

AMMI 模型在旱地春小麦稳定性分析中的应用

常 磊,柴守玺*

(甘肃农业大学农学院,甘肃,兰州 730070)

摘要:基因型与环境的互作(GEI)决定了作物在多变环境下性状的稳定性。AMMI 模型是一种将方差分析和主成分分析结合于一体,能更有效分析 GEI,进而评价基因型稳定性和环境对基因型差异分辨力的有力工具。利用 AMMI 模型对 10 个品种(系)、13 个试点组成的全国旱地春小麦区域试验产量资料分析表明,试点间平均产量变幅为 $396.6 \sim 4050.2 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,现代品种间的平均产量变幅为 $1318.6 \sim 2315.6 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$;基因型间、环境间和 GEI 引起的产量变异达到极显著水平,三者的变异平方和分别占总处理平方和的 6.2%、70.3%、23.5%,表明环境和 GEI 对产量变化的影响远大于基因型。用前 3 个代表了 90.8% GEI 信息的显著主成分计算基因型稳定性参(D_i)和试点分辨力(D_j),基因型间 D_i 最大相差达 3 倍、而试点间 D_j 最大相差 19 倍;属于高产、稳产的品种有:定西 35、西旱 1 号、定丰 889,而在这两方面均表现最差的品种为蒙麦 35 号。有些品种对某些试点有特殊适应性,局部推广价值也大。

关键词:AMMI 模型;区域试验;基因型 $\times$ 环境交互作用;旱地;春小麦

文章编号:1000-0933(2006)11-3677-08 中图分类号:S11,S512.1 文献标识码:A

Application of AMMI Model in the stability analysis of spring wheat in rainfed areas

CHANG Lei, CHAI Shou Xi* (Agronomy College, Gansu agricultural university, Lanzhou, 730070, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26 (11): 3677 ~ 3684.

Abstract: Genotype stability of agronomic traits is a direct measure of the effect of genotype $\times$ environment interactions (GEI). The additive main effects and multiplicative interaction model (AMMI) combine analysis of variance and principal component analyses that has been proved to be an effective tool in understanding complex GEI and evaluating genotypes stability and environmental discrimination to genotype diversity. The grain yield data of 10 spring wheat genotypes grown in a regional trial of China at 13 sites of the rainfed areas were used for AMMI analysis. The average grain yield across the 13 sites ranged from $396.6 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ to $4050.2 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$, of which the grain yields of newly released, modern genotypes ranged from $1318.6 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ to $2315.6 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$. Highly significant variations were observed among genotypes, environments and GEI, with the three variances accounting for 6.2%, 70.3% and 23.5% of total variance, respectively. The environment and the GEI had greater effects on grain yield than genotypes. The three first principal component axes (IPCA) with significant interaction represented 90.8% of total GEI variance. Using the three first IPCA, genotype stability parameter (D_i) and site discrimination parameter (D_j) were calculated, where the difference of D_i among the genotypes was up to 3 times, while that of D_j among the sites was up to 19 times; Genotypes Dingxi 35, Xihan No. 1 and Dingfeng 889 had highest yields and best yield stability across different environments. The genotype Mengmai 35 was the worst in both yield and stability. Some genotypes performed best at some specific sites and can be recommended for those specific environments.

Key words: AMMI model; regional trial; genotype-environment interaction; rainfed areas; spring wheat

基金项目:国家 863 基金资助项目(2002AA2Z4191)

收稿日期:2006-03-28;修订日期:2006-09-06

作者简介:常磊(1980~),男,甘肃通渭县人,硕士,主要从事作物生理生态研究。E-mail:chang3258@126.com

*通讯作者 Corresponding author. E-mail:sxchai@126.com

Foundation item: The project was financially supported by National 863 Program (No. 2002AA2Z4191)

Received date: 2006-03-28; **Accepted date:** 2006-09-06

Biography: CHANG Lei, mainly engaged in crop physioecology. E-mail:chang3258@126.com

基因型与环境的互作 (GEI, Genotype-Environment Interaction) 在生物界普遍存在, 是生态学研究的重要领域, 也是影响作物品种稳定性的基础, 二者的互作效应越大、则品种稳定性越差。国内外大量研究表明, GEI 广泛存在于不同作物、不同性状中。Gauch H G 曾总结分析得出, 对作物产量等数量性状来讲, 环境、GEI 引起的产量差异远远大于基因型引起的差异, 变异分别来自 GEI、环境、基因型的比例大致为 20%、70%、10%^[1]。其后国内外在不同作物对经济和生物产量的大量研究也证明了这一结论, 三者对产量变异的贡献基本围绕着上述比例波动。稳定性分析 (Stability analysis) 即可针对产量, 也可针对品质、抗性等指标。作物稳定性分析一般针对产量, 通常采用多变环境下 (一年多点或多年多点试验) 的产量数据进行分析。生产上既高产、又稳产 (即产量稳定性好) 的品种一般具有较广泛的适应范围。目前 GEI 效应及机制的研究逐渐成为生物界热点研究领域。

作物稳定性分析方法先后提出很多种, 国内外通过大量比较研究后认为^[2~15], AMMI 模型是一种较理想的方法。该模型又称主效可加互作可乘模型 (Additive Main Effects and Multiplicative Interaction Model, 简称为 AMMI 模型), 它将方差分析和主成分分析有效结合在一起, 通过从加性模型的交互项中进一步分离出若干个乘积项之和进一步提高了估计的准确性, 并借助双标图 (Biplot) 和交互效应值直观而定量地描绘 GEI, 进而对品种的稳定性和试点的分辨力等做出评价^[2]。该模型属非线性模型, 更符合生物界 GEI 的实际, 它比常规的线性回归模型如 Eberhart 和 Russell 模型、Perkins 和 Jinks 模型、Shukla 模型等能更有效地分析 GEI, 同时具有预测精度高、对数据适应性强、应用简便、信息量大、可减少试验重复次数和节约试验成本等诸多优点, 近年国内外愈来愈广泛地应用于作物品种和植物种质资源的稳定性研究和生态环境影响评价方面。

GEI 及引起的稳定性大小取决于环境和基因两个方面, 尤其是在大范围异质环境中采用合理的 GEI 分析模型来研究现代基因型与环境的耦合状况受到高度强调^[16, 17]。我国目前已将 AMMI 模型应用到旱地冬小麦、水稻、甘蔗、棉花、马铃薯、大豆、芝麻等作物大范围、具有权威性的国家区域试验 (简称区试) 分析研究领域, 但针对旱地春小麦国家区试还没有应用报道。我国旱地春小麦的种植区地理跨度大、区内水、热等环境因子复杂多变, 品种的生态型分异明显, 而且通过几十年广泛的基因交流和杂交重组, 现代品种的遗传背景已发生了很大的变化。本文拟主要采用 AMMI 模型对我国旱地春小麦国家区试产量资料进行分析, 科学定量地报道我国现代旱地春小麦品种和产区的丰产稳产状况及差异、不同因素 (基因、环境及 GEI) 对产量变异的相对贡献, 研究结果将为品种的合理布局和评价、选择适宜的区试地点、确定育种上高遗传获得量的产量选择环境提供直接依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

2002 年国家旱地春小麦区试由西北和华北七省 (区) 的 13 个试点、10 个参试品种 (系) 组成。以定西 35 号为统一对照 (CK)。品种、试点及各点环境情况详见表 1 和表 2。试验采用统一设计方案: 随机区组, 3 次重复, 小区面积 15m², 密度控制在 25 万基本苗/hm² 左右, 在大田自然干旱条件下种植, 土壤肥力和施肥水平同当地大田生产条件, 成熟后单独脱粒计产。

1.2 分析方法

AMMI 模型中, 主效应是可加的, 而 GEI 是用若干个乘积项之和估算的。AMMI 模型方程式如下:

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \sum_{r=1}^N \lambda_r \gamma_{ir} \delta_{jr} + \rho_{ij} + \xi_{ijk}$$

式中, y_{ijk} 是第 i 个基因型在第 j 个环境的第 k 次重复的单位面积籽粒产量, μ 为产量总体平均值, α_i 为第 i 个基因型与总体均值的离差 (即基因型主效应), β_j 为第 j 个环境与总平均的离差 (即环境主效应), λ_r 为第 r 个交互效应主成分轴 (IPCA: Interaction Principal Component Axes) 的特征值或奇异值 (Singular value), 代表交互作用平方和中可由该轴解释的部分, γ_{ir} 为第 r 轴的基因型特征向量值 (Eigenvector value), δ_{jr} 为第 r 轴环境特征向量值, N 为保留在模型中的主分量轴的个数, 即表示能包含大部分 GEI 交互作用信息所需要的乘积项数目。

ρ_{ij} 为提取 N 个 IPCA 轴后留下的残差(交互剩余项), ξ_{ijk} 为试验误差。乘式参数的方便取值为 $\lambda^{0.5} \gamma_i$ 和 $\lambda^{0.5} \delta_j$, 分别称为基因型和环境的“交互 PCA 得分”或“IPCA 得分”,从它们的乘积直接就得出交互期望值,无需再乘奇异值 λ 。IPCA 得分值的大小表示自身交互效应大小,基因型(或品种)在 IPCA 上得分越小越稳定,环境(或试点)在 IPCA 上得分越大则对基因型分辨力越高。试点的分辨力指试点对基因型差异的区分能力,或者说在该试点不同基因型固有遗传差异的表现能力。

AMMI 模型分析结果常用双标图(Biplot)直观有效地解释,在双标图上可同时给出品种和试点图标,常用两种双标图(AMMI1 和 AMMI2)。AMMI1 双标图便于直观地进行丰产和稳产的结合分析,横坐标是品种和试点的平均产量,纵坐标是品种和试点的 IPCA1 得分;AMMI2 双标图可直观地比较各品种在各试点的交互作用大小和分析交互模式^[18],它的横坐标对应于品种和试点的 IPCA1 得分,而纵坐标对应于 IPCA2 得分,在 AMMI2 双标图上越接近坐标原点的品种(或试点)越稳定。如果品种在试点图标与原点的连线或外延线上的垂直投影距离越大(即离坐标原点越远),则表明该品种与该试点的交互作用越大,反之亦然。如果投影落在连线上或穿过试点图标的外延线上,则该品种与该试点有正向交互作用,即该品种在该试点有一定的特殊适应性。如投影落在穿过原点的外延线上,则该品种与该试点有负交互作用,负交互作用意味着在该试点不利于该品种高产潜力的发挥。

当统计检验显著的 IPCA 轴多于 2 个以上时,用一般的方法不可能做出像双标图那样直观的坐标图来分析^[19],并且为了更全面、定量地反映 GEI 信息,需要计算出一个能度量稳定性的综合指标 $D_{i(j)}$ 。 $D_{i(j)}$ 就是在 IPCA 多维空间中品种(或试点)离原点的距离(即欧氏距离),计算公式如下:

$$D_{i(j)} = \sqrt{\sum_{r=1}^N S_{i(j)r}^2}$$

式中, N 为显著的 IPCA 个数, $S_{i(j)r}$ 为第 i 个基因型(或第 j 个试点)在 r 个 IPCA 上的得分。由于 $D_{i(j)}$ 实际上是在 N 个 IPCA 上得分的累加,因此 D_i 值越小、则品种越稳定。对应地, D_j 值越大、则表示试点对品种差异的分辨力越强^[1,20]。

为进一步检验 AMMI 模型分析结果的可靠性,同时也进行 Shukla 稳定性分析、Ebehart and Russell 稳定性分析、适应度分析、抗旱指数测定,并进行结果比较与相关分析。Ebehart and Russell 模型和 Shukla 模型是以往应用较广泛的两种稳定性分析模型^[4],Shukla 变异系数是 Shukla 模型用于度量品种稳定性的参数,它是各品种 Shukla 方差的开方值与各品种均值的比值,Shukla 变异系数越小,则品种越稳定;Ebehart-Russell 模型分析中回归系数越接近 1、回归离差越接近 0 的品种越稳定;适应度从生物学机制上也与稳定性有关,适应度指各品种在各试点超过该点平均产量的试点数占总试点数的百分比,适应度越大、则品种的广适性越好;抗旱指数是衡量品种对水分变化反应敏感程度有关的指标^[21],在水分控制条件下设干旱和充足灌水两个处理进行测定,由洛阳市农科所统一测定。抗旱指数 = (品种旱地产量/对照种旱地产量) × (品种抗旱系数/对照种抗旱系数),抗旱系数 = 品种的旱地产量/品种的水地产量。一般品种的抗旱指数越大,则对水分变化反应越稳定、抗旱性越好。

AMMI 模型分析及相关的联合方差分析和回归分析采用唐启义先生的 DPS 统计分析软件^[22],Ebehart and Russell 稳定性分析和 Shukla 稳定性分析采用农业部全国区域试验统一的分析软件。

2 结果与分析

2.1 品种、试点的产量变异及变异分量

产量结果表明:我国现代旱地春小麦品种之间、地区间产量相差很大。从表 1 和图 1 可见,品种(系)间平均产量(13 个试点平均)存在极显著或显著差异,产量最高的为 g2 (2315.6 kg·hm⁻²),最低为 g3 (1318.6 kg·hm⁻²),高低最大相差 75.6%;从表 2 可见,试点间平均产量(10 个品种平均)以 e13 最高 (4050.2 kg·hm⁻²)、e1 最低 (396.6 kg·hm⁻²),高低最大相差 9.2 倍。

10 个品种(系)、13 个试点共 130 个产量数据的平均值为 2025.5 kg·hm⁻²,可代表当年我国西北和华北现

代旱地春小麦品种和产区的平均产量水平,其中最高单产由品种 g8 在试点 e13(青海大通)获得($6300.3 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$),而品种 g3 在 e5 和 e11 两试点由于未抽穗而产量绝收。

相关分析表明(表略):试点平均产量与年降雨量显著正相关(相关系数 0.569^*),而与生育期降雨量、海拔、年日照时数、年均气温、年积温($\geq 10^\circ\text{C}$)、无霜期 6 个环境因子相关不显著。7 个环境因子间,只有年均气温与无霜期(0.816^*)、年积温与无霜期(0.653^*)、海拔与年积温(-0.669^*)、年均气温与年积温(0.577^*)之间有极显著或显著相关,其余各环境因子间相关均不显著。需要说明的是:除生育期降雨量为当年资料外,其余当年气象资料收集不全,故均采用多年平均资料。

表 1 2002 年国家旱地春小麦区域试验品种(系)的产量

Table 1 Mean grain yield of spring wheat cultivars (lines) across all sites for in rainfed areas of China in 2002

品种(系) Cultivar/line	品种(系)代码 Code of Cultivar/line	平均籽粒产量 Mean grain yield($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)	多重比较 [*] Multiple comparisons		选育单位 Breeding institute
定丰 889 Dingfen 889	g1	2232.6	AB	abc	甘肃定西旱农中心
西旱 1 号 Xihan No. 1	g2	2315.6	A	a	甘肃农业大学
蒙麦 35 Mengmai 35	g3	1318.6	F	f	内蒙卓资哈达图育种站
92 鉴 75 92jian 75	g4	1638.2	E	e	内蒙锡盟农科所
宁春 27 Ningchun 27	g5	2153.5	BC	c	宁夏固原农科所
晋偃 746-9 Jinyan746-9	g6	2190.8	AB	bc	山西农科院高寒作物所
高原 256 Gaoyuan256	g7	2047.3	CD	d	中国科学院西北高原生物所
青 99 云-27 Qing99yun-27	g8	1980.5	D	d	青海农林科学院
坝农 1 号 Banong No. 1	g9	2003.6	D	d	河北坝上农科所
定西 35(CK) Dingxi 35(Control)	g10	2274.7	AB	ab	甘肃定西旱农中心

*相同字母表示无显著差异,大写字母表示在 0.01 水平上极显著,小写字母表示在 0.05 水平上显著,多重比较采用 LSD 法 Same letter indicate no significant difference for the mean grain yield based on LSD method, capital letter means significant difference at $p < 0.01$, small letter means significant difference at $p < 0.05$

表 2 试点平均产量及环境因子

Table 2 Mean grain yield of sites across all cultivars (lines) and environment factors of sites

试点 Site	试点 代码	平均籽粒产量 ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)	海拔 (m)	年降雨 量 (mm)	生育期降 雨量 (mm)	年日照时 数 (h)	平均气 温 ($^\circ\text{C}$)	$\geq 10^\circ\text{C}$ 年积 温 ($^\circ\text{C}$)	无霜期 (d)
乐都(青海) Ledu	e1	392.6	2670.0	335.4	261.9	2650	6.9	2000	144
大同(山西) Datong	e2	1574.5	1067.2	391.5	0	2605	6.40	2805	145
榆中(甘肃) Yuzhong	e3	3998.0	1900.0	406.7	211.7	2666	6.60	2308	138
甘肃农业大学 Nongda	e4	1586.5	1840.0	340.0	175.7	2550	7.20	2812	150
西吉(宁夏) Xiji	e5	1388.1	1890.0	350.0	231.4	2322	5.30	2704	125
坝上(河北) Bashang	e6	2653.7	1393.0	400.0	220.7	2900	5.60	2500	113
固原(宁夏) Guyuan	e7	1330.3	1753.2	410.0	173.5	2500	6.20	2750	140
卓资(内蒙古) Zhuozi	e8	2258.7	1650.0	380.0	297.8	2900	3.00	1998	109
榆林(陕西) Yulin	e9	2203.0	1147.0	413.9	391.8	2879	8.10	3732	164
会宁(甘肃) Huining	e10	1403.9	2050.0	433.0	242.4	2525	6.50	2088	136
海原(宁夏) Haiyuan	e11	1531.7	1854.3	388.7	293.8	2700	7.50	2720	135
定西(甘肃) Dingxi	e12	1830.8	1920.0	425.1	352.3	2500	6.30	2239	130
大通(青海) Datun	e13	4050.2	2738.0	450.0	223.2	2685	2.80	2098	120

Code of site; Mean grain yield of site; Altitude; Annual precipitation; Precipitation in the growing season; Annual sunshine duration; Mean annual temperature; Annual accumulated temperature ($\geq 10^\circ\text{C}$); Frost-free days

产量联合方差分析表明(表 3):品种间、试点间、GEI 存在极显著的差异,三者所引起的产量变异平方和分别占总处理平方和的 6.18%、70.33%和 23.49%,表明试点间的差异是引起产量差异的主要原因,GEI 次之,二者对产量差异的影响远大于品种间的差异,分别为品种效应的 11.4 倍和 3.8 倍。

AMMI 模型分析表明,前 3 个交互主成分均达到显著或极显著水平,IPCA1、IPCA2、IPCA3 分别解释了交互作用的 57.56%、27.67%和 5.54%,累计共解释了 90.77%,而采用线性回归模型只解释了 53.18%的 GEI 平方和,表明 AMMI 模型比传统的线性回归模型能更有效地分析 GEI,许多研究也充分证明了这点。

表 3 产量的联合方差分析、回归模型及 AMMI 模型分析结果

Table 3 The analysis results of combined ANOVA, Regression model and AMMI model

模型 Model	变异来源 Source of variation	自由度 Degree of freedom (DF)	平方和 Sum of squares (SS)	均方 Mean Square (MS)	F 检验 F-test
方差分析 Analysis of variance (ANOVA)	总的 (Total)	389	574743076. 79	1477488. 62	
	处理 (Treatment)	129	558320009. 10	4328062. 07	68. 52 **
	基因型 (Genotype)	9	34495533. 33	3832837. 04	60. 68 **
	环境 (Environment)	12	392680310. 49	32723359. 21	518. 06 **
	基因型与环境交互 (GEI)	108	131144165. 28	1214297. 83	19. 22 **
	误差 (Error)	260	16423067. 69	63165. 64	
回归分析 Regression analysis	GEI 回归 (Regression)	20	69739077. 34	3486953. 87	55. 20 **
	残差 (Residues)	88	61405087. 94	697785. 09	11. 05 **
AMMI analysis	IPCA1	20	75483869. 12	3774193. 46	16. 81 **
	IPCA2	18	36268600. 93	2014922. 27	8. 97 **
	IPCA3	16	7265577. 92	454098. 62	2. 02 *
	残差 (Residues)	54	12126117. 31	224557. 73	

* 表示达到 5 %显著水平 Significance level at 5 % probability; **表示达到 1 %极显著水平 Significance level at 1 % probability

2.2 品种稳定性和地点分辨力

从 AMMI1 双标图(图 1)可见 ,在反映产量高低的横坐标上 ,试点图标远比品种图标分散 ,表明试点间的产量变异远大于品种间的变异 ,也就是说 ,同一品种在各地的产量差异较大 ,同一试点的各品种产量差异相对较小。纵坐标方向反映的是 GEI 的差异 ,图标越接近 IPCA1 零值表示 GEI 越小、则品种的稳定性越好或试点对品种差异的分辨力越低。在 IPCA1 上 ,品种以 g1 稳定性最好、g6 和 g8 最差 ,试点以 e13 分辨力最高、e7 最低。综合比较 ,属于丰产、稳产型的品种有 g2、g10、g1 ,丰产性和稳产性较差的有 g3、g4、g8。

AMMI1 双标图只代表了 57. 56 %的 GEI 变异信息 ,据此推断品种稳定性和试点分辨力不尽全面 ,而利用 IPCA1 和 IPCA2 所做的 AMMI2 双标图(图 2)则代表了大部分 GEI 变异信息 (85. 23 %) ,据此推断不会犯很大错误。在 AMMI2 双标图中 ,离坐标原点越近 ,则品种越稳定、试点分辨力越差。从图 2 可直观看出 :稳定性最好的品种为 g10、较好的有 g1、g2、g9 ,较差的为 g3、g5、g8 ;试点以 e13 分辨力最高、e12、e9 和 e10 最低。

AMMI2 分析结果尽管有相当的可靠性 ,但仍未考虑 IPCA3 上 5. 54 %的显著互作信息 ,为了更全面准确地评判 ,利用在前 3 个 GEI 显著的主成分 (IPCA1 ~ IPCA3) 上的得分 ,计算各品种或试点稳定性参数 $D_{i(j)}$,结果与 AMMI2 双标图结果基本一致。从表 4 可见 ,品种仍然以对照 g10 的 D_i 最小 (15. 536) ,即最稳定 ,g3 最不稳定 ,品种间 D_i 最大相差 2. 98 倍。结合产量和适应度 ,属于高产、稳产、广适性好的品种有 g1、g2、g10 ,较差的有 g4、g8 ,3 指标均最差的为 g3。其中 g2 由于综合性状优异 ,已于 2004 年通过国家品种审定委员会审定、并定名为西旱 1 号 (原代号 D92067) ,被农业部全国农技中心列为 2005 和 2006 年度国家示范品种。同样用 IPCA1 ~ IPCA3 得分计算的试点的分辨力 (D_j) 依次为 (表略) :e13 (60. 13) > e8 (49. 37) > e5 (25. 47) > e11 (24. 01) > e6 (22. 82) > e9 (21. 74) > e4 (21. 40) > e2 (19. 19) > e3 (18. 83) > e1 (16. 11) > e7 (15. 87) > e10 (8. 71) > e12 (3. 17) , D_j 最大相差 19 倍 ,表明试点环境因子差异对不同遗传背景品种的影响相差很大。

用表 4 中的各品种的 D_i 、SCV、 S^2_{di} 、回归系数的绝对值 ($|B_i - 1|$)、DRI、APS 及平均产量共 8 个指标相关分析表明 (表略) : D_i 与 SCV、 S^2_{di} 极显著正相关 ,相关系数分别为 0. 891 ** 和 0. 824 ** ,且 3 种稳定性参数所表征的品种稳定性大小趋势一致 ,证明 AMMI 稳定性分析模型具有高度可靠性。品种产量与 D_i (- 0. 678 *)、SCV (- 0. 891 **)、 S^2_{di} (- 0. 815 **)、DRI (0. 686 *)、APS (0. 926 **) 极显著或显著相关 ,表明品种稳定性越好、抗旱性越强、适应度越高、则产量越高。8 指标所有相关中 ,相关系数达到显著或极显著的还有 : D_i 与 APS (- 0. 707 *) ,SCV 与 APS (- 0. 829 **) , S^2_{di} 与 APS (- 0. 777 **) ,SCV 与 S^2_{di} (0. 948 **)。诸上相关分析结果也符合生产实际和生物学理论。

2.3 品种的特殊适应性

从产量角度讲 ,品种的特殊适应性指某品种在某些环境下产量表现好 ,而在其它环境下则表现较差 ,这样

的品种具有局部推广价值。特殊适应性大小取决于品种与试点正向交互作用的大小^[23],反映在 AMMI2 双标图上,若品种在试点与原点连线或穿过试点外延线的垂直投影距原点越远,则表明该品种在该试点特殊适应性越好。从图 2 中可看出,品种 g2 在试点 e3、e9、e12、e10、e13,品种 g3 在 e8,品种 g8 在 e13、e1,g5 在试点 e5、e11、e4、e10、e7、e12 有特殊适应性。

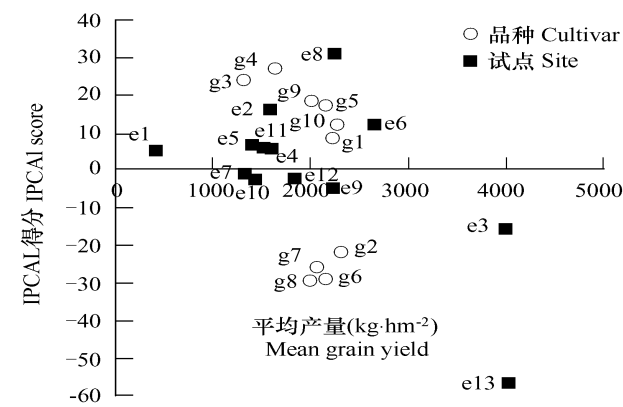


图 1 AMMI2 双标图

Fig. 1 Biplot of AMMI2

解释了 57.56 % GEI 平方和及 90.03 %平方和 Captures 57.56 % GEI SS and 90.03 % total SS

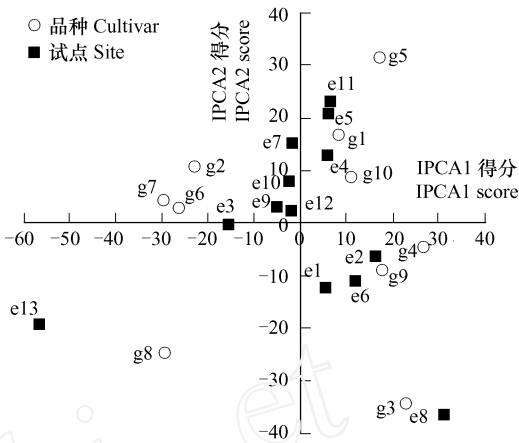


图 2 AMMI2 双标图

Fig. 2 Biplot of AMMI2

解释了 85.23 % GEI 平方和 Captures 85.21 % GEI SS

表 4 品种(系)稳定性参数及相关指标

Table 4 Stability parameters and the related indices of cultivar/line

品种/系 Cultivar/ line	AMMI 模型 AMMI model				Ebehart-Russell 模型 Ebehart-Russell model		Shukla 变异系数 SCV(%)	抗旱指数 DRI	适应度 APS(%)
	IPCA1 得分 IPCA1 score	IPCA2 得分 IPCA1 score	IPCA3 得分 IPCA1 score	稳定参数 D_i	回归系数 B_i	回归离差 S^2_{di}			
g10	11.748	8.810	5.073	15.536	0.869	582.1	16.64	1.000	84.62
g1	8.741	16.603	-18.180	26.126	0.821	570.2	17.94	1.052	61.54
g9	18.204	-8.938	18.411	27.390	0.889	1007.7	24.77	0.852	38.46
g7	-26.202	2.987	8.445	27.690	1.274	1189.2	30.70	1.175	53.85
g2	-21.934	10.522	-15.708	28.958	1.218	1016.6	23.52	1.358	69.23
g6	-29.179	3.940	6.171	30.083	1.331	1371.0	31.38	1.064	53.85
g4	27.082	-4.781	12.237	30.101	0.675	1111.6	38.61	1.000	23.08
g5	17.405	31.553	-0.107	36.035	0.531	882.1	32.75	0.839	69.23
g8	-29.368	-25.437	2.355	38.924	1.472	1591.9	41.76	1.525	38.46
g3	23.502	-35.259	-18.697	46.316	0.919	3060.4	66.45	0.040	7.69

D_i , Stability parameters of genotypes based on IPCA1 ~ IPCA3 with significant GEI by AMMI model analysis; B_i , Coefficient of regression by Ebehart-Russell model analysis; S^2_{di} , Deviation from regression by Ebehart-Russell model analysis; SCV, Coefficient of variation by Shukla model analysis; DRI, Drought-resistant index; APS, Adaptation percentage to all sites

图 2 所示的结果和品种在各试点与最优品种(即产量最高品种)差异显著性分析结果有很大一致性(见表 5),即在某试点有特殊适应性的品种往往也是该试点统计学上的最优品种,这进一步表明了 AMMI2 双标图的可靠性。当然图 2 和表 5 结果也有个别不尽一致之处,这与分析方法本身的差异有关。与最优品种的差异比较是基于两品种间的总体差异,它包括基因型主效应差异和不同品种对同一环境的反映差异,而特殊适应性只是反映了 GEI 正向效应的大小,并且 AMMI2 双标图只利用了部分(85.23 %) GEI 信息,也没有按两个主成分轴的贡献大小进行合理的权重分配。

需要说明的是:图 2 中 g10 离原点最近、稳定性最好,虽然对试点的特殊适应性不如有些品种突出,但由于该品种本身的高产、稳产性能好、加上在大部分试点正向互作,因此仍在 61.54 %的试点为最优品种,是广

适性最好的品种。

生态育种实际上就是适应当地条件下的丰产育种。结合品种来源不难发现,品种一般对原选育地及相近环境具有特殊适应性。例如 g3 虽然在大部分试点突出表现为低产不稳产,但在原选育地 e8 却产量最高;青海农科院选育的 g8 在青海的两个试点 e1 和 e13 也是最优品种。

3 讨论

3.1 3 个稳定性参数间 (D_i 、SCV 和 S^2_{di}) 高度相关,表明了 3 种稳定性分析模型的结果一致性,但它们却与另一个稳定性参数 $|B_i - 1|$ 无显著相关,这与方法本身的差异有关;另外品种抗旱指数 (DRI) 与 4 种稳定性参数间 (D_i 、SCV、 S^2_{di} 、 $|B_i - 1|$) 均无显著相关,表明影响品种稳定性的环境因素较多、不单纯是水分变化。

3.2 AMMI 分析法虽然具有诸多优点,但在应用中仍有不少需要注意和改进完善的地方。首先,各互作效应主成分特征值 (IPCA) 所代表的变异信息比例不同,在计算稳定性参数 $D_{i(j)}$ 时理应进行合理的权重。为此,吴为人曾提出了权重分配的构造公式^[24];第二,稳定性分析模型本身只是对 GEI 总体信息进行数学量化处理,要揭示具体的互作机制还需借助其它方法。例如为了确定何种环境因子主要影响互作,有人对试点 IPCA 得分与具体环境因子进行相关分析^[9,25,26]、有人采用 PLS 法 (Partial least squares) 和因子回归法 (Factorial Regression)^[27]。在揭示各环境因子 (例如地理因子与生活因子) 对互作影响的因果机制上,通径分析法应该是一个值得采用的数学方法。还有人在 AMMI 分析基础上进行聚类分析。无论如何,利用数学方法揭示 GEI 互作机制仍然是有限的,还必须强化实验生物学的研究。例如进行环境调控条件下不同生物结构水平上的变化研究、环境 → 基因调控 → 生理生化代谢 → 互作表现连锁反应体系的追踪研究等。环境是一个包括水、肥、气、热、光照等诸多因子的复杂综合体,因子间不仅存在着复杂的互作,而且各因子时空变化明显,不同试点各环境因子对作物生长的限制性大小、以及不同性状对各因子的响应曲线也不同,因此在研究基因型与环境互作机制时,要充分考虑到环境要素和环境影响的复杂性。另外,我国旱地春小麦区气候不稳定,年际之间环境因子变化较大,应采用多年多点试验资料进行分析才能得出更可靠的结论。

3.3 品种稳定性和适应性密切相关,但并不等同。生产上适应性好坏的判定既要考虑稳定性、也要考虑丰产性,在高产前提下的稳产的品种才具有广泛适应性,而低产品种即使稳定性很好也不适宜各地种植,因此也谈不上适应性好。但有些多变环境下稳定性差的品种却在某些环境下丰产性突出,具有明显的特殊适应性,局部推广价值也大。另外有些品种尽管稳定性较差,但在较广泛的环境变化下仍可获得较高的绝对籽粒产量,也符合生产上有实际意义的追求。

品种生育期的长短和发育节律是否与当地气候因子的时空变化相吻合,是我国旱地春小麦品种首要考虑的适应性特性。在高海拔寒旱区选育的品种一般生育期偏晚、抗旱性较差,在低海拔旱地种植时容易遭受灌浆后期高温干旱的危害,青干逼熟。

3.4 本研究表明,环境差异是引起我国旱地春小麦产量差异的主要原因,Romagosa and Fox 在总结了 100 多个环境产量试验资料后,甚至得出 80 % ~ 90 % 的处理变异方差分量归因于环境的差异^[28]。这提示我们在农业规划与布局等宏观决策上,更应重视环境的合理利用、建设和优化调控。但在同一环境下,品种间的产量差异

表 5 品种在各试点与最优品种的差异

Table 5 Difference comparisons between the cultivar and the superiority of cultivars in each site

试点 Site	品种/系 Cultivar/line									
	g1	g2	g3	g4	g5	g6	g7	g8	g9	g10
e1	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-
e2	+	-	-	+	+	+	-	-	+	+
e3	-	+	-	-	-	+	+	-	-	+
e4	-	+	-	-	+	-	-	-	-	+
e5	+	+	-	-	+	-	-	-	-	+
e6	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+
e7	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
e8	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
e9	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-
e10	+	+	-	-	+	-	-	-	-	+
e11	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+
e12	+	+	-	-	+	+	+	-	-	+
e13	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-

比例 (%) 46.15 46.15 7.69 15.39 53.85 23.08 30.77 15.39 23.08 61.54
Proportion

+ 表示与最优品种差异不显著 (LSD 法) Not significant difference between the cultivar and the superiority of cultivars based on LSD method; - 表示与最优品种差异显著 Significant difference

仍然是很大的,优良品种也是高产栽培技术、资源高效利用等技术的载体。

References:

- [1] Gauch H G, Zobel R W. AMMI analysis of yield trials. In: Kang M S and Gauch G H ed. Genotype-by-Environment Interaction. Boca Raton Florida: CRC Press, 1996. 85 ~ 122.
- [2] Huang Y Z, Mao S X. A review on the theories and methods of studying genotype-environment interaction. Acta Agronomica Sinica, 1992, 18 (2): 116 ~ 125.
- [3] Wang L, Zhang Q Y, Zhang X D. Statistical analysis of regional yield trials: AMMI analysis of factorial designs. Beijing: China Agricultural Sciencetech Press, 2001.
- [4] Hu B M, G X. The stability analysis methods of crop. Beijing: Science Press, 1993.
- [5] Cooper M, DeLacy I H. Relationships among analytical methods used to study genotypic variation and genotype-by-environment interaction in plant breeding multi-environment experiments. Theor. Appl. Genet., 1994, 88: 561 ~ 572.
- [6] Van Eeuwijk F A. Multiplicative interaction in generalized linear models. Biometrics, 1995, 51: 1017 ~ 1032.
- [7] Yau S K. Regression and AMMI analysis of genotype-environment interactions: an empirical comparison. Agron. J., 1995, 87: 121 ~ 126.
- [8] Zhang Q Y, Kong F L. Comparison of statistical model for regional crop trial analysis. Scientia Agricultura Sinica, 2002, 35 (4): 365 ~ 371.
- [9] Brancourt-Hulmel M, Leconte C. Effect of environmental variates on genotype $\times$ environment interaction of winter wheat: a comparison of biadditive factorial regression to AMMI. Crop Sci., 2003, 43: 608 ~ 617.
- [10] Carlos T, dos S, Dias, Wojtek J. Krzanowski. Model selection and cross validation in additive main effect and multiplicative interaction models. Crop Sci., 2003, 43: 865 ~ 873.
- [11] Moreno-González J, Crossa J, Cornelius P L. Genotype $\times$ environment interaction in multi-environment trials using shrinkage factors for AMMI models. Euphytica, 2004, 137: 119 ~ 127.
- [12] Nan Z B, Zhang J Y, Wang Y R, et al. Genotype $\times$ environment interactions and consistency analysis for agronomic characteristics of five *Vicia sativa* lines. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24 (3): 395 ~ 401.
- [13] Stanley Omar P B, Samonte, Lloyd T Wilson, Anna M McCung, et al. Targeting cultivars onto rice growing environments using AMMI and SREG GGE biplot analyses. Crop Sci., 2005, 45: 2414 ~ 2424.
- [14] Wu Y Q, Pan G T, Rong T Z. Study progress in crop stability. Journal of Sichuan Agricultural University, 2005, 23 (4): 107 ~ 114.
- [15] Annicchiarico P, Russi L, Piana E, et al. Cultivar adaptation across Italian locations in four Turfgrass species. Crop Sci., 2006, 46: 264 ~ 272.
- [16] Gauch Jr H G, Zobe R W. Identifying mega-environments and targeting genotypes. Crop Sci., 1997, 37: 311 ~ 326.
- [17] Ebdon J S, Gauch Jr H G. Additive main effect and multiplicative interaction analysis of national Turfgrass performance trials. Interpretation of genotype $\times$ environment interaction. Crop Sci., 2002, 42: 489 ~ 496.
- [18] Wang L, McLaren C G, Yang S H. Use of biplot to analyze genotype and environment interaction. Journal of Biomathematics, 1997, 12 (5): 557 ~ 562.
- [19] Zhang Z, Lu C, Xiang Z H. Analysis of variety stability based on AMMI model. Acta Agronomica Sinica, 1998, 24 (3): 304 ~ 309.
- [20] Li B G, Yan J, He Z H, et al. Analyzing site discrimination in crop regional yield trials by AMMI model. Acta Agronomica Sinica, 2004, 30 (6): 593 ~ 596.
- [21] Ji T H, Zhang C J, Xie H M, et al. A comparative study yield index of wheat varieties resistance. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2006, 22 (1): 103 ~ 106.
- [22] Tang Q Y, Feng G M. DPS Data Processing System for Practical Statistics. Beijing: Science Press, 2002.
- [23] Annicchiarico P, Bellah F, Chiari T. Defining subregions and estimating benefits for a specific-adaptation strategy by breeding programs: a case study. Crop Sci., 2005, 45: 1741 ~ 1749.
- [24] Wu W R. An improvement on the method of variety stability analysis based on the AMMI model. Hereditas, 2002, 22 (1): 31 ~ 32.
- [25] Rosella Motzo, Francesco Giunta, Mauro Deidda. Factors affecting the genotype $\times$ environment interaction in spring Triticale grown in a Mediterranean environment. Euphytica, 2001, 121: 317 ~ 324.
- [26] Yan W K, Hunt L A. Interpretation of genotype $\times$ environment interaction for winter wheat yield in Ontario. Crop Sci., 2001, 41: 19 ~ 25.
- [27] Mateo Vargas, José Crossa, Fred A van Eeuwijk, et al. Using partial least squares regression, factorial regression, and AMMI models for interpreting genotype $\times$ environment interaction. Crop Sci., 1999, 39: 955 ~ 967.
- [28] Romagosa I, Fox P N. Genotype $\times$ environment interaction and adaptation. In: Hayward M D, Bosemark N O, Romagosa I eds. Plant Breeding: Principle and Prospects. London: Chapman and Hall, 1993. 373 ~ 390.

参考文献:

- [2] 黄英姿, 毛盛贤. 基因型与环境互作研究进展. 作物学报, 1992, 18 (2): 116 ~ 125.
- [3] 王磊, 张群远, 张晓冬. 产量区域试验统计分析——因子设计的 AMMI 分析. 北京: 中国农业科技出版社, 2001.
- [4] 胡秉民, 耿旭. 作物稳定性分析法. 北京: 科学出版社, 1993.
- [8] 张群远, 孔繁玲. 作物品种区域试验统计分析模型比较. 中国农业科学, 2002, 35 (4): 365 ~ 371.
- [12] 南志标, 张吉宇, 王彦荣, 等. 五个箭筈豌豆品系基因型与环境互作效应及农艺性状稳定性. 生态学报, 2004, 24 (3): 395 ~ 401.
- [14] 吴元奇, 潘光堂, 蔡廷昭. 作物稳定性研究进展. 四川农业大学学报, 2005, 23 (4): 482 ~ 489.
- [18] 王磊, McLaren C G, 杨仕华. 利用双标图分析作物区试数据. 生物数学学报, 1997, 12 (5): 557 ~ 562.
- [19] 张泽, 鲁成, 向中怀. 基于 AMMI 模型的品种稳定性分析. 作物学报, 1998, 24 (3): 304 ~ 309.
- [20] 李本贵, 阎俊, 何中虎, 等. 用 AMMI 模型分析作物区域试验中的地点鉴别力. 作物学报, 2004, 30 (6): 593 ~ 596.
- [21] 冀天会, 张灿军, 谢惠民, 等. 小麦品种抗旱性鉴定产量指标的比较研究. 中国农学通报, 2006, 22 (1): 103 ~ 106.
- [22] 唐启义, 冯明光. 实用统计分析及其计算机处理平台. 北京: 中国农业出版社, 2002.
- [24] 吴为人. 对基于 AMMI 模型的品种稳定性分析方法的一点改进. 遗传, 2000, 22 (1): 31 ~ 32.