

不同环境下作物基因型值和杂种优势的分析方法^①

吴吉祥 朱 军

(浙江农业大学农学系, 杭州 310029)

摘 要 根据加性-显性与环境互作的遗传模型, 提出了利用多个环境的杂交亲本和 F_1 的资料, 采用 AUP 法预测作物杂种后代在不同环境中的基因型值和杂种优势的分析方法. 作为分析实例, 本文对 1992 年和 1993 年陆地棉 (*Gossypium hirsutum* L.) 杂交亲本 (P)、 F_1 皮棉产量和衣分的两年资料进行了分析.

关键词 基因型×环境互作; 杂种优势; 预测方法

中图分类号 S330; Q348; Q943

Wu Jixiang; Zhu Jun (Dept. of Agron., Zhejiang Agric. Univ., Hangzhou 310029, China)

Methods for predicting genotypic value and heterosis of crop hybrids offspring at different environments. Journal of Zhejiang Agricultural University, 1994, 20(6): 587—592

Abstract Methods of predicting genotypic value and heterosis of crop hybrids in different environments were proposed for data from parents and F_1 s of crops, by an AUP prediction approach based on a genetic model of additive-dominance and environment interactions. Lint yield and lint percentage of 10 parents and their 20 F_1 s of Upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) in two years were analyzed as an example.

Key words genotype×environment interaction; heterosis; prediction methods

前人的研究表明, 棉花^[1-3]、小麦^[4]、烟草^[5]、向日葵^[6]和洋葱^[7]等作物均存在着基因型与环境的互作. 选育高产稳产的杂交种, 需要分析杂种优势在不同环境下的遗传表现. 因此, 采用合适的方法分析作物杂种优势在不同环境中的表现, 对于高产、稳产强优势组合的选配具有重要意义.

利用区域试验的资料, 可分析品种与环境的互作^[1,4]. 选育强优势杂交组合, 还需进一步分析基因效应与环境的互作. 目前国内外的学者主要采用配合力的方法, 分析配合力与环境的互作^[2,3,6,7]. 配合力模型及其分析方法以方差分析 (ANOVA) 为基础, 具有一些难以克服的局限性. 一方面, 该方法不能分析有缺失的非平衡数据; 另一方面, 对某一特定的双列杂交材料, 该方法不能同时估算亲本配合力效应值和配合力的方差分量.

采用朱军^[8]和朱军等^[9]提出的方法可预测作物杂种后代在多环境中的平均遗传表现. 在育种实践中, 有时还需要选育适合某些特定环境的高产、强优势的杂交组合. 因此需要有适当

收稿日期: 1994-07-02

①国家教委《跨世纪优秀人才专项基金》资助项目

的分析方法预测杂种后代在不同环境中的基因型值和杂种优势。

本研究将根据加性-显性与环境互作的遗传模型,提出利用多环境的杂交亲本和 F_1 的资料,预测作物杂种后代在不同环境中的基因型值和杂种优势的分析方法.并以 1992 和 1993 年陆地棉 10 个亲本(P)及其 20 个 F_1 组合皮棉产量和衣分的分析为例,演示方法的应用。

1 遗传模型和统计分析方法

1.1 加性-显性以及与环境互作的遗传模型

亲本 i 和亲本 j 的第 k 种交配世代在环境 h 内随机区组 l 中的表现型平均值 y_{hijkl} 可由线性模型表示为:

$$y_{hijkl} = \mu + E_h + G_{ijk} + GE_{hijk} + B_{l(h)} + \epsilon_{hijkl}$$

其中, μ 为群体平均数,固定效应; E_h 是环境 h 效应值,固定效应; G_{ijk} 是基因效应值; GE_{hijk} 为遗传效应与环境 h 的互作值; $B_{l(h)}$ 是环境 h 中的区组效应, $B_{l(h)} \sim (0, \sigma_B^2)$; ϵ_{hijkl} 是剩余效应, $\epsilon_{hijkl} \sim (0, \sigma_e^2)$ 。

如果性状的遗传表现符合朱军提出的前三项假设^[8],则遗传效应值 G_{ijk} 可按不同的世代分解为加性和显性两项基因效应分量^[8].遗传效应与环境互作效应值 GE_{hijk} 也可按不同的世代分解为加性和显性与环境互作的两项遗传分量。

亲本 P_i 在 h 环境中的基因效应值分量($k=0$)为:

$$G_{ii0} + GE_{hii0} = 2A_i + D_{ii} + 2AE_{hi} + DE_{hii}$$

杂种一代 F_{1ij} 基因效应值分量($k=1$):

$$G_{ij1} + GE_{hij1} = A_i + A_j + D_{hij} + AE_{hi} + AE_{hj} + DE_{hij}$$

杂种二代 F_{2ij} 基因效应值分量值($k=2$):

$$G_{ij2} + GE_{hij2} = A_i + A_j + \frac{1}{4}D_{ii} + \frac{1}{4}D_{jj} + \frac{1}{2}D_{ij} + AE_{hi} + AE_{hj} + \frac{1}{4}DE_{hii} + \frac{1}{4}DE_{hjj} + \frac{1}{2}DE_{hij}$$

其中, A_i 或 A_j 是加性效应, A_i 或 $A_j \sim (0, \sigma_A^2)$; D_{ii} , D_{jj} 或 D_{ij} 是显性效应, D_{ii} , D_{jj} 或 $D_{ij} \sim (0, \sigma_D^2)$; AE_{hi} 或 AE_{hj} 是加性 \times 环境互作效应, AE_{hi} 或 $AE_{hj} \sim (0, \sigma_{AE}^2)$; DE_{hii} , DE_{hjj} 或 DE_{hij} 是显性 \times 环境互作效应, DE_{hii} , DE_{hjj} 或 $DE_{hij} \sim (0, \sigma_{DE}^2)$ 。

根据以上加性-显性与环境互作的遗传模型,可由包括多环境下亲本和 F_1 世代($k=0,1$)或亲本、 F_1 和 F_2 世代的双列杂交($k=0,1,2$)资料,采用 MiNQUE(1)法^[8,10]可无偏地估算混合线性模型中的各项方差分量.采用调整的无偏预测(Adjusted Unbiased Prediction,简称 AUP)^[8]公式可以预测各项基因效应以及基因 \times 环境互作效应值。

以上估算方差分量和预测各项遗传效应值的分析方法,既适用于多环境下无缺失组合的平衡数据(Balanced data),也适用于多环境下有缺失组合的非平衡数据(Unbalanced data)。

1.2 基因型值 \times 环境互作效应和杂种优势互作离差的预测

当基因型 \times 环境互作效应的方差分量不显著时,可根据基因加性效应和显性效应的预测值,采用朱军提出的方法预测杂种后代的基因型值和杂种优势^[8].如果基因型 \times 环境互作效应

显著, 仍可采用朱军提出的方法^[8]预测各世代在多环境下基因效应值和杂种优势的平均表现. 环境 h 中的杂种后代的遗传表现可根据基因加性效应、显性效应、加性 \times 环境互作效应和显性 \times 环境互作效应的无偏预测值, 按下面的公式无偏地预测.

在环境 h 中各世代平均值预测公式为:

$$\hat{\mu} + \hat{G}_{ijk} + \hat{GE}_{hijk}$$

环境 h 中的基因型值由基因效应和基因与环境互作效应两部分组成. 其中, $\hat{\mu}$ 可以由各环境中的遗传试验全部观察值的平均数估算. 某环境下的基因型值由基因效应 \hat{G}_{ijk} 和基因与环境互作效应 \hat{GE}_{hijk} 两部分组成. 亲本、杂种 F_1 和 F_2 基因效应值 G_{ijk} 可由加性效应和显性效应的预测值预测^[8]. 各世代基因型 \times 环境互作效应的预测值计算公式为:

$$\text{亲本: } \hat{GE}_{hii0} = 2 \hat{AE}_{hi} + \hat{DE}_{hii}$$

$$\text{杂种一代: } \hat{GE}_{hij1} = \hat{AE}_{hi} + \hat{AE}_{hj} + \hat{DE}_{hij}$$

$$\text{杂种二代: } \hat{GE}_{hij2} = \hat{AE}_{hi} + \hat{AE}_{hj} + \frac{1}{4} \hat{DE}_{hii} + \frac{1}{4} \hat{DE}_{hjj} + \frac{1}{2} \hat{DE}_{hij}$$

亲本 i 与亲本 j 在环境 h 下互作效应的相对遗传差异定义为:

$$\delta_{GE} = |2(\hat{AE}_{hi} - \hat{AE}_{hj}) + (\hat{DE}_{hii} - \hat{DE}_{hjj})| / \hat{\mu}$$

在环境 h 中 F_1 群体平均优势和群体超亲优势的预测值分别为:

$$\text{杂种一代群体平均优势 } \hat{H}_{PME}(F_1) = \hat{H}_{PM}(F_1) + \hat{h}_{PMh}(F_1)$$

$$\text{杂种一代群体超亲优势 } \hat{H}_{PBE}(F_1) = \hat{H}_{PB}(F_1) + \hat{h}_{PBh}(F_1)$$

其中 $\hat{H}_{PM}(F_1)$ 和 $\hat{H}_{PB}(F_1)$ 分别为杂种 F_1 的基因型群体平均优势和基因型群体超亲优势的预测值^[8]. $\hat{h}_{PMh}(F_1)$ 和 $\hat{h}_{PBh}(F_1)$ 分别为杂种 F_1 在环境 h 中的互作群体平均优势和互作群体超亲优势的预测值. 互作效应的群体平均优势和群体超亲优势预测值公式分别为:

$$\hat{h}_{PMh}(F_1) = [\hat{DE}_{hij} - \frac{1}{2}(\hat{DE}_{hii} + \hat{DE}_{hjj})] / \hat{\mu}$$

$$\hat{h}_{PBh}(F_1) = \hat{h}_{PMh}(F_1) - \frac{1}{2} \hat{\delta}_{GE}$$

$\hat{\delta}_{GE}$ 是基因型 \times 环境互作效应的相对遗传差异 δ_{GE} 的预测值:

$$\hat{\delta}_{GE} = |2(\hat{AE}_{hi} - \hat{AE}_{hj}) + (\hat{DE}_{hii} - \hat{DE}_{hjj})| / \hat{\mu}$$

同理, 在环境 h 中杂交种自交后代群体平均优势和群体超亲优势可由下列公式预测.

$$\text{杂种二代群体平均优势 } \hat{H}_{PME}(F_2) = \frac{1}{2} \hat{H}_{PM}(F_1) + \frac{1}{2} \hat{h}_{PMh}(F_1)$$

$$\begin{aligned} \text{杂种二代群体超亲优势 } \hat{H}_{PBE}(F_2) &= \hat{H}_{PB}(F_2) + \hat{h}_{PBh}(F_2) \\ &= \frac{1}{2} [\hat{H}_{PM}(F_1) - \hat{\delta}] + \frac{1}{2} [\hat{h}_{PMh}(F_1) - \hat{\delta}_{GE}] \end{aligned}$$

其中 $\hat{\delta}$ 是亲本 i 与亲本 j 基因效应的相对遗传差异 δ 的估算值^[8].

各估算值和预测值的标准误可采用 Jackknife 的方法^[9]对环境内试验区组抽样而估算, 然后用 t 测验检验遗传参数的显著性^[8-11].

2 分析实例

2.1 材料

本文分析了陆地棉 10 个品种(或品系)及其配制的 20 个 F₁ 的皮棉产量和衣分的两年资料. 10 个陆地棉亲本分别为: A226、A160、A17、鲁棉 6 号、中棉所 12 号、中棉所 13 号、徐州 184、泗棉 2 号、4305 和 4318. 试验于 1992 和 1993 年在浙江农业大学实验农场实施. 随机区组排列, 三次重复. 采用加性-显性及与环境互作模型和相应的方法估算了各项遗传方差分量, 预测 F₂ 在不同环境中基因效应的遗传表现、基因型×环境互作效应的离差值和杂种优势及其互作离差.

2.2 陆地棉皮棉产量和衣分的遗传方差分量分析

皮棉产量和衣分的各项方差分量占表现型方差的比值估算值列于表 1. 皮棉产量显性效应显著, 而加性效应不显著. 衣分以加性效应为主, 显性效应作用不显著. 皮棉产量和衣分的加性×环境互作效应和显性×环境互作效应均显著. 皮棉产量互作方差分量的比值较大, 因此, 对该性状的遗传分析需要强调在不同环境中进行. 但是衣分的互作方差分量的比值较小, 表明衣分在不同环境中的表现比较一致. 皮棉产量受到机误的影响较大, 衣分则较小.

表 1 陆地棉皮棉产量和衣分的遗传方差分量比值的估算值

Table 1 Estimated proportions of variance components for lint yield and lint percentage in Upland cotton

性状 Traits	加性 V_A/V_P	显性 V_D/V_P	加性互作 V_{AE}/V_P	显性互作 V_{DE}/V_P	机误 V_e/V_P
皮棉产量	0.073	0.232*	0.033*	0.243*	0.420**
衣分	0.629**	0.046	0.026*	0.080*	0.219**

2.3 F₂ 基因型值和杂种优势及其互作离差的预测

表 2 列出了四个杂交组合 F₂ 基因效应的基因型值和杂种优势及其与环境互作离差的预测值以及组合在两年中的平均遗传表现. 由表 2 的资料可以看出, 同一组合 F₂ 两个性状的基因型×环境互作值和杂种优势的互作离差在两年中的表现不完全一致. F₂ 皮棉产量基因型×环境互作值和杂种优势互作离差值在年份间的波动都较大, 衣分则相对较小. 例如, 组合 (A226×4318) F₂ 皮棉产量在 1993 年的基因型×环境互作值较小, 在 1992 年的互作离差值则较大, 显著小于基因效应的基因型值. 该组合 F₂ 皮棉产量基因型的群体平均优势和群体超亲优势均为 14%, 由于该杂种的优势互作离差值在两年中的波动也较大, 该组合 F₂ 皮棉产量在 1992 的群体平均优势和群体超亲优势可分别达到 39% 和 35%, 而在 1993 年则分别为 2% 和 -8%. 这表明该组合 F₂ 皮棉产量基因型值和杂种优势的稳定性表现可能较差. 该组合在 1992 年的环境下种植产量会显著下降, 而在 1993 年种植群体超亲优势则显著下降. 相应的杂交组合 F₂ 衣分的遗传表现在两年中波动则较小. 这一结果与前面方差分析的结果(见表 1)相吻合.

尽管皮棉产量与环境的互作较大, 但是不同组合 F₂ 皮棉产量在不同年份中的互作离差值的表现不完全一致. 在所分析的四个杂交组合中, 其中组合(中 12×徐 184)和(中 12×泗 2)两

个组合 F_2 皮棉产量不仅基因效应的基因型值较高,而且 F_2 皮棉产量在两年中的基因型 \times 环境互作值均较小,这表明这两个 F_2 杂种在不同环境中不受环境因素干扰的平均表现(基因效应的基因型值)较高,而且这两个杂交组合在不同环境中皮棉产量基因型值的稳定性表现也较好.值得一提的是,组合(中 12 \times 徐 184)在两年中的基因型 \times 环境互作值均为正值,表明该组合 F_2 在不同环境下种植皮棉产量有可能超过基因效应的基因型值.

表 2 中基因型 \times 环境互作值大小与杂种优势与环境的互作离差值的大小并不完全一致.其主要原因是,基因型 \times 环境互作值与基因加性 \times 环境互作效应值和显性 \times 环境互作效应值有关,而群体平均优势与环境互作离差值则主要与显性 \times 环境互作效应值有关,群体超亲优势则由 F_1 群体平均优势与环境互作离差值和双亲间互作的相对遗传差异有关.

基因效应的基因掩值或杂种优势度量的是组合在不同环境中的平均表现,但表 2 的结果表明,基因效应的遗传表现并不完全等同于组合在不同环境中的均值.有的组合在不同环境中的平均表现高于基因效应的遗传表现,有的则表现相反.这主要与基因型或杂种优势与环境的互作值有关.

综合表 2 的结果可以进一步了解到,当存在基因型与环境互作时,通过对不同环境下杂种后代基因型和杂种优势的预测,育种工作者不仅可以选育到适合于某一环境的高产强优势的杂交组合,同时也可选育到适合于多种环境种植的稳定性的杂交种.

表 2 四个 F_2 杂交组合皮棉产量和衣分的基因型值和杂种优势及环境互作

Table 2 genotype values and heteroses of genetic effects and genotype by year interactions for lint yield and lint percentage in four F_2 crosses of Upland cotton.

组 合 Cross	基因 型值 G	基因型 \times 环境			基因 效应 H_{PM}	群体平均优势			基因 效应 H_{PB}	群体超亲优势		
		互作 1 GE_1	互作 2 GE_2	平均值 $G+GE$		互作 1 h_{PM1}	互作 2 h_{PM2}	均值 \bar{H}_{PME}		互作 1 h_{PB1}	互作 2 h_{PB2}	均值 \bar{H}_{PBE}
皮棉产量 (kg/hm ²)												
A226 \times 中 13	833.0	-101.1	72.6	818.7	0.20	0.15	0.06	0.31	0.08	0.04	0.06	0.14
A226 \times 4318	650.3	-126.5*	-48.2	593.0	0.14	0.25	-0.12	0.20	0.14	0.21	-0.20*	0.14
中 12 \times 徐 184	1001.1	14.1	51.6	1034.4	0.13	0.11**	0.04	0.21	0.01	-0.02	0.04	0.01
中 12 \times 泗 2	933.9	25.7	-0.45	945.0	0.14*	0.16*	-0.02	0.21*	0.11	0.13*	-0.02	0.16
衣分 (%)												
A226 \times 中 13	39.07	-0.03	0.39	39.25	-0.03*	0.01	0.04	0.05	0.01	-0.02	0.01*	0.01
A226 \times 4318	33.87**	-1.62*	-1.38	32.37	-0.02	0.01	-0.03	-0.23	-0.08**	-0.04	-0.05	-0.12
中 12 \times 徐 184	42.37	0.64	0.87	43.13**	0.00	0.01	-0.01	0.00	-0.01	-0.01	-0.01*	-0.02
中 12 \times 泗 2	40.55	0.43	0.19	40.86**	-0.01	0.02	-0.02*	-0.01	-0.03**	0.01	-0.03**	-0.04

3 讨 论

基因型与环境的互作是一种普遍的生物现象.为了有效地选育高产、稳产的杂交种组合,有必要分析作物农艺性状的各项基因效应与环境的互作表现.采用朱军^[8]和朱军等^[9]提出的方法预测作物杂种后代的基因型值和杂种优势,可以了解杂种后代在多环境中的平均遗传表现.本研究提出了杂种后代在不同环境中的基因型值和杂种优势的预测方法,可用于分析杂交

组合在不同环境中杂种优势的遗传表现,这对于选育适合某些特定环境(例如不同季节或地区)的高产、强优势的杂交组合是有参考价值的。

杂交种在特定环境中的遗传表现(或杂种优势)决定于两项分量:第一项是由基因效应估算的基因型值(或基因型杂种优势),第二项是基因与环境互作效应(或互作杂种优势)。基因型值(或基因型杂种优势)度量了杂种在不同环境中不受环境因素干扰的平均表现。基因与环境互作效应(或互作杂种优势)则度量了随环境因素的变异而波动的互作表现。本研究对陆地棉两个性状的分析表明,杂交组合在不同环境中的稳定性表现并不完全一致。育种工作者根据各杂交组合基因型 \times 环境互作效应值和互作杂种优势的表现,既可选育到适合于不同环境的杂交组合,也可以选育到适合于某一特定环境的高产、强优势组合。

参考文献

- 1 Abou-El-Fittouh H A, J O Rawling, P A Miller. Genotype by environment interactions in cotton-their nature and related environment variables. *Crop Sci.*, 1969, 9: 377-381
- 2 Meredith W R Jr. Yield and fiber-quality potential for second-generation cotton hybrids. *Crop Sci.*, 1990, 30: 1045-1048
- 3 Tang Bing, J N Jenkins, J C McLarty *et al.* F₂ hybrids of host plant germplasm and cotton cultivars: I. Heterosis and combining ability for lint yield and yield components. *Crop Sci.*, 1993, 33: 700-705
- 4 刘录祥, 黄铁城, 刘广田等. 杂种小麦和纯系品种产量及品质性状的稳定性分析. *作物学报*, 1992, 18(1): 38-49
- 5 Matzinger D F, E A Wernsman, H F Ross. Diallel crosses among barley varieties of *Nicotiana tabacum* L. in the F₁ and F₂ generation. *Crop Sci.*, 1971, 11: 275-279
- 6 Madan I A, V G Makhe. Heterosis in relation to combining ability effect and phenotypic stability in sun-flower (*Helianthus annuus*, L.). *The Indian J. Agric. Sci.*, 1993, 63(8): 484-488
- 7 Sain H C. Performance of exotic indigenous crosses for combining ability over environments in opium poppy (*Papaver somniferum*, L.). N. Capsule size and capsule number. *Indian J. Genet.*, 1992, 52(1): 94-99
- 8 朱军. 作物杂种后代基因型值和杂种优势的预测方法. *生物数学学报*, 1993, 8(1): 6-18
- 9 朱军, 季道藩, 许馥华. 作物品种间杂种优势遗传分析的新方法. *遗传学报*, 1993, 20(3): 262-271
- 10 朱军. Mixed model approaches for estimating genetic variances and covariances. *生物数学学报*, 1992, 7(1): 1-11
- 11 Miller R G. The jackknife-a review. *Biomtrika*, 1974, 61: 1-15