

利用 AMMI 模型分析杂交水稻配合力

张征锋¹, 肖本泽²

(¹华中师范大学生命科学学院, 武汉 430079; ²华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070)

摘要:配合力分析在亲本育种潜力评价和品种选育中扮演着重要的作用。本试验对 5 × 4 不完全双列杂交组合产量性状进行了配合力效应分析, 并利用 AMMI 模型对杂交组合中双亲间互作效应(即特殊配合力)进行了深入剖析。结果表明, 利用代表双亲产量特殊配合力效应分值的主成分轴(IPCA)向量可以很好地评价亲本的特殊配合力效应。根据亲本特殊配合力效应分值向量的长度及方向, 可将杂交组合中双亲的互作效应分为 4 种情况: (1) 杂交组合中至少有一个亲本的特殊配合力效应分值向量的坐标点比较靠近坐标原点, 则测配杂交组合中双亲间的互作效应贡献很小, 其杂种优势主要来源于双亲的一般配合力。(2) 杂交组合中双亲特殊配合力效应分值向量的方向大致呈垂直状态, 则测配杂交组合中双亲间的互作效应很小, 其杂种优势也主要来源于双亲的一般配合力。(3) 杂交组合中双亲特殊配合力效应分值向量的长度较长但方向大致相反, 则杂交组合存在很大的负向特殊配合力效应。(4) 杂交组合中双亲特殊配合力效应分值向量的长度均比较大且方向大致相同, 则相应杂交组合的正向特殊配合力效应很高。因此, 若要获得较大的双亲正向互作效应, 则合理选配亲本至关重要; 只有当两亲本特殊配合力效应分值向量的长度均比较大且向量方向较一致时才可以达到较大的正向互作效应。

关键词:配合力; AMMI 模型; 主成分轴; 特殊配合力效应分值

Combining Ability Analysis of Rice Hybrids Using AMMI Model

ZHANG Zheng-feng¹, XIAO Ben-ze²

(¹College of Life Science, Central China Normal University, Wuhan 430079;

²College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070)

Abstract: Analysis of combining ability plays an important role in assessing the breeding potential of parents and cultivation of hybrids. Five females and four males were used as parents to mate hybrids to analyze the combining ability effect, and the AMMI (additive main effects and multiplicative interaction) model was adopted to depose the interaction effect (same as the SCA, i. e. special combining ability) of parents. The results showed that the IPCA (interaction principal component axis) scores from AMMI model can well present the parents potential on the aspect of SCA, and the interaction effect of female and male parents also can be assessed by the inner product of their parents IPCA vectors. According to the length and direction of IPCA vectors, these parents may be classed into four groups: (1) the vector length of at least one parent of hybrid approximates the coordinate origin, implying that the heterosis of hybrid mainly depends on the GCA of parents. (2) the direction of two vectors of hybrid is in the vertical position, meaning that the interaction effect of hybrid approximates zero and performance of hybrid also greatly depends on the GCA of parents. (3) the direction of two vectors with the distant length is in the almost opposite position, implying that two parents have an enormous negative interaction effect. (4) the direction of two vectors with the distant length is in almost same position, implying that two parents have an enormous positive interaction effect. Above all, it is very necessary for developing hybrids with strong heterosis to select appropriate parents having distant length and similar direction of vectors representing the SCA score.

Key words: combining ability; AMMI model; IPCA; SCA score

收稿日期: 2014-04-18 修回日期: 2014-04-28 网络出版日期: 2015-02-06

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20150206.1516.002.html>

基金项目: 国家自然科学基金(30800680, 31000116); 中央高校基本科研业务费专项资金(2012ZYTS045)

第一作者主要从事水稻遗传育种和分子生物学研究。E-mail: zhengfeng@mail.ccnu.edu.cn

通信作者: 肖本泽, 主要从事水稻遗传育种和分子生物学研究。E-mail: benzexiao@mail.hzau.edu.cn

育种材料配合力评价在育种实践中扮演着重要的作用。亲本的配合力高低决定杂种优势的强弱,只有选育出高配合力的亲本,才有可能组配出具有强优势的杂交组合^[1]。配合力(combining ability)可分为一般配合力与特殊配合力。一般配合力指一个亲本与一系列亲本所产生的杂交组合的性状表现中所起作用的平均效应,其主要是由基因加性效应控制,可由亲本传递给子代,所以无论是亲本选育还是杂交组合测配,育种者都非常重视一般配合力的评价。特殊配合力指一个亲本在与另一亲本所产生杂交组合的性状表现中偏离两亲本平均效应的特殊效应,其主要是由基因显性、上位性等效应产生;其遗传机制复杂,且不能固定遗传,但这也是产生杂种优势的内在遗传机制^[2-3]。

加性主效应和乘积交互作用模型(AMMI, additive main effects and multiplicative interaction model)是分析品种与环境互作的有效方法,广泛应用于对作物的丰产性、稳定性及其适应性评价中^[4-11]。该模型不仅能够分析交互作用的显著性,并且能够估计出交互作用的特点及形态,有助于深入建立可解释的生物学模型^[10,12]。传统的配合力分析中,常采用一般配合力效应和特殊配合力方差来评价杂交亲本的育种价值,而特殊配合力则作为评价杂交组合中双亲间互作效应的指标^[1,13-15];显然,对于特殊配合力效应大小一般仅局限于特定的杂交组合,本研究将引入 AMMI 模型对杂交水稻双亲间互作效应即特殊配合力进行深入剖析,为杂交水稻培育提供一定的理论基础。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

母本选用生产上广泛应用的 5 份不育系:广占 63-4S(A1)、C815S(A2)、川农 1A(A3)、金科 1A(A4)、巨风 A(A5);父本选用本课题组新育成的 4 份优良恢复系:R01~R04,其来源和系谱见表 1。

1.2 试验设计

田间试验在华中农业大学水稻实验基地进行,供试材料按 5×4 不完全双列杂交(NC II)设计,完全随机区组排列,3 次重复,每小区种植 3 行,每行 10 株,单本植,株行距 16.7 cm×26.7 cm,按一般生产大田进行管理。成熟时按小区进行收获,经考种得到小区单株平均产量。供试材料各农艺性状的配合力分析参照文献[1]的方法进行,AMMI 模型分析参照文献[4]、[8]进行;所有试验数据分析均采用 Microsoft Excel。

表 1 供试材料名称及其来源

Table 1 Name and origin of tested materials in this study

亲本名称 Parent name	系谱来源 Origin	选育单位 Breeding institution
广占 63-4S	N422S/广占 63	北方杂交水稻研究中心
C815S	F ₆ (安湘 S/献党//02428)/培矮 64S	湖南农业大学
川农 1A	D297A 轮回群体 优良单株/金 23B	四川农业大学
金科 1A	金 23A/F ₃ (冈 46B/金 23B)	武汉金科生物技术有限公司
巨风 A	宜陵 1A/(C414/99)	宜昌市农业科学研究所
R01	MH63/9311	华中农业大学
R02	蜀恢 527/IR24	华中农业大学
R03	宜恢 9 号/MH63	华中农业大学
R04	蜀恢 527/明恢 86	华中农业大学

2 结果与分析

2.1 供试材料的方差和 AMMI 模型联合分析

对 20 个杂交组合(5 个母本和 4 个父本配组得到)的小区单株平均产量的考种数据进行了方差分析,结果表明,除来自区组的效应未达到显著差异外,其他变异来源如父本、母本效应及双亲互作效应的差异均达到极显著水平(表 2)。其中母本、父本和双亲互作效应的平方和分别占总平方和的 33.27%、29.58%、33.22%,而且均方均达到极显著水平($P < 0.01$),可见在杂交组合选育中双亲的一般

表 2 供试材料产量方差和 AMMI 模型联合分析

Table 2 A joint analysis of ANOVA and AMMI model for yield of tested hybrids

变异来源 Source of variation	自由度 df	平方和 SS	均方 MS	F
区组 Block	2	1.479	0.741	0.314
组合 Cross	19	2228.253	117.276	49.674**
母本 Male parent	3	771.630	257.211	108.944**
父本 Female parent	4	686.070	171.516	72.648**
母本×父本 Interaction	12	770.556	64.212	27.198**
第 1 主成分轴 IPCA1	6	589.518	98.253	41.615**
第 2 主成分轴 IPCA2	4	180.033	45.009	19.064**
残差 Residual	2	1.002	0.501	0.212
误差 Error	38	89.715	2.361	
总计 Total	59	2319.447		

配合力效应和双亲间互作效应均对杂交优势发挥着重要作用。为了深入剖析双亲间互作效应情况,采用 AMMI 模型对双亲间互作效应的平方和进行分解(表 3),其中第 1 主成分轴和第 2 主成分轴分别解释了双亲间互作效应平方和的 76.51%、23.36%,两者几乎可以完全解释双亲间互作效应(99.89%),且均方均达到极显著水平($P < 0.01$),所以只需将双亲间互作效应按 2 个主成分轴进行分解。

表 3 亲本及杂交组合的配合力效应分析

Table 3 Combining ability effects of parents and hybrids

特殊配合力 SCA	A1	A2	A3	A4	A5	一般配合力 GCA
R1	-5.879	0.659	0.425	0.655	4.141	3.224
R2	-0.619	-5.437	1.133	5.717	-0.794	-3.742
R3	0.975	-1.177	0.307	1.380	-1.486	-2.997
R4	5.523	5.955	-1.865	-7.752	-1.861	3.515
一般配合力 GCA	-5.824	-1.081	3.068	4.412	-0.575	

2.2 配合力效应和主成分 IPCA 分析

由 5 个不育系和 4 个恢复系配组而成的 20 个杂交组合的配合力效应分析见表 3。在不育系中, A3(川农 1A)和 A4(金科 1A)的单株产量一般配合力较高,分别为 3.068、4.412;在恢复系中, R1、R4 的单株产量一般配合力较高,分别为 3.224、3.515;但由这些单株产量一般配合力较高的亲本间所配的组合 A3R1、A3R4、A4R1 和 A4R4 的产量特殊配合力并不高,分别为 0.425、-1.865、0.655 和 -7.752。从表 3 可知产量特殊配合力最高的组合分别为 5.955(A2R4)、5.717(A4R2)和 5.523(A1R4),其中 A2R4 是由产量一般配合力高的 R4 和一般配合力低的 A2 所组配, A4R2 是由产量一般配合力高的 A4 和一般配合力低的 R2 所组配, A1R4 是由产量一般配合力高的 R4 和一般配合力低的 A1 所组配。以上结果表明,均具有较高一般配合力的双亲所配出的杂交组合其特殊配合力并不一定高,所以在进行杂交品种选育过程中必须同时注重亲本一般配合力和双亲间特殊配合力,这样才有可能选育出强优势的杂交组合品种^[2,13-16]。

为了深入剖析杂交组合双亲间互作作用即特殊配合力效应,利用 AMMI 模型将特殊配合力效应进行主成分值分解,每个亲本的特殊配合力效应分值可以通过一个二维向量进行衡量(表 4),则杂交组

合的特殊配合力效应(即双亲互作效应)可以通过相应父、母本向量的内积(两向量内积为两向量的模长乘积再乘以两向量间夹角的余弦,即 $|A| \cdot |B| \cdot \cos\theta$)来表示。如杂交组合 A1R1 的特殊配合力效应可由相应的 2 个主成分乘积和 $IPCA1_{(A1)} \times IPCA1_{(R1)} + IPCA2_{(A1)} \times IPCA2_{(R1)} = 1.653 \times (-0.894) + 1.902 \times (-2.316) = -5.884$ 表示(表 4),这与表 3 中 A1R1 的特殊配合力效应值 -5.879 非常接近;同理,杂交组合 A1R4 的特殊配合力效应可由 $IPCA1_{(A1)} \times IPCA1_{(R4)} + IPCA2_{(A1)} \times IPCA2_{(R4)} = 1.653 \times 3.076 + 1.902 \times 0.200 = 5.467$ 表示,这与其特殊配合力效应值 5.523 非常接近。以上结果表明,通过 AMMI 模型分析后对各亲本赋予相应的特殊配合力效应分值(由 n 维向量表示,本例中为二维向量)能很好地代表亲本材料在特殊配合力效应上的表现;杂交组合的特殊配合力效应可由相应双亲的 n 维向量内积来度量。

表 4 亲本在显著交互效应主成分轴上的得分

Table 4 The scores of significant IPCA axes for hybrid parents

亲本 Parents	第 1 主成分轴 IPCA1	第 2 主成分轴 IPCA2
R1	-0.894	-2.316
R2	-1.920	1.285
R3	-0.263	0.831
R4	3.076	0.200
A1	1.653	1.902
A2	2.032	-1.071
A3	-0.597	0.046
A4	-2.552	0.700
A5	-0.536	-1.577

为了更加直观地说明父母本间互作效应,采用 AMMI 2 双标图(横轴对应于表 4 中各亲本的 IPCA1 值,而纵轴则对应于相应的 IPCA2 值)可以对各亲本的特殊配合力效应分值进行标示。图 1 中坐标原点 O 与代表各亲本坐标点的连线即为代表该亲本特殊配合力效应分值的向量(如 O 与 A1 点的连线即为亲本 A1 特殊配合力效应分值向量,其方向是从 O 至 A1 点),根据图 1 中各亲本特殊配合力效应分值的向量模(即向量的长度)及方向,可将供试杂交组合分为 4 类。

(1) 杂交组合中至少有一个亲本的特殊配合力效应分值向量的坐标点比较靠近坐标原点(即向量

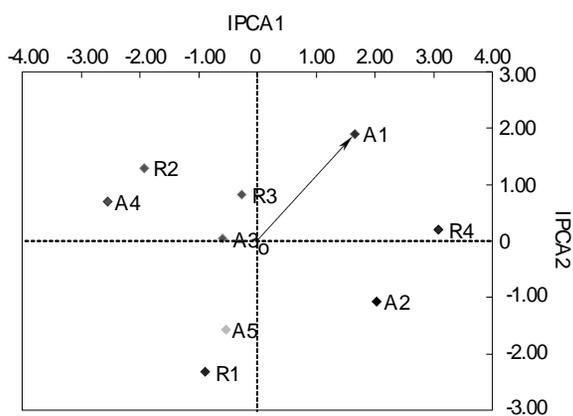


图 1 AMMI 2 模型的双标图

Fig. 1 The biplot for the AMMI 2 model

长度接近 0), 如亲本 A3、R3 组配的杂交组合 A3R1、A3R2、A3R3、A1R3 等其双亲间的特殊配合力效应必定在 0 附近, 这可以从表 3 中数据得到验证: 供试杂交组合的特殊配合力效应介于 $-7.752 \sim 5.955$ 之间, 而由亲本 A3、R3 所测配的杂交组合其特殊配合力效应介于 $-1.865 \sim 1.380$ 之间, 其中尤以向量长度最小的 2 个亲本 A3、R3 所配组合 A3R3 (0.307) 为甚(表 3)。对于这些类似 A3、R3 的亲本材料, 其测配得到的杂交组合其产量优势主要来源于双亲的一般配合力, 而双亲间的互作效应(即特殊配合力)贡献很小。

(2) 杂交组合中代表双亲特殊配合力效应分值的 2 个向量方向大致呈垂直状态如 A1 和 R2、A2 和 R1、A3 和 R1 等, 尽管 2 个向量的长度较大, 但因为向量方向大致垂直, 则根据向量内积定义可知这些向量间的内积为绝对值接近 0, 即相应杂交组合的特殊配合力效应值在 0 附近, 这与表 3 中杂交组合 A1R2、A2R1、A3R1 的特殊配合力效应(-0.619 、 0.659 、 0.425)均在 0 附近很好地吻合。

(3) 杂交组合中代表双亲特殊配合力效应分值的 2 个向量中一个向量的方向位于另一向量方向的反向延长线附近, 如 A4 和 R4、A1 和 R1 等, 则 2 个向量的内积应该是绝对值很大的负数, 即相应杂交组合的双亲间存在很大的负向互作效应或特殊配合力, 这也可以通过表 3 的数据进行验证: 杂交组合 A4R4、A1R1 特殊配合力效应分别为 -7.752 、 -5.879 , 这分别排在负向效应的第 1、2 位。

(4) 杂交组合中代表双亲特殊配合力效应分值的 2 个向量, 其长度均比较大且方向大致相同, 如 A2 和 R4、A4 和 R2、A1 和 R4、A5 和 R1 等(图 1), 则这些向量间的内积为绝对值很大的正数, 即相应

杂交组合的特殊配合力效应很高: 杂交组合 A2R4、A4R2、A1R4、A5R1 特殊配合力效应分别为 5.955、5.717、5.523、4.141, 这分别排在正向效应的第 1、2、3、4 位(表 3)。因此, 若要获得较大的双亲正向互作效应, 则合理选配亲本至关重要; 只有当两亲本特殊配合力效应分值的模均比较大且向量方向较一致时才可以达到较大的正向互作效应。

由此可见, 利用 AMMI 模型可以将杂交组合特殊配合力效应分解为相应双亲的特殊配合力效应分值的向量, 这不同于以往传统配合力分析中的一维数据(如一般配合力效应、特殊配合力变异方差); 利用这些代表父母本特殊配合力效应分值的向量就可以进行双亲间互作效应(即杂交组合特殊配合力效应)的估算, 其结果与利用传统配合力分析结果(表 3)非常吻合。这样, 对于亲本材料的配合力效应的评价, 不仅可以从传统的一般配合力效应、特殊配合力方差进行评价^[1,13,15], 同时也可以通过特殊配合力效应分值指标进行评价; 对于特定的杂交组合则不仅可以通过传统的特殊配合力, 也可以通过代表双亲特殊配合力效应分值的向量的内积来衡量。

3 讨论

AMMI 模型成功地将方差分析和主成分分析结合在一起, 通过从加性模型的互作项中进一步分离出若干个乘积项之和并进一步提高了估计的准确性, 并借助 AMMI2 双标图直观而定量地对基因型与环境互作及品种稳定性差异评价提供了一条方便的途径^[4,9,10-11,17]。目前, 利用该模型进行杂交组合父母本间(基因型与基因型间)互作效应(即特殊配合力效应)分析的报道很少, 该模型可以将特殊配合力剖分成分别来自于母本和父本的 2 组可乘向量, 能更清楚地理解特殊配合力产生的实质^[2]。

本研究中, 根据方差和 AMMI 模型联合分析将父母间互作效应分解成能分别代表父母本特殊配合力效应分值的二维向量(表 4 和图 1); 反之亦然, 通过双亲的特殊配合力效应分值二维向量的内积也能很好地估算出相应杂交组合的特殊配合力(即父母本基因型与基因型间的互作效应)。显然, 相比于常规的线性回归模型, 非线性 AMMI 模型更能有效地拟合生物界各种复杂的互作效应^[6,10-11,17-18]; 但 AMMI 模型也有需待改进的地方, 如对于互作效应双方均赋予相同权重的主成分特征值 IPCA, 这应该根据互作双方对该性状的贡献率赋予相应的权重,

以期更好地解释各种错综复杂的互作关系^[17-19]。

杂交水稻品种的选育实质就是配合力育种,即利用双亲各自一般配合力效应和双亲间特殊配合力效应^[2-3]。通过广泛的测配,不仅可以了解亲本材料传统的配合力情况,包括一般配合力效应、特殊配合力方差^[1,13-15,20-21];也可以利用 AMMI 模型了解亲本的特殊配合力效应分值,这将为合理选择亲本进行杂交组合选育提供一定的理论基础。

参考文献

- [1] 莫惠栋. $p \times q$ 交配模式的配合力分析[J]. 江苏农学院学报, 1982, 3(3): 51-57
- [2] 蒋开锋, 郑家奎, 赵甘霖, 等. 基于 AMMI 模型的 NC II 交配设计试验的配合力分析[J]. 作物学报, 2000, 26(6): 959-962
- [3] 孔繁玲. 植物数量遗传学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2006
- [4] Gauch H G. Model selection and validation for yield trials with interaction[J]. Biometrics, 1988, 44: 705-715
- [5] Gauch H G, Zobel R W. Predictive and postdictive success of statistical analyses of yield trials[J]. Theor Appl Genet, 1988, 76(1): 1-10
- [6] Nachit M M, Nachit G, Ketata H, et al. Use of AMMI and linear regression models to analyze genotype-environment interaction in durum wheat[J]. Theor Appl Genet, 1992, 83(5): 597-601
- [7] 王磊, 杨仕华, 谢芙贤, 等. AMMI 模型及其在作物区试数据分析中的应用[J]. 应用基础与工程科学学报, 1997, 5(1): 39-46
- [8] 张泽, 鲁成, 向仲怀. 基于 AMMI 模型的品种稳定性分析[J]. 作物学报, 1998, 24(3): 304-309
- [9] 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[J]. 作物学报, 2004, 30(6): 593-596
- [10] 何代元, 胡宁, 马兆锦, 等. AMMI 模型在玉米区域试验中的应用[J]. 玉米科学, 2009, 17(4): 144-147
- [11] 黄平俊, 易建华, 蒲文宣, 等. 应用 AMMI 模型分析烤烟品种的产量适宜性[J]. 中国农学通报, 2013, 29(4): 168-172
- [12] Gauch H G, Zobel R W. Accuracy and selection success in yield trial analyses[J]. Theor Appl Genet, 1989, 77(4): 473-481
- [13] 伍箴勇, 李春海, 牟同敏. 两系杂交水稻配合力分析[J]. 中国水稻科学, 2007, 21(6): 612-618
- [14] 王昌贵, 赵鹏珂, 冯小磊, 等. 3 个旱稻品种杂交配合力及其应用分析[J]. 中国农业大学学报, 2010, 15(6): 1-5
- [15] 肖本泽, 张征锋, 何亮, 等. 抗除草剂杂交水稻亲本的配合力分析[J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(4): 562-570
- [16] 戴正元, 李爱宏, 刘广青, 等. 几个优良水稻亲本品质性状的配合力和杂种优势分析[J]. 植物遗传资源学报, 2006, 7(2): 234-238
- [17] 常磊, 柴守玺. AMMI 模型在旱地春小麦稳定性分析中的应用[J]. 生态学报, 2006, 26(11): 3677-3684
- [18] 吴为人. 对基于 AMMI 模型的品种稳定性分析方法的一点改进[J]. 遗传, 2000, 22(1): 1-32
- [19] 胡希远, 尤海磊, 宋喜芳, 等. 作物品种稳定性分析不同模型比较[J]. 麦类作物学报, 2009, 29(1): 110-117
- [20] 罗龙, 陶永宏, 韦永贵, 等. 云南香型软米水稻资源农艺性状遗传效应研究[J]. 植物遗传资源学报, 2012, 13(6): 992-996
- [21] 黄永相, 郭建夫, 王慧, 等. 华南杂交稻亲本间产量配合力评价与分子标记鉴定[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(3): 530-536