产高效方面的研究。E-mail: mengqfcau@gmail.com 刘保花, 主要从事作物生产潜力及其产量差和效率差的研究。E-mail: liubaohua7821@163.com 收稿日期: 2014-09-27 接受日期: 2015-02-04

(Received Sep. 27, 2014; accepted Feb. 4, 2015)

21 世纪中叶,世界人口将增长到 85 亿~100 亿左右,相应粮食总产较当前增加 70%~100% 才能满足人们生活的需求[1-4]。要实现这一目标,世界粮食主产国需大幅度提高产量。对中国来说,粮食增长速度每年至少应保持在 2%左右[5]。提高粮食总产主要有两个途径,一是扩大粮食生产面积,二是提高单产[6]。统计显示,1985—2005 年,世界耕地面积增长了 15 400 万 hm²,增长不到 3%,其中大部分来自热带地区森林的砍伐[7-8]。这些新开垦耕地对粮食总产增加贡献很小,却带来大量的生态环境问题[9-10]。因此,未来全球依靠增加耕地面积来增加粮食总产的可能性已经非常小,未来粮食产量的增加将主要依靠单产的提高。

然而, 当前在世界很多主要粮食作物生产地区, 粮 食单产增长缓慢, 甚至出现了单产下降的报道[11-15]。比 如, 在传统的小麦单产较高的欧洲地区, 20 世纪 90 年代以来以法国和德国为代表的大部分国家和地区 小麦产量几乎没有增长[16]; 20 世纪 90 年代以来亚洲 地区的水稻单产几乎没有增长[17]。这些国家和地区 粮食单产增长缓慢甚至下降的趋势给未来的全球粮 食安全带来了严峻挑战。当前迫切需要回答的问题 是主要粮食作物是否还能增产?增产空间有多大? 增产的主要技术途径靠什么?研究作物产量潜力和 产量差, 能够有效回答上述问题。在全球范围内定 量化产量潜力和产量差可以揭示未来粮食增产的潜 力, 有利于宏观政策的制定[18]。同时, 研究产量差的 区域分布能够有效识别哪些国家和地区可以通过加 强管理比较容易提升产量,这对当地农业科技政策 的制定具有重要意义[19-22]。在特定区域内研究产量 差及其限制因素, 可以帮助农民采取有针对性的措 施,提高作物产量,提升经济效益[18,20-21]。

通过总结近年来发表的 64 篇文献, 本文综述了 国内外产量潜力与产量差的研究进展, 对比分析了 产量潜力和产量差的不同研究方法, 同时探讨了产 量差的主要限制因素和缩小途径。

1 产量潜力和产量差的定量化方法

1.1 产量潜力的定量化方法

通常所指的产量潜力是在单位面积土地上,在最优管理条件下(没有水分、养分、病虫害的限制),一个特定品种所能实现的最大产量^[23]。对于一个给定的品种和生长季,产量潜力主要取决于当地的光温条

件(太阳辐射和温度)^[24]。这与 Loomis 和 Connor^[25]提出的将作物产量潜力定义为最适条件(不受到各种生物和非生物胁迫的影响)下作物的最大光温产量,也即是农学中的理论光温产量有所不同。当前 4 种常用的定量产量潜力的方法包括:作物模型模拟、高产纪录、田间试验和高产农户^[26-36](图 1)。这些作物产量潜力与农户实际产量之间的差值,就是产量差。

作物模型模拟是定量化产量潜力最常用的方法。它通过选择合理的作物生长发育模型,结合多年的气象数据及栽培管理措施(品种信息、播种时间、密度),通过对作物生育期内光合与呼吸作用等生理过程的模拟,来估算田块、区域或者国家尺度上的产量潜力[26-27]。该方法的优点是作物模型能较好地考虑到作物生长发育过程以及栽培管理措施之间的交互作用(比如,基因型×环境×管理措施)[26-29]。但是,由于光温资源的时空变异,气象监测点的数量、数据年限以及分布都会对模拟结果产生影响;同时,由于品种、栽培管理措施的多样性,不同模拟结果之间差异可能会比较大[18,26,30]。

高产纪录是探索产量潜力的另一个重要方法,是农民在专家的指导下,在较好的地块上,不计水肥投入所能实现的最大产量,比较接近最大产量潜力,它代表了这一地区目前的最高产量水平[31-34]。但是,一方面由于对特定田块(土壤条件)的选择性,另一方面由于不计成本及环境承载的投入,因此高产纪录不具有普遍性,在反映地区整体代表性上具有一定局限。

田间试验产量也是定量化产量潜力的一种常用方法。试验产量是指在未经特定选择的试验田块中直接获得的产量,是农业科学家在优化的管理措施下所达到的产量,农民在一段时间内通过加强管理措施可以实现,因此它具有普遍性^[26]。同时,试验产量排除了光温条件的限制,对寻找通过管理措施改进缩小产量差的有效途径具有重要意义^[30-31,35-36]。在大致相似的农业生态环境条件下,由于土壤、气候差异、投入差异、技术和管理差异,农民所能达到的产量也不相同^[29]。

近来,有研究者使用高产农户产量作为产量潜力。高产农户是指在大量农户中产量较高的那部分农民所达到的产量水平,一般按照产量前5%~10%农户计算[26,35-36]。高产农户产量是农民实际产量,受

到投入成本和技术条件等的限制,通常要低于作物 模型模拟产量和高产纪录。

目前,产量潜力的不同定量化方法在文献中均有报道,不同方法各有优势。应用作物模型进行产量潜力和产量差的定量化的研究较多。比如,Hybird-Maize模型估测玉米产量潜力已经在世界各

取得了成功应用^[32,37–39]。Van Wart 等^[39]分别利用 ORYZA 2000、Hybrid-Maize、CERES-Wheat 模型估算了中国水稻、美国玉米和德国小麦的产量潜力。Boogaard 等^[40]利用 WOFOST 模型估算欧洲秋播小麦的生产潜力也取得较好效果。方菲^[41]汇总了前人大量已发表数据,总结了中国东北、华北、西南、西北的各 1个省市共 159 个超高产田数据,作为玉米的高产纪录产量潜力。Meng 等^[31]在中国不同玉米生产区选择了由当地农学家指导下的 137 个农户田块,用这些田块产量定量了试验产量潜力平台。Van Ittersum 等^[27]使用农户实际产量中前 95%~99%的农户产量作为高产农户产量潜力。

1.2 产量差的定量化方法

产量潜力的平台不同,对应产生的产量差结果 也有所不同。Lobell 等[26]在研究中确定了 4 个常用 的产量平台,即模拟产量潜力、试验产量潜力、高 产农户产量和平均农户产量,对应产生3级产量差, 即: 以模型产量为基础的产量差、以试验产量为基 础的产量差和以高产农户为基础的产量差。如果再 考虑到高产纪录, 那么就有 5 级产量平台, 对应产 生了4级产量差,即基于高产农户的产量差1(YG1), 基于试验产量的产量差 2(YG2), 基于高产纪录的产 量差 3(YG3)和基于模型模拟的产量差 4(YG4)(图 1)。YG1 是高产农户和农户平均产量之前的差异, 是 由于微域土壤和气候差异,投入成本、技术和管理 措施的不同造成的。YG2 代表试验产量和农户平均 产量之间的差异, 这主要是由于栽培管理措施的不 同造成的。YG3 是高产纪录和农户产量之间的差异, 这一差异主要来源于土壤肥力、投入成本和管理措 施等。YG4 是指模型模拟产量和农户产量之前的差 异, 主要由品种、光温水资源的利用、土壤条件、 栽培管理措施以及杂草、病虫害等管理措施导致。

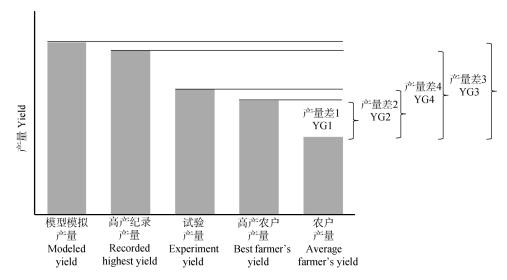


图 1 作物产量潜力及产量差(YG)示意图(根据文献 Lobell 等[26])

Fig. 1 Conceptual framework of yield potentials and yield gaps (YG) according to reference of Lobell et al. [26]

2 基于不同方法的产量潜力和产量差研究 进展

2.1 基于模型模拟的不同国家和地区产量潜力和 产量差

综合近年来不同国家和地区在小麦、水稻、 玉米三大主要粮食作物的作物模型模拟产量潜 力和产量差的研究, 共收集到 26 篇文献、51 组 数据^[18,31-32,34-35,39-40,42-60](表 1)。其中,计算产量潜力的主要小麦模型为 APSIM-wheat、CERES-Wheat、EPIC,主要水稻模型为 ORYZA2000、AEZ,主要玉米模型为 Hybrid-Maize、APSIM-Maize、PYE。就汇总数据总体结果来看,三大主要粮食作物的平均产量潜力为 9.1 t·hm⁻²,农户平均产量为 5.0 t·hm⁻²,产量差平均为 4.1 t·hm⁻²,农户产量平均实现了主要粮食作物产量潜力的 57%。同时,产量潜力和产量差

在不同作物、不同区域之间存在较大差异。

小麦的 10 组数据主要分布在亚洲、欧洲以及大 洋洲。从汇总数据来看,三大作物中,小麦的产量潜 力和产量差均为最低,平均产量潜力为 6.7 t·hm⁻², 变化范围为 4.2~9.5 t·hm⁻²; 产量差为 2.6 t·hm⁻², 变

化范围为 1.0~4.8 t·hm⁻², 农户产量平均实现了产量 潜力的 60%。欧洲[39-40]、澳大利亚亚热带地区[46]以 及中国的华北平原[42-43]小麦产量潜力较大,平均为 8.1 t·hm⁻²。而亚洲很多地方产量潜力较低,例如印 度[44],产量潜力为 4.4 t·hm-2,但是由于较好的灌溉 表 1 基于模型的不同国家和地区小麦、玉米、水稻产量潜力和产量差的研究结果

Table 1 Comparison of modeled yield potential and yield gap for wheat, maize and rice in different nations and regions

| / <u>-</u> | ut | 水分管理 | 产量潜力 | 农户产量 | 产量差 | 农户产量/ | |
|------------|---|------------|------------------------------------|--------------------------------|------------------------------|--------------------------------------|-----------|
| 作物 | 地区 | Water | Yield | Farmer | Yield | 产量潜力 | 文献来源 |
| Crop | Location | management | potential (t·hm ⁻²) | yield (t∙hm ⁻²) | gap (t·hm ⁻²) | Farmer yield/ yield potential (%) | Reference |
| 小麦 | 中国华北平原 North China Plain | I | 8.4 | 5.7 | 2.7 | 68 | [42] |
| Wheat | 中国华北平原 North China Plain | I | 8.1 | 4.5 | 3.6 | 56 | [43] |
| | 印度 India | I | 4.4 | 2.5 | 1.9 | 57 | [44] |
| | 欧盟 European Union | R | 8.0 | 5.0 | 3.0 | 63 | [40] |
| | 德国 Germany | R | 9.5 | 7.6 | 1.9 | 80 | [39] |
| | 西班牙阿格拉蒙特 Agramunt, Spain | R | 7.1 | 2.7 | 4.4 | 38 | [45] |
| | 澳大利亚维么拉 Wimmera, Australia | R | 4.2 | 2.2 | 2.0 | 52 | [18] |
| | 澳大利亚亚热带 Tropical lowland, Australia | I | 6.7 | 5.7 | 1.0 | 85 | [46] |
| | 美国俄克拉荷马州 Oklahoma, America | R | 6.9 | 2.1 | 4.8 | 30 | [34] |
| | 全球 Global | _ | 3.9 | 2.7 | 1.2 | 69 | [47] |
| | 平均 Average | _ | 6.7 | 4.1 | 2.6 | 60 | _ |
| 水稻 | 中国 China | I | 7.8 | 6.4 | 1.4 | 82 | [39] |
| Rice | 中国(早稻) China (early rice) | _ | 7.0 | 5.6 | 1.4 | 80 | [48] |
| Ricc | 中国(单季稻) China (single rice) | | 8.7 | 7.2 | 1.5 | 83 | [48] |
| | 中国(晚稻) China (late rice) | | 7.6 | 5.6 | 2.0 | 74 | [48] |
| | 中国南方稻区(早稻) Southern China (early rice) | I | 15.5 | 5.7 | 9.8 | 37 | [49] |
| | 中国南方稻区(中稻) Southern China (middle rice) | I | 20.6 | 7.4 | 13.2 | 36 | [49] |
| | 中国南方稻区(晚稻) Southern China (late rice) | I | 16.3 | 5.8 | 10.5 | 36 | [49] |
| | 中国北京(旱稻) Beijing, China (dry rice) | I | 8.6 | 4.1 | 4.5 | 48 | |
| | 印度 India | | | | | | [50] |
| | 印度 India | I | 5.9 | 3.6 | 2.3 | 61 | [44] |
| | | R | 4.6 | 2.0 | 2.6 | 43 | [42] |
| | 尼泊尔 Nepal | I | 5.0 | 4.2 | 0.8 | 84 | [44] |
| | 缅甸 Burma | I | 5.1 | 4.2 | 0.9 | 82 | [44] |
| | 泰国东北部 Northeast Thailand | I | 4.7 | 2.9 | 1.8 | 62 | [51] |
| | 越南(旱稻) Vietnam (dry rice) | R | 2.5 | 0.8 | 1.7 | 32 | [52] |
| | 菲律宾内湖省 Laguna, Philippine | I | 6.6 | 4.3 | 2.3 | 64 | [53] |
| | 菲律宾新怡诗夏省 Nueva Ecija, Philippine | I | 7.1 | 4.4 | 2.7 | 62 | [53] |
| | 菲律宾哥打巴托省 North Cotabato, Philippine | I | 9.9 | 3.8 | 6.1 | 38 | [53] |
| | 印尼爪哇岛中部 Central Java, Indonesia | R | 6.1 | 3.7 | 2.4 | 61 | [46] |
| | 科特迪瓦南部 South Cote d'Ivoire | I | 7.3 | 4.2 | 3.1 | 58 | [54] |
| | 全球 Global | _ | 5.7 | 3.9 | 1.8 | 68 | [47] |
| | 平均 Average | _ | 8.1 | 4.5 | 3.6 | 60 | _ |
| 玉米 | 中国 China | I | 16.5 | 7.9 | 8.6 | 48 | [31] |
| Maize | 中国 China | R | 13.9 | 7.9 | 6.0 | 57 | [31] |
| | 中国东北地区 Northeast China | _ | 10.9 | 5.6 | 5.3 | 51 | [55] |
| | 中国东北地区 Northeast China | R | 9.1 | 5.6 | 3.5 | 62 | [55] |
| | 中国黑龙江 Heilongjiang, China | I | 12.2 | 4.4 | 7.8 | 36 | [56] |
| | 中国黑龙江 Heilongjiang, China | R | 11.7 | 4.4 | 7.3 | 38 | [56] |
| | 中国京津冀地区 Jing-Jin-Ji Region, China | I | 7.9 | 5.6 | 2.3 | 71 | [57] |
| | 中国京津冀地区 Jing-Jin-Ji Region, China | R | 7.2 | 5.6 | 1.6 | 78 | [57] |
| | 伊朗呼罗珊北部 North Khorasan, Iran | I | 16.4 | 6.7 | 9.7 | 41 | [58] |
| | 伊朗呼罗珊中部 Central Khorasan, Iran | I | 14.1 | 5.5 | 8.6 | 39 | [58] |
| | 伊朗呼罗珊南部 South Khorasan, Iran | I | 10.2 | 3.9 | 6.3 | 38 | [58] |
| | 孟加拉国朗布尔市 Rangpur, Bangladesh | I | 12.9 | 7.6 | 5.3 | 59 | [59] |
| | 南非东开普省 Guquka, Eastern Cape, South Africa | I | 9.7 | 1.9 | 7.8 | 20 | [60] |
| | 肯尼亚西部 Western Kenya | R | 5.4 | 1.7 | 3.7 | 31 | [35] |
| | 巴西 Brazilian | R | 8.3 | 4.6 | 3.7 | 55 | [52] |
| | 越南 Vietnamese | R | 11.1 | 3.3 | 7.8 | 30 | [52] |
| | 美国 America | I | 15.1 | 11.7 | 3.4 | 77 | [39] |

| 美国 America | R | 13.2 | 9.7 | 3.5 | 73 | [39] |
|---------------------------|---|------|------|-----|----|------|
| 美国内布拉斯加 Nebraska, America | I | 14.9 | 13.3 | 1.6 | 89 | [32] |
| 比利时 Belgium | R | 8.3 | 4.6 | 3.7 | 55 | [52] |
| 全球 Global | _ | 6.9 | 4.3 | 2.6 | 62 | [47] |
| 平均 Average | _ | 11.2 | 6.0 | 5.2 | 53 | _ |

I 和 R 分别代表不同的水分管理措施, I 代表灌溉, R 代表雨养。I and R represent different water managements, I is irrigation, and R is rainfed.

条件,农户产量相对较高,平均为 2.5 t·hm⁻²,产量 差为 1.9 t·hm⁻²,农户产量实现了产量潜力的 57%。从这一结果看,小麦的产量潜力虽然不高,但是一部分地区农户产量已经接近产量潜力,未来产量的提升空间较小。在局部地区,存在较大的产量差,例如西班牙的阿格拉蒙特[45],是未来需要关注的重点地区。

有关水稻上 11 篇文献的 20 组数据主要分布在 亚洲, 这是因为亚洲是水稻的主产地, 集中了全球 90%以上水稻的种植区和总产。水稻的产量潜力存 在较大变异,平均值为 8.1 t·hm⁻²,变化范围为 2.5~20.6 t·hm⁻²,农户产量为 4.5 t·hm⁻²,变化范围为 0.8~7.4 t·hm⁻²。产量差的变异也较大,平均值为 3.6 t·hm⁻², 变化范围为 0.8~13.2 t·hm⁻², 农户产量平 均实现了产量潜力的60%。中国的南方稻区[49]、菲 律宾[53]以及科特迪瓦南部[54]水稻产量潜力较大、这 3 个地区的平均产量潜力可达 11.9 t·hm⁻², 农户产量 也相对较高, 平均为 5.1 t·hm⁻², 农户产量平均实现 了产量潜力的 47%。印度[42,44]、尼泊尔[44]、缅甸[44]、 泰国东北部[51]、越南[52]等地区的产量潜力较小,平 均值为 4.6 t·hm⁻², 同时由于农户产量相对较高, 产 量差则较低,平均为 1.7 t·hm⁻², 农户产量平均实现 了产量潜力的60%。除中国的南方稻区以及菲律宾 存在较大的产量潜力和产量差,产量进一步提升的 空间比较大外, 其他地区的农户产量已经相对接近 产量潜力,进一步提升难度更大一些。

有关玉米的 13 篇文献的 22 组数据主要分布在

亚洲和北美洲以及欧洲和非洲的部分地区。玉米的产量潜力比较高,平均值为 11.2 t·hm⁻²,变化范围为 5.4~18.5 t·hm⁻²。同时,产量差也比较大,平均值为 5.2 t·hm⁻²,变化范围为 1.6~9.7 t·hm⁻²,农户产量平均实现了产量潜力的 53%。美国^[32,39,61]和中国^[31,56]的产量潜力都比较高,灌溉条件下的产量潜力分别为 15.1 t·hm⁻²和 16.5 t·hm⁻²。由于美国玉米的规模化种植,采用了先进的栽培管理技术,农户平均产量高达 11.7 t·hm⁻²,实现了产量潜力的 77%。然而,中国的农户平均产量只有 7.9 t·hm⁻²,仅实现了产量潜力的 48%,未来中国玉米的产量存在较大提升空间。

2.2 基于高产纪录和基于模型模拟的产量潜力和 产量差计算比较

选用 4 个不同区域不同种植体系比较基于模型模拟和高产纪录的产量潜力和产量差差异及原因。4 个体系分别为: 美国内布拉斯加州的灌溉玉米[32]、中国东北地区的灌溉玉米[31]、美国俄克拉荷马州的雨养小麦[34]以及澳大利亚维多利亚地区的雨养小麦[33](图 2)。模拟产量、高产纪录产量和农户产量均来自已经发表的文献。从图中可以看出,就美国内布拉斯加州的灌溉玉米体系和澳大利亚维多利亚地区的雨养小麦来说,高产纪录产量均高于模型模拟产量。因此,基于高产纪录的产量差大于基于模拟产量的产量差。而在中国东北地区的灌溉玉米体系和美国俄克拉荷马州的雨养小麦体系中模拟产量和高产纪录产量吻合度较高,产量差相似。

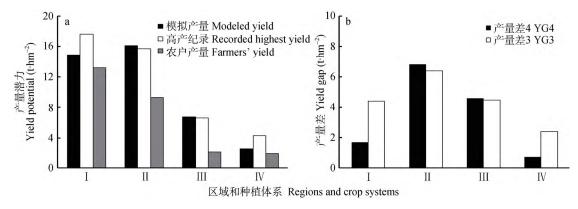


图 2 不同作物体系基于模型模拟产量和高产纪录产量的产量潜力(a)和产量差(b)比较

Fig. 2 Comparison of yield potential (a) and yield gap (b) based on modeled yield and recorded highest yield in different crop systems 是美国内布拉斯加州的灌溉玉米, 是中国东北地区的灌溉玉米, 是美国俄克拉荷马州的雨养小麦, 是澳大利亚维多利

亚地区的雨养小麦。产量差 4: 基于模拟产量的产量差; 产量差 3: 基于高产纪录的产量差。 is irrigated maize in Nebraska of America, is irrigated maize in Northeast China, is rainfed wheat in Oklalhoma of America, is rainfed wheat in Victoria of Australia. YG4 is the yield gap based on the modeled yield and YG3 is the yield gap based on the recorded highest yield.

美国内布拉斯加州灌溉玉米体系中,由于栽培管理技术比较先进,在创造高产纪录的同时在很大程度上排除了限制因素的干扰,所以基于高产纪录的产量潜力和产量差就会比较高[32]。澳大利亚维多利地区雨养小麦基于高产纪录的产量潜力和产量差远高于基于模拟产量计算值的主要原因是受数据采集年份的影响,如果将获取高产纪录的年份延长至3年,则结果又会不同[27,33]。美国俄克拉荷马州的雨养小麦体系中高产纪录产量仅是在多点多年的品种试验中达到的一次最高产量,虽然和模拟产量比较吻合,但是并不具有代表性[34]。而中国东北地区的灌溉玉米体系中模拟产量和高产纪录产量能够较好吻合的主要原因是研究者在相同地点和相同年份分别获得了模拟产量和产量潜力的14组数据,在很大程度上排除了土壤条件和气候条件的干扰[31]。

由此可见,高产纪录产量在一定程度上可以很 好地定量产量潜力和产量差, 但是受到数据采集年 份和数据量的影响较大。所以, 在使用高产纪录定 量产量潜力时要有足够的数据量, 而且采样的时间 和年份最好与模拟产量的数据采集点一致[31]。同时, 高产纪录虽然获得了某一地区的最高产量, 但是难 以确定是否完全排除了限制因素,如果达到高产纪 录的产量能够完全排除生产限制因素干扰, 那么基 于高产纪录的产量潜力和产量差就有可能接近甚至 高于模型模拟的产量潜力和产量差; 反之, 如果基 于高产纪录的产量潜力和产量差排除限制因素的程 度较低, 那么就可能低于模拟产量[27]。 作物模型可 以综合地考虑气候、土壤、管理等多方面的因素以 及各因素之间的综合作用,一般情况下在一个给定 的作物体系中用模型模拟一种特定作物的产量潜力 和产量差是较为准确的。但是,由于气候、土壤、 管理这些因素都存在区域间和年际间的变异, 基于 模型模拟的产量潜力和产量差也可能存在一定的不 确定性[26]。比如,在气候条件不利的年份,作物产量 潜力就会偏低,但是如果农民管理措施到位也可能 获得较高的产量,从而产量差较低; 在气候条件较 好的年份,产量潜力则会偏高,如果管理不到位, 那么农户实际产量低,导致较大的产量差。所以,同 时使用模拟产量和高产纪录比对分析产量潜力会更 有说服力。

2.3 基于试验产量和基于高产农户的产量潜力和

产量差计算比较

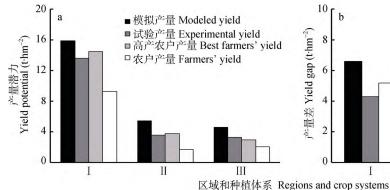
选用 3 个不同区域不同作物种植体系比较试验产量和高产农户产量,并对其结果进行分析。3 个体系分别为: 肯尼亚西部雨养玉米[35]、中国东北地区的灌溉玉米[31]以及印度的雨养水稻[36](图 3)。模拟产量、试验产量、高产农户产量和农户产量均来自已经发表的文献。从图中可以看出,3 个体系中试验产量和高产农户产量都低于模拟产量;在肯尼亚西部的雨养玉米和印度的雨养水稻中,试验产量和高产农户产量比较接近;而在中国东北地区的灌溉玉米中,高产农户产量高于试验产量。中国东北地区的灌溉玉米中,基于高产农户的产量差大于基于试验产量的产量差;肯尼亚西部的雨养玉米和印度的雨养水稻中,两者则比较接近。

要获得较高的试验产量, 农业科学家要考虑试 验的可行性和环境代价等因素。同样,农民追求高 产会受到生产技术及经济成本的制约。因此,这两 个平台的产量栽培管理措施都得到了相应优化、但 同时又都没有完全排除限制产量的因素, 所以这两 个平台的产量在理论上较为接近, 但同时也都会低 于模拟产量,基于试验产量和高产农户产量的产量 潜力和产量差一般会小于基于模型模拟的产量差。 中国东北地区灌溉玉米高产农户产量高于试验产量 的主要原因是当地农业生产管理技术比较先进, 农 民也能够较好地运用这些技术, 农户产量相对较高, 进而高产农户产量就会相对较高[31],相应基于高产 农户的产量差也会相对较大。肯尼亚西部雨养玉米 体系中, 农户平均产量低是造成基于高产农户的产 量潜力和产量差低的主要原因[35]。在肯尼亚西部, 小农户分散经营, 土壤和农民管理措施的变异性大, 肥料利用效率普遍较低,很多农民不仅不能科学施 肥, 甚至根本不施肥[35], 农民产量整体偏低。限制印 度雨养水稻产量的主要因素是降雨的不确定性造成 播种和施肥时期的延迟, 该地区水稻种植要高度依 赖季风提供的水分、同时农民的播种和氮肥管理主 要依靠经验的判断,经常会延误农时,故而农民产 量相对较低,以高产农户产量定量产量潜力和产量 差也同样会偏低[36]。

试验产量和高产农户产量都可以比较好地定量 化产量潜力和产量差。以试验产量为基础进行定量, 需要解决的主要问题是数据的代表性问题, 主要是

试验点位置的选取以及数据采集年份的选择^[33],这些问题可以通过扩大数据量得到很好地解决^[49]。而由于高产农户产量是在大样本的筛选上完成的,数据代表性可以有一定的保证,但是受当地生产管理技术的限制较大^[27]。如果一个地方农户产量相对较高,产量差较小,就说明这个地方的作物生长条件

较好,作物生长受到的限制因素较少,那么基于高产农户估测的产量潜力和产量差就会较高;反之,估测的产量潜力和产量差就会较低。所以,如果使用高产农户产量定量产量潜力首先需要评价农户产量的高低,可以使用农户产量实现模拟产量或是高产纪录产量的百分比作为评价标准。



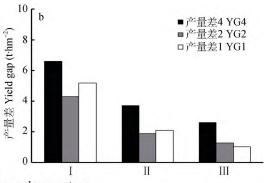


图 3 不同作物体系基于试验产量和高产农户产量的产量潜力(a)和产量差(b)比较

Fig. 3 Comparison of yield potential (a) and yield gap (b) based on experimental yield and best farmers' yield in different crop systems

是中国东北地区的灌溉玉米, 是肯尼亚西部的雨养玉米, 是印度的雨养水稻。产量差 4: 基于模拟产量的产量差;产量差 2: 基于试验产量的产量差;产量差 1: 基于高产农户产量的产量差。 is irrigated maize in Northeast China, is rainfed maize in West Kenya, is rainfed rice in India. YG4 is the yield gap based on the modeled yield. YG2 is the yield gap based on the experimental yield. YG1 is the yield gap based on the best farmers' yield.

综上所述,模型模拟产量潜力是目前定量产量 潜力常用的,也是比较有效的方法。然而,同时使用 模型模拟和高产纪录两种产量水平进行对比分析, 结果可能会更加合理、准确。试验产量和高产农户 产量虽然在一定程度上可能低于模型模拟产量潜力, 但是对探索农户短期内增产潜力具有重要意义。

3 缩小产量差的途径分析

在一定的生态气候条件下,限制农户产量提高的因素很多,如整地、农艺措施、养分管理、生产技术、土地规模、投入成本、市场等[26,30,62]。从前文的分析可以看出,水分条件和栽培管理技术是限制农户产量的两个最重要的因素。根据表 1, 印度水稻[42,44]、美国玉米[39]灌溉条件的平均产量潜力为10.5 t·hm⁻²,雨养条件下为 8.9 t·hm⁻²;灌溉条件下农户产量实现了产量潜力的 73%,而雨养条件下农户产量只实现了产量潜力的 66%。由此可以看出,雨养条件下的产量潜力低于灌溉条件下的产量潜力,而且农户产量实现产量潜力的程度也比较低。因此,在雨养农业地区兴修水利、推广节水技术等措施,提高雨养地区的产量是未来提高全球粮食产量的重要方面。对比发达国家和发展中国家的粮食生产情

况,发达国家如美国玉米实现了产量潜力的 $77\%^{[39]}$,而发展中国家和地区如亚洲和非洲大部分地区玉米只实现了产量潜力的 $41\%^{[31,52,58-60]}$,导致这一差异的主要原因来自于生产管理技术措施。所以,未来提高发展中国家的栽培管理技术,农机农艺的结合等均需得到关注。Mueller 等[19]研究也发现全球产量差主要是由肥料和灌溉技术措施引起的。例如,东欧和西亚地区的玉米营养缺乏问题突出,东欧还存在小麦营养缺乏的问题;东亚和西印度的玉米、部分美国大平原和地中海盆地的小麦、东南亚的水稻等地区水分和养分同时缺乏。研究同时指出,如果可以在养分和水分条件受到限制的地区分别增加30%N、 $27\%P_2O_5$ 、 $54\%K_2O$ 、25%的灌溉面积,农户产量和可实现产量潜力之间的差异可以基本消除。

当前,缩小产量差的一个思路是将产量差进行分级,定量化各级产量差,找出各级产量差的限制因子,然后逐级消灭。方菲[41]在研究中国玉米产量差时定义两级产量差,一级产量差为试验产量和农户产量的差值,大小为 2.75 t·hm⁻²,这通过栽培管理措施的优化在短期内可以消除;二级产量差为模型模拟最大产量潜力和农户产量之间的差值,为 10.77 t·hm⁻²,这其中的影响因素较多,需要通过综

合的管理技术体系来实现^[63]。在玉米的研究中, Chen 等^[38]应用土壤—作物综合管理技术体系进行设计和 田间验证, 使产量增加了近一倍。在该技术体系中, 在地上部, 用当地长期的气象数据和 Hybrid-Maize 模型, 选用最优的品种、设计最优的播期和播种密 度^[38,64]; 在地下部, 通过根层养分调控技术, 保证适宜的养分供应与地上部的高产群体需求在数量上 匹配、时间上同步。

4 研究展望

为保证未来的全球粮食安全,作物产量的提高取决于缩小产量潜力和现有产量之间差值的能力。当前农户平均产量是粮食价格和农田面积扩张的主要驱动力,准确地定量和理解产量差具有重要意义。过去几年,产量差的研究受到的关注迅速增加。对 2012—2014 年发表的文章进行简单统计,发现近3 年来发表的文章不仅数量多,而且水平高,累计影响因子接近 200; 2013 年 Field Crops Research 发表了产量差研究专刊,刊文 15 篇,系统介绍了其研究方法及成果; 2011 年和 2014 年美国 Nebraska 大学、荷兰 Wageningen 大学、中国农业大学、华中农业大学等先后两次在中国组织关于产量差的国际会议,在全球范围内讨论产量差问题。

随着产量差研究在全球关注度的日益提升,国际间合作也在加强,研究尺度从区域水平扩展到全球水平的趋势也越来越明显。空间尺度的扩大必然会造成精确度的降低,如何在大尺度研究中提高准确性是需要进一步解决的问题。在产量潜力和产量差的定量化过程,虽然有很多方法可以选择,但每种方法都存在缺陷,而且各种方法的定量化结果有时差别也比较大,对于一个既定的结果如何理解和运用还需要进一步的思考。模型模拟最大产量潜力是目前研究中应用最多也是大家最为关注的问题,但是对于全球复杂的自然生态环境而言,现有的模型还不能全部应用于不同地区的气候条件。

目前,作物产量差研究在全球范围内也取得了很多进展,然而定量化只是手段,研究的最终目的是缩小产量差。如何找到产量差的限制因子,对限制因子进行定量,制定相应的措施缩小产量差是需要更多关注的问题。在育种上,需要选育具有更高产量潜力、抗旱、抗盐碱等抗逆性更强的品种;在管理上,加强栽培管理措施,应用土壤—作物系统综合管理系统提高产量、缩小产量差。同时,在政策

层面上应加强土壤-作物系统综合管理等高产高效技术的推广,尤其是在以中国为代表的小农户生产模式下,通过开办"科技小院"等形式加强农民科技培训,依靠科学技术提高产量潜力,缩小产量差。

参考文献

- FAO UN. How to Feed the World in 2050[C]. Rome: High-Level Expert Forum, 2009
- [2] Bruinsma J. The resource outlook to 2050: By how much do land, water and crop yields need to increase by 2050?[C]// FAO Expert Meeting on How to Feed the Word in 2050. 2009: 1–33
- [3] Rosegrant M W, Ringler C, Zhu T J. Water for agriculture: Maintaining food security under growing scarcity[J]. Annual Review of Environment Resources, 2009, 34: 205–222
- [4] United Nations Population Fund. State of World Population 2010 — From Conflict and Crisis to Renewal: Generations of Change[EB/OL]. 2010. http://www.unfpa.org/swp/2010/web/ en/pdf/EN SOWP10.pdf
- [5] Fan M S, Shen J B, Yuan L X, et al. Improving crop productivity and resource use efficiency to ensure food security and environmental quality in China[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(1): 13–24
- [6] Licker R, Johnston M, Foley J A, et al. Mind the gap: How do climate and agricultural management explain the 'yield gap' of croplands around the world?[J]. Global Ecology and Biogeography, 2010, 19(6): 769–782
- [7] Gibbs H K, Ruesch A S, Achard F, et al. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(38): 16732–16737
- [8] Foley J A, Ramankutty N, Brauman K A, et al. Solutions for a cultivated planet[J]. Nature, 2011, 478(7369): 337–342
- [9] DeFries R, Rosenzweig C. Toward a whole-landscape approach for sustainable land use in the tropics[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(46): 19627–19632
- [10] Friedlingstein P, Cadule P, Piao S L, et al. The African contribution to the global climate-carbon cycle feedback of the 21st century[J]. Biogeosciences, 2010, 7: 513–519
- [11] Finge R. Impacts of agricultural policy reforms on crop yields
 Incidences des réformes de la politique agricole sur les
 rendements des cultures Auswirkungen von Agrarpolitikreformen
 auf die Ernteertrge[J]. Euro Choices, 2008, 7(3): 24–25
- [12] Finger R, Lazzarotto P, Calanca P. Bio-economic assessment of climate change impacts on managed grassland production[J]. Agricultural Systems, 2010, 103(9): 666–674
- [13] Kalra N, Chakraborty D, Sharma A, et al. Effect of increasing temperature on yield of some winter crops in northwest India[J]. Current Science, 2008, 94(1): 82–88
- [14] Peltonen-Sainio P, Jauhiainen L, Laurila I P. Cereal yield trends in northern European conditions: Changes in yield potential and its realisation[J]. Field Crops Research, 2009,

- 110(1): 85-90
- [15] Cassman K G. Crop Yield Potential, Yield Trends, and Global Food Security in a Changing Climate[M]//Daniel H. Handbook of Climate Change and Agroecosystems: Impacts, Adaptation, and Mitigation. Imperial College Press, 2010
- [16] Brisson N, Gate P, Gouache D, et al. Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France[J]. Field Crops Research, 2010, 119(1): 201–212
- [17] Ladha J K, Dawe D, Pathak H, et al. How extensive are yield declines in long-term rice-wheat experiments in Asia?[J]. Field Crops Research, 2003, 81(2/3): 159–180
- [18] Hochman Z, Gobbett D, Holzworth D, et al. Reprint of 'Quantifying yield gaps' in rainfed cropping systems: A case study of wheat in Australia[J]. Field Crops Research, 2013, 143: 65–75
- [19] Mueller N D, Gerber J S, Johnston M, et al. Closing yield gaps through nutrient and water management[J]. Nature, 2012, 490(7419): 254–257
- [20] Aggarwal P K, Kalra N. Analyzing the limitations set by climatic factors, genotype, and water and nitrogen availability on productivity of wheat. 2: Climatically potential yields and management strategies[J]. Field Crops Research, 1994, 38(2): 93–103
- [21] Naab J B, Singh P, Boote K J, et al. Using the CROPGROpeanut model to quantify yield gaps of peanut in the Guinean Savanna Zone of Ghana[J]. Agronomy Journal, 2004, 96(5): 1231–1242
- [22] Bhatia V S, Singh P, Wani S P, et al. Analysis of potential yields and yield gaps of rainfed soybean in India using CROPGRO-Soybean model[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2008, 148(8/9): 1252–1265
- [23] Evans L T. Crop Evolution, Adaptation and Yield[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996
- [24] Van Ittersum M K, Rabbinge R. Concepts in production ecology for analysis and quantification of agricultural input-output combinations[J]. Field Crops Research, 1997, 52(3): 197–208
- [25] Loomis R S, Connor D J. Crop Ecology: Productivity and Management in Agricultural Systems[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1992
- [26] Lobell D B, Cassman K G, Field C B. Crop yield gaps: Their importance, magnitudes and causes[J]. Annual Review of Environment and Resources, 2009, 34: 179–204
- [27] Van Ittersum M K, Cassman K G, Grassini P, et al. Yield gap analysis with local to global relevance — A review[J]. Field Crops Research, 2013, 143: 4–17
- [28] 谢云, Kiniry J R. 国外作物生长模型发展综述[J]. 作物学报, 2002, 28(2): 190-195

 Xie Y, Kiniry J R. A review on the development of overseas crop modeling and its application[J]. Acta Agronomica Sinica, 2002, 28(2): 190-195
- [29] Sumberg J. Mind the (yield) gap(s)[J]. Food Security, 2012, 4(4): 509-518
- [30] Liang W L, Carberry P, Wang G Y, et al. Quantifying the yield gap in wheat-maize cropping systems of the Hebei Plain,

- China[J]. Field Crops Research, 2011, 124(2): 180-185
- [31] Meng Q F, Hou P, Wu L, et al. Understanding production potentials and yield gaps in intensive maize production in China[J]. Field Crops Research, 2013, 143: 91–97
- [32] Grassini P, Thorburn J, Burr C, et al. High-yield irrigated maize in the Western U. S. Corn-Belt: I. On-farm yield, yield-potential, and impact of management practices[J]. Field Crops Research, 2011, 120(1): 142–150
- [33] Hochman Z, Holzworth D, Hunt J R. Potential to improve onfarm wheat yield and WUE in Australia[J]. Crop & Pasture Science, 2009, 60(8): 708–716
- [34] Patrignani A, Lollato R P, Ochsner T E, et al. Yield gap and production gap of rainfed winter wheat in the southern great plains[J]. Agronomy Journal, 2014, 106(4): 1329–1339
- [35] Tittonell P, Vanlauwe B, Corbeels M, et al. Yield gaps, nutrient use efficiencies and responses to fertilisers by maize across heterogeneous smallholder farms in Western Kenya[J]. Plant and Soil, 2008, 313(1/2): 19–37
- [36] Aggarwal P K, Hebbar K B, Venugopalan M V, et al. Quantification of yield gaps in rain-fed rice, wheat, cotton and mustard in India[R]. Global Theme on Agro-ecosystems Report, 2008, 43: 30
- [37] Timsina J, Jat M L, Majumdar K. Rice-maize systems of South Asia: Current status, future prospects and research priorities for nutrient management[J]. Plant and Soil, 2010, 335(1/2): 65–82
- [38] Chen X P, Cui Z L, Vitousek P M, et al. Integrated soil-crop system management for food security[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(16): 6399-6404
- [39] Van Wart J, Kersebaum K C, Peng S B, et al. Estimating crop yield potential at regional to national scales[J]. Field Crops Research, 2013, 143: 34–43
- [40] Boogaard H, Wolf J, Supit I, et al. A regional implementation of WOFOST for calculating yield gaps of autumn-sown wheat across the European Union[J]. Field Crops Research, 2013, 143: 130–142
- [41] 方菲. 中国玉米产量差定量化与产量潜力变化的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2013 Fang F. Quantitative analysis to yield gap and yield potential changes of maize in China[D]. Beijing: China Agriculture School, 2013
- [42] Lu C H, Fan L. Winter wheat yield potentials and yield gaps in the North China Plain[J]. Field Crops Research, 2013, 143: 98-105
- [43] Li K N, Yang X G, Liu Z J, et al. Low yield gap of winter wheat in the North China Plain[J]. European Journal of Agronomy, 2014, 59: 1–12
- [44] Duwayri M, Tran D V, Nguyen V N. Reflections on yield gaps in rice production[J]. International Rice Commission Newsletter, 1999, 48: 13–26
- [45] Abeledo L G, Savin R, Slafer G A. Wheat productivity in the Mediterranean Ebro Valley: Analyzing the gap between attainable and potential yield with a simulation model[J]. European Journal of Agronomy, 2008, 28(4): 541–550

- [46] Peake A S, Huth N I, Carberry P S, et al. Quantifying potential yield and lodging-related yield gaps for irrigated spring wheat in sub-tropical Australia[J]. Field Crops Research, 2014, 158: 1–14
- [47] Neumann K, Verburg P H, Stehfest E, et al. The yield gap of global grain production: A spatial analysis[J]. Agricultural Systems, 2010, 103(5): 316–326
- [48] Papademetriou M K, Dent F J, Herath E M. Bridging the Rice Yield Gap in the Asia-Pacific Region[M]. Thailand: RAP Publication, 2000: 69–83
- [49] 石全红, 刘建刚, 王兆华, 等. 南方稻区水稻产量差的变化 及其气候影响因素[J]. 作物学报, 2012, 38(5): 896-903 Shi Q H, Liu J G, Wang Z H, et al. Change of rice yield gaps and influential climatic factors in southern China[J]. Acta Agronomica Sinica, 2012, 38(5): 896-903
- [50] 薛昌颖,杨晓光,邓伟,等.利用 ORYZA2000 模型分析北京地区旱稻产量潜力及需水特征[J].作物学报,2007,33(4):625-631
 - Xue C Y, Yang X G, Deng W, et al. Yield potential and water requirement of aerobic rice in Beijing analyzed by ORYZA 2000 model[J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(4): 625–631
- [51] Boling A A, Bouman B A M, Tuong T P, et al. Yield gap analysis and the effect of nitrogen and water on photoperiodsensitive Jasmine rice in north-east Thailand[J]. NJAS-Wageningen Journal of Life Sciences, 2011, 58(1/2): 11–19
- [52] Affholder F, Poeydebat C, Corbeels M, et al. The yield gap of major food crops in family agriculture in the tropics: Assessment and analysis through field surveys and modelling[J]. Field Crops Research, 2013, 143: 106–118
- [53] Angulo C, Becker M, Wassmann R. Yield gap analysis and assessment of climate-induced yield trends of irrigated rice in selected provinces of the Philippines[J]. Journal of Agriculture and Rural Development in the Tropics and Subtropics, 2012, 113(1): 61-68
- [54] Becker M, Johnson D E. Rice yield and productivity gaps in irrigated systems of the forest zone of Côte d'Ivoire[J]. Field Crops Research, 1999, 60(3): 201–208

[55] Liu Z J, Yang X G, Hubbard K G, et al. Maize potential yields and yield gaps in the changing climate of northeast China[J]. Global Change Biology, 2012, 18(11): 3441–3454

[56] 侯鹏, 陈新平, 崔振岭, 等. 基于 Hybrid-Maize 模型的黑龙

- 江春玉米灌溉增产潜力评估[J]. 农业工程学报, 2013, 29(9): 103-112

 Hou P, Chen X P, Cui Z L, et al. Evaluation of yield increasing potential by irrigation of spring maize in Heilongjiang Province based on Hybrid-Maize model[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2013, 29(9): 103-112
- [57] Wang T, Lu C H, Yu B H. Production potential and yield gaps of summer maize in the Beijing-Tianjin-Hebei Region[J]. Journal of Geographical Sciences, 2011, 21(4): 677–688
- [58] Sanjani S, Koocheki A, Mahallati M N. Quantifying yield potential and yield gap for corn (*Zea mays* L.) in the Northeast Iran[J]. International Journal of Agriculture and Crop Sciences (IJACS), 2012, 4(22): 1692–1700
- [59] Schulthess U, Timsina J, Herrera J M, et al. Mapping field-scale yield gaps for maize: An example from Bangladesh[J]. Field Crops Research, 2013, 143: 151–156
- [60] Verdoodt A, Van Ranst E, Van Averbeke W. Modelling crop production potentials for yield gap analysis under semiarid conditions in Guquka, South Africa[J]. Soil Use and Management, 2003, 19(4): 372–380
- [61] Duvick D N, Cassman K G. Post-green revolution trends in yield potential of temperate maize in the north-central United States[J]. Crop Science, 1999, 39(6): 1622–1630
- [62] Lobell D B. The use of satellite data for crop yield gap analysis[J]. Field Crops Research, 2013, 143: 56-64
- [63] Chen X P, Cui Z L, Fan M S, et al. Producing more grain with lower environmental costs[J]. Nature, 2014, 514(7523): 486–489
- [64] Grassini P, Cassman K G. High-yield maize with large net energy yield and small global warming intensity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(4): 1074–1079