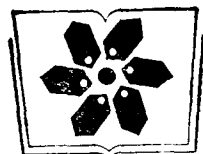


作物 稳定性

分析法

胡秉民 耿旭 著

科学出版社



中国科学院科学出版基金资助项目

作物稳定性分析法

胡秉民 耿 旭 著

国家自然科学基金资助项目

科学出版社

1993

(京)新登字 092 号

内 容 简 介

本书系统地阐述了作物品种稳定性分析方法。内容包括品种稳定性测定的 5 种回归分析模型和 7 种其他分析模型。每一模型联系作物育种试验实例,从模型结构、应用条件、具体分析和计算步骤等方面加以概述,对模型存在的理论问题作出分析,并对模型间加以比较,有利于读者选用更为完备的作物品种稳定性测度模型。同时介绍了作物联合区域试验的效应分析与稳定性测定,育种试验场点对品种的判别能力和对年份稳定性的估计,试验地区效应的指标分析与区域划类。全书不仅有一定理论深度,且叙述深入浅出,有实用性。

本书可作为作物育种学家、农业科技人员和推广工作者进行作物品种稳定性审评工作方法论的工具书,也可作为高等农、林院校师生和生物科学工作者的教学与科研参考书。

作物稳定性分析法

胡秉民 耿旭著

责任编辑 王爱琳

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100707

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1993 年 1 月第 一 版 开本:850×1168 1/32

1993 年 1 月第一次印刷 印张:8 1/8

印数:1-1000 字数:213 000

ISBN 7-03-003187-3/S·92

定 价: 6.50 元

前 言

在作物品种选育和改良中,通常以质优、高产和稳定性强为其目标。目前质优、高产方面的技术已有长足进步,并在继续发展,而相对稳定性方面,由于测度及分析方法的局限,以致不能对其作有效的评估,影响了对这方面问题提出改进的方法。

本书结合目前国际上对这一领域研究的成果及作者的科研成果与认识,探究了见诸论文的线性与非线性作物品种稳定性测度的多种模型,对模型中存在的理论问题作出分析,提出对模型的评价与改进,并就模型的参数意义结合区域试验资料作出实际的解释。通过对各模型的研究,帮助读者从理论上选用更为完备的测度模型,同时也将直接有助于改进和提高农作物品种的审评工作;书中还论述了品种联合区域试验参试场点的效应分析,包括试验场点对品种判别能力和对年份稳定性的估计、地区效应的指标分析以及作物适宜种植区划分,有利于对品种试验场点的评估与选择。全书模型实例结果由作者研制的计算机软件实现。

由于本书所涉及的主题——作物稳定性分析法,目前还未有系统的著作发表,所以本书的出版旨在为推动这一领域的进一步研究与发展。也正因为此,错误和不妥之处更易发生,恳请同行专家赐教,以便改进。

本书的出版得到中国国家自然科学基金和中国科学院科学出版基金的资助,书稿又经多位同行专家、学者审阅与协助,作者表示衷心的感谢。

浙江农业大学

胡秉民

美国加利福尼亚大学戴维斯分校

耿旭

1991年12月

目 录

前言

第一章 导论	1
§ 1.1 作物品种稳定性的含义	1
§ 1.2 遗传型与环境交互作用的意义及其估计方法	3
§ 1.3 变异度测定的几个常用统计量	12
第二章 品种稳定性测度的回归模型	18
§ 2.1 Finlay 和 Wilkinson 模型	18
§ 2.2 Eberhart 和 Russell 模型	23
§ 2.3 Perkins 和 Jinks 模型	40
§ 2.4 Freeman 和 Perkins 模型	53
§ 2.5 George C. C. Tai 模型	60
第三章 品种稳定性回归法测度的几个理论问题	83
§ 3.1 关于品种稳定性回归分析法中的环境指数问题	83
§ 3.2 基因型协方差的一些条件假设问题	84
§ 3.3 关于变异原因的平方和与自由度分解的问题模型	89
§ 3.4 回归系数的偏性	94
§ 3.5 回归系数的收敛性	95
第四章 品种稳定性测度的其他方法	102
§ 4.1 Hanson 模型	102
§ 4.2 Mandel 模型	115
§ 4.3 Geng 和 Zhang 模型	134
§ 4.4 Nassar 和 Hühu 模型	142
§ 4.5 Francis 和 Kannenberg 模型	151
§ 4.6 Shukla 模型	155
§ 4.7 Nor 和 Cady 模型	159

第五章 品种联合区域试验参试场点效应分析与品种稳定性测定	162
§ 5.1 品种多点试验参试场点的效应分析与品种稳定性测定.....	162
§ 5.2 品种多年区域试验参试场点效应分析与品种稳定性测定.....	177
§ 5.3 育种试验场场点对品种判别能力和对年份稳定性的估计.....	192
§ 5.4 品种区域试验中以产量指标进行区域划类的方法.....	202
§ 5.5 品种区域试验中地区效应的指标分析与区域划类.....	210
参考文献	221
附表	227
附表 1 z 值表(两尾).....	227
附表 2 5%(上)和 1%(下) F 值表(一尾).....	228
附表 3 25%, 10%, 2.5% 和 0.5% F 值表(一尾).....	236
附表 4 Duncan's 新复极差测验 5% 和 1% SSR 值表.....	244
附表 5 5% q 值表(两尾).....	248
附表 5(续) 1% q 值表(两尾).....	250
附表 6 χ^2 值表(一尾).....	252
附表 7 r 和 R 显著性检验表.....	254

第一章 导 论

§1.1 作物品种稳定性的含义

作物品种对环境的稳定性，长期以来一直是育种工作者所关心的问题。对于多个品种在不同环境(指地点或不同年份)下的稳定性问题，早在 1938 年 Yates 和 Cochran 就第一次提出利用回归方法评价品种的稳定性。Finlay 和 Wilkinson (1963) 运用了该方法评价品种稳定性。而后，Eberhart 和 Russell (1966)、Perkins 和 Jinks (1968)、Freeman 和 Perkins (1971)、George C.C. Tai(1971)不断对此进一步作了探索。另有些学者 Williams (1952)、Plaisted 和 Peterson(1959)、Wricke (1962)、Hanson (1970)、Mandel (1969, 1971)、Shukla (1972)、Francis 和 Kannenberg (1978)、Nor 和 Cady (1978)、Geng 和 Zhang (1986, 1987)、Nassar 和 Hühu(1987) 等提出了其他评价品种稳定性的方法。

育种工作者研究作物品种稳定性问题，旨在使作物的生理性状如开花期、成熟期等，或生产性状如产量、品质等在不同的环境里保持稳定状态。也即要求一个品种能够调节其表型的特性，使之能适应环境的变化，维持其平稳的生理、生殖特性。

对于作物品种试验来说，环境因子分为可预测和不可预测的两类。可预测的环境因子包括比较大范围的环境因子，如有明显差别的海洋性气候与大陆性气候、可以测量的土壤差异等。另一些是可以加以改变和固定下来的因素，如播种时期、播种密度等田间管理措施。对这一类因素，育种工作者比较容易掌握。换句话说，即通过育种的手段培育出一些品种对某些环境特别适应。譬如说增加品种的抗碱、抗旱、抗冻性等。如果知道环境中的某一因

素对植物有不利的影响,就可以针对这一问题育出一个很好的品种,以减低其可能的受害程度而增加其稳定度。不可预测的环境因子,如年份与年份之间的差异,特别表现在全年雨量的数量和分布、温度的变化以及突发性病虫害的侵袭等等,这些都是目前无法做长程预报而比较困难的问题。因而要育成一个品种对付这种环境变化也是困难的。然而,这两个方面的影响都是育种工作者需要考虑的。理想的品种不仅要可对预测的环境表现适应,同时对不可预测的环境也要表现出相当程度的稳定度。

要使品种减少对环境的反应,增进品种稳定性,至少有两种方法。一是从个体角度来看,使品种的每个单株对环境有良好的稳定性;另一是从群体观点来看,如一个混合品种群体,把许多纯系混合在一起,有的对某类环境反应较小,有的反应较大,但整体来看可达一定程度的稳定性。

事实上,研究发现个体的稳定性与杂合性有关。以玉米品种试验为例,用自交系和杂交种在不同环境下试验作比较,发现自交系的变异系数大于杂交种,说明杂交种在不同环境中变异较小,比较稳定。另外还发现,如把自交系排成一组,把杂交种也排成一组,组中自交系间的差异大于杂交种间的差异,这说明稳定性与特定的遗传型有关。同样是自交系,有些对环境的变异反应较大,有些就较小。所以总的说来,杂合系(heterozygotic line)、杂交系(hybrid line)比纯系(pure line)要稳定,但在纯系中也有很稳定的。

在自交作物中,如小麦和某些豆科植物上也有这方面的证据,发现稳定性与杂合性是有关联的。亲本与 F_1 比较,发现 F_1 产量变异比纯系亲本小得多。所以,杂合系群体比纯系群体稳定是一个普遍现象。

从群体观点看稳定性问题, Semance (1962) 提出,在很多种植物中,混合群体(mixed population)的产量差不多总比纯系品种稳定,并且其产量一般超过纯系品种产量的 3—5%。在玉米品种试验中,有人比较单交种和双交种的稳定性,发现双交种的稳定

性高于单交种,而且单交种 $\times$ 地点的互作或单交种 $\times$ 年份的互作比双交种 $\times$ 地点的互作或双交种 $\times$ 年份的互作要大。

上述提高品种稳定性的两种途径,实质上一种是由于在作物个体内部对环境的变化能自动调节发育程序,使之有较稳定的表现。这种靠植物个体内部的自动调节所产生的缓冲作用,一般又称之为个体缓冲性或称为自身调整性;另一种是在混合群体内不同遗传型间的相互作用而使之有较稳定表现,称为群体缓冲性。所以,纯合的遗传型或同质群体适应不可预测的环境差异,其稳定性主要依靠群体内成员的个体缓冲性。而杂合的遗传型或异质群体,其稳定性不仅依靠于群体内成员的个体缓冲性,同时也有赖于群体缓冲性,这将更有利于培育稳定性强的新品种。由于多方面的适应性会表现出较小的遗传型与环境互作,其稳定性则依靠个体缓冲性和群体缓冲性两者。

由于育种工作者是利用性状表现的稳定性来反映这种缓冲性,这样测定的稳定性实际是建立在由缓冲性所产生的遗传型与环境互作的基础上,要求选育的品种具有低的遗传型与环境互作。所以,在探讨稳定性测度之前,首先介绍遗传型与环境互作的意义及其估计方法。

§ 1.2 遗传型与环境交互作用的意义及其估计方法

(一) 遗传型与环境交互作用的概念及其意义

作物品种产量性状表现型并非遗传型与环境效应的简单相加,而是其中有遗传型与环境的交互作用在起作用,这一点早已被育种家所认识。由于这种交互作用的存在,减少了遗传型在不同环境条件下一致的表现,从而使得遗传型和表现型的相关性降低。在遗传育种试验中,减少了从表现型试验结果用以推断遗传型的可信程度。

从遗传型与环境交互作用大小的意义来看,要视育种的目标而定。如果要使所育品种成为适应广大地区环境的品种,那么育

种方案应该是要求交互作用较小的品种。相反地,如果其目的在于育成适应于特殊地区环境的品种,那么育种方案可以选育较大交互作用的品种。这说明了以品种适应性为目标的育种方向对交互作用大小的要求。所以,研究遗传型与环境的交互作用,对于植物育种是个重要课题。

但是,对如何应用遗传型与环境交互作用来改进育种方法,和怎样研究交互作用这两个问题,育种家之间见解不一致。有些育种工作者比较重视遗传型与环境交互作用的最后结果,即产量和品质。譬如说,从产量和品质的结果估计交互作用的大小,分析各种变异成分的估计量,然后根据分析结果帮助或改进育种工作。这是一种方法。另一些育种工作者,认为这种方法不大有成效。他们注意原因和结果之间的关系,不只单纯看有没有交互作用,而应该研究其中的生理生化过程,从而分析交互作用是怎样产生的,而不是直接研究最后的结果——产量和品质。还有一部分育种工作者认为,应该用直接的、有计划的方法研究各种不同的遗传系统,分析哪种遗传系统可得到最高的产量,而且是最稳定的产量。可见,可以从许多不同的角度来研究交互作用这个问题。

从文献看,有许多文章讨论交互作用问题。其中有的是进行田间品种比较试验,而有的进行较基础的研究。例如,在细胞水平进行分析方面,两个细胞中包含有相同的基因,但是在分化时,很可能一个细胞分化成花粉管,另外一个细胞分化成卵,而其中交互作用很可能影响分化的情形。

有些研究工作者以生物化学作工具,来研究整个过程是怎样与环境发生关系的;而也有用统计和数学的方法提出模型,根据模型来解释交互作用现象。所以有各种各样的方法、实验来研究交互作用。但对于育种工作者来讲,研究交互作用的目的,最终在于选择一个好的品种。对一个优良品种,不但要求它有高的产量和好的品质,同时也希望它的产量和质量是稳定的。换言之,即在各种不同的环境下,它都有高度的适应性。所以,对于育种工作者来讲,研究遗传与环境的交互作用,其主要目的在于研究品种的稳

定性。因此,从问题分析的角度来看,交互作用和稳定性的研究是可以联系在一起的。

下面进一步讨论什么是交互作用,它有几种类型的问题。

设有两个品种在两个环境中进行试验:

品种 A 和品种 B;

环境 E_1 和环境 E_2 。

由此可得到四个平均数。现以四个平均数的真值来分析,因为观测值是有误差的,这四个平均数可有不同的排法,如图 1.2.1 所示。

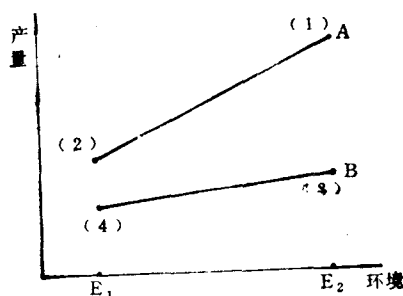


图 1.2.1

图 1.2.1 表明在两个环境 E_1 、 E_2 下, A 品种的产量均大于 B 品种的产量。

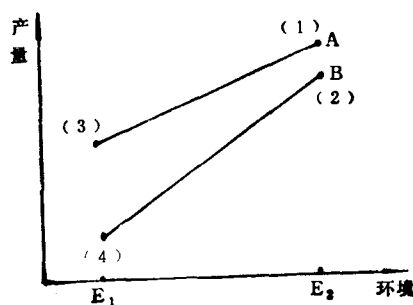


图 1.2.2

图 1.2.2 表明 A 品种在两个环境下均比在相应环境下的 B 品种产量高,但并不是任何环境下的 A 品种产量均比所有环境下的 B 品种高。在 E_1 下的 A 品种产量低于在 E_2 下的 B 品种。

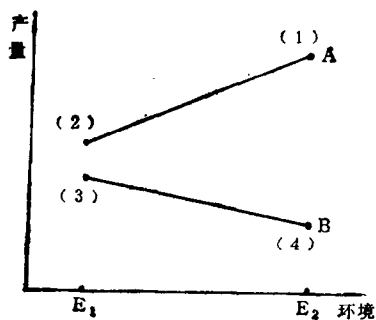


图 1.2.3

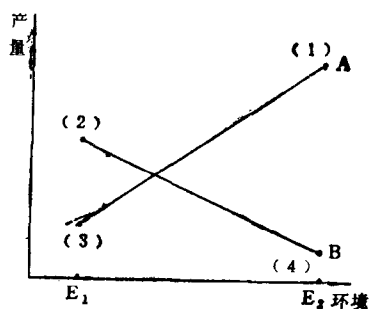


图 1.2.4

图 1.2.3 表明 A 品种在两个环境中均比 B 产量高,但 B 对环境的反应与 A 对环境的反应完全不一样。某个环境 (E_2) 对 A 品种是好的,但对 B 是坏的。

图 1.2.4 表明在环境 E_1 中, B 品种比 A 品种好;但在环境 E_2 中, A 品种比 B 品种好。A 品种在差的环境 (E_1) 中要比 B 品种在差的环境 (E_2) 中好。

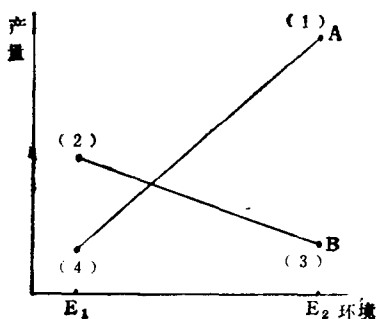


图 1.2.5

图 1.2.5 表明在环境 E_1 中, B 品种比 A 品种好; 在环境 E_2 中, A 品种比 B 品种好。但 B 品种在差的环境 (E_2) 中要比 A 品种在差的环境 (E_1) 中好。

图 1.2.6 表明在 E_2 环境中, A 品种、B 品种反应都是好的, 说明 E_2 对 A 品种、B 品种来说都是好环境。同时可看出, A 品种波动大, 在一个环境中反应很好, 但在另一个环境中反应很差; 而 B 品种的反应就较缓和一些。所以, 可以说 A 品种对好环境有特别的适应性。

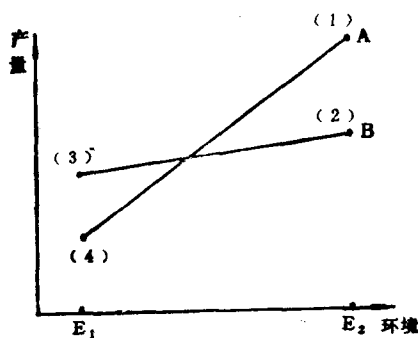


图 1.2.6

图 1.2.1 和图 1.2.3 两种情况下, 很容易做出结论。都可以说 A 品种比 B 品种好, 这是没有问题的。在选种时, 可以考虑要选哪一种。

以上是一种最简单的情况。如果有好几个遗传型, 在很多个环境下进行试验, 交互作用情形很多, 它可以用一个公式加以表示。

设有 m 个遗传型、 n 个环境, 则遗传型与环境的交互作用情形数有 $(mn)!/(m!n!)$ 个。

这个数值随着 m 和 n 的增大会变得很大。如像上面一样, 一步一步地进行分析, 则需花很多时间才能搞清楚这许多情形。

由上述简单说明中, 我们可得到以下几方面问题:

1) 不是所有的交互作用都是重要的,只有部分交互作用是重要的。有些交互作用,以统计观点看可以合并起来,并不要把每一个都区分出来作详细研究,尤其在交互作用很多情形下,有用的只是少数。因此,研究工作应注意哪个方面、哪种类型的交互作用是重要的,这对育种工作是有意义的。

2) 通常所做的实验所收集的资料,对于实际可能的交互作用情形来说只是一个很小的部分,即是一个很小的样本。因此,实际工作中这么小的样本对实际情况只是一个大概的估计,不可能做得很精确,也即只能得到一个初略的估计。

3) 有很多种可能的交互作用,只有很少的遗传型在所有的环境表现很好。我们的目的是寻找这种遗传型(品种)。虽然要做到这点相当困难,但并不是说我们不能有这样的设想。因此,我们要有能力来认识、对付这种交互作用,使之对我们育种工作有所帮助。

虽有上文谈及种种存在的问题,但我们知道,育种家多年来在选育品种方面已取得很大的进步。因此,只要我们通过不断的探索,是完全能够培养出很好的品种来符合我们的要求。

前面又提及,有的科学工作者从生物学的观点来看待问题,侧重研究基本的原因。从事植物实验的科学工作者知道植物生长是个动态的过程,从播种一发芽一成熟,整个过程中的每一点都可能与环境发生交互作用,而且在这一点的交互作用就可能决定最后的结果。

因此,可以从不同的方面来着手研究交互作用这个问题。如前所述,可以从分子水平甚至从基因水平研究整个遗传信息怎样传递,细胞怎样分化,组织、器官怎样发育到最后整个植株;另一方面,就是从整个系统来研究。一般的研究是从最终成分,如产量结构——株数、分蘖、粒重等进行分析。有人认为这些成分最终决定产量,应研究产量成分的交互作用。也有人提出异议,认为最终的产量本身可能比产量成分更接近基础,而不是说成分决定产量,也很可能是产量决定成分。这方面还是相当混淆的,有各种观点。所

以,可从考虑寻找某种对你最合适的方法,深入下去研究这一问题,不必限定在某一特定的方法上。

总起来看,有各种各样的方法用以研究遗传与环境的交互作用。但是,据我们了解,到目前为止,很多的基本研究还是相当受限制的。因此,人们通常采用数量遗传学的方法来估计遗传型和各种环境因子间的交互作用。

(二) 遗传型与环境交互作用的估计

在数量遗传学中,我们假定作物某性状的表现型值至少包括两个组成部分,即遗传型值和环境效应值。前者系同一遗传型所有植株固有的效应值,后者系植株所在微环境不同而引起的表现型差异。当植株种植在同一个大环境(同年、同一块试验地)时,可假定表现型值(p)与遗传型值(g)及微环境效应值(e)之间有如下关系:

$$p = g + e. \quad (1.2.1)$$

但是,当同一遗传型种植在明显不同的环境中,例如不同地区,不同年份或不同季节,则遗传型与环境间可能存在交互作用。也就是说,同一遗传型在不同的大环境下的固有效应值可能不同。这样,表现型值将有如下的模型:

$$p = g + E + gE + e. \quad (1.2.2)$$

这里, gE 是遗传型与环境的交互作用, E 是大环境效应, e 是微环境效应。

假定第 i 个品种(遗传型)种植在第 j 个环境中,则其第 k 个植株的表现型值可用下式表示:

$$p_{ijk} = \mu + g_i + E_j + (gE)_{ij} + e_{ijk}. \quad (1.2.3)$$

这里, p_{ijk} 表示第 i 个品种、第 k 株植株在第 j 个环境下的表现型值, μ 表示总体平均数, g_i 表示第 i 个品种的效应, E_j 表示第 j 个环境的效应, $(gE)_{ij}$ 表示第 i 个品种与第 j 个环境的交互作用。 e_{ijk} 表示微环境效应,它实际上是一个综合的试验误差项,一般认为它服从平均数为零,方差为 σ^2 的正态分布。

当环境可进一步分类时,例如品种在不同地区不同年份种植,则线性模型可包括地区与遗传型、年份与遗传型的交互作用以及三者之间的交互作用:

$$P_{ijkl} = \mu + g_i + l_j + y_k + (gl)_{ij} + (gy)_{ik} + (ly)_{jk} + (gly)_{ijk} + e_{ijkl} \quad (1.2.4)$$

这里, gl, gy 分别为遗传型与地区、年份的交互作用, gly 为遗传型与地区、年份的二级交互作用。显然,根据以上模型,我们可以对多年份多地区的品种试验资料进行综合方差分析,求出各组成部分的方差,从而估计遗传型与各种类型环境因子之间的交互作用。

现以美国加利福尼亚地区紫花苜蓿杂交 F_3 代株系群二年(1985, 1986)四地区三重重复的田间试验为例,紫花苜蓿鲜草产量在施氮量为 100 磅/英亩¹⁾条件下的综合方差分析结果列于表 1.2.1。

利用均方 M_1 到 M_4 , 可以估算出模型各组成部分的方差如下:

$$\begin{aligned} \sigma_g^2 &= M_5 - 10580.8, \\ \sigma_{gl}^2 &= \frac{1}{r} (M_4 - M_5) \\ &= \frac{1}{3} (16326.6 - 10580.8) = 1915.3, \\ \sigma_{gi}^2 &= \frac{1}{ry} (M_3 - M_4) \\ &= \frac{1}{3 \times 2} (26013.9 - 16326.6) = 1614.6, \\ \sigma_{gy}^2 &= \frac{1}{rl} (M_2 - M_4) \\ &= \frac{1}{3 \times 4} (20641.7 - 16326.6) = 359.6, \end{aligned}$$

1) 引用原统计资料与分析所用单位,其中 1 磅=0.454 千克,1 英亩=4.047 × 10³米²,下同。

表 1.2.1 紫花苜蓿二年四地区综合方差分析^{a)}

变异来源	自由度	均 方	F	期望均方(随机模型)
株系间(遗传型)	$v-1=24$	$M_1=49845.1$	$\frac{M_1 + M_2}{M_2 + M_3}$	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gi}^2 + ry\sigma_{gi}^2 + rly\sigma_{gi}^2$
株系×年份	$(v-1)(y-1)=24$	$M_2=20641.7$	M_2/M_4	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gi}^2 + rly\sigma_{gi}^2$
株系×地区	$(v-1)(l-1)=72$	$M_3=26013.9$	M_3/M_4	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gi}^2 + ry\sigma_{gi}^2$
株系×地区×年份	$(y-1)(v-1)(l-1)=72$	$M_4=16326.6$	M_4/M_5	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gi}^2$
试验误差	$ly(v-1)(r-1)=384$	$M_5=10580.8$		σ_e^2

a) 株系数 $v=25$; 重复数 $r=3$; 年份 $y=2$; 地区 $l=4$.