

用双标图分析油菜双列杂交试验

尚 毅 李少钦 李殿荣 田建华

(陕西省杂交油菜研究中心, 陕西大荔 715105)

摘 要: 用 GGE 双标图法对甘蓝型油菜 5×4 双列杂交试验进行分析, 结果显示: (1) GCA 较高的亲本为不育系 S_2 、 S_3 和恢复系 R_2 、 R_3 , 而 SCA 较高的亲本是恢复系 S_3 、 S_1 和恢复系 R_2 、 R_4 , 不育系 S_3 和恢复系 R_2 是区分能力和代表性最好的亲本, SCA 较高的组合为 $S_4 \times R_4$ 、 $S_3 \times R_1$ 、 $S_3 \times R_2$ 、 $S_3 \times R_3$ 和 $S_1 \times R_3$; (2) 对不育系而言, 单株角果数和角粒数的 GCA 与产量 GCA 呈正相关, 株高、千粒重和有效分枝部位的 GCA 与产量 GCA 呈负相关。对恢复系而言, 单株角果数、主花序角果数、一次分枝数、主花序长度和株高等性状的 GCA 与产量 GCA 呈正相关, 呈负相关的有千粒重和有效分枝部位。对于杂交种而言, 与产量呈正相关的性状为单株角果数和角粒数, 呈负相关的为千粒重和有效分枝部位。表明好的不育系和恢复系虽然具有不同的特点, 但相同之处均为单株角果数较多, 千粒重较小和有效分枝部位较低。同时, 在亲本选配中应注意优势性互补。

关键词: GGE 双标图; 油菜; 双列杂交; 配合力

中图分类号: S565

GGE Biplot Analysis of Diallel Cross of *B. napus* L.

SHANG Yi, LI Shao-Qin, LI Dian-Rong and TIAN Jian-Hua

(Hybrid Rapeseed Research Center of Shaanxi Province, Dali 715105, Shaanxi, China)

Abstract: This paper reports analysis of a 5×4 diallel cross of *B. napus* L. using GGE biplot. The following patterns were visualized from the biplots. (1) Male sterile lines S_2 and S_3 had high general combining ability (GCA), and S_3 and S_1 had high specific combining ability (SCA). Restorer lines R_2 and R_3 had high GCA, while R_2 and R_4 had high SCA. The male sterile lines S_3 and the restorer R_2 were the best parents in terms of both discriminating ability and representativeness. The combinations with high SCA included $S_4 \times R_4$, $S_3 \times R_1$, $S_3 \times R_2$, $S_3 \times R_3$ and $S_1 \times R_3$. (2) Across the sterile lines, the GCA of pods per plant and seeds per pod was positively correlated with the GCA of yield, and the GCA of plant height, 1000-seed weight, and effective branch height was negatively correlated with the GCA of yield. Across the restorer lines, the GCA of pods per plant, pods of main raceme, primary branches, length of main raceme, and plant height were positively correlated with the GCA of yield, whereas 1000-seed weight and effective branch height were negatively correlated with the GCA of yield. Across the hybrids, pods per plant and seeds per pod were positively correlated with yield, while 1000-seed weight and effective branch height were negatively correlated with yield. These results suggest that although good male sterile lines and the restorer lines have different characteristics, more pods per plant, smaller 1000-seed weight, and lower effective branch height are desirable for the both. The trait profiles should be complementary between parents to generate superior hybrids.

Key words: GGE biplot; *B. napus* L.; Diallel cross; Combining ability

油菜是我国的主要油料作物, 近年种植面积已超过 710 万 hm^2 ^[1], 居世界首位。在油菜杂交优势的

利用上, 我国也走在了世界前列, 目前优质杂交油菜的播种面积占油菜总播种面积的 50% 左右。在杂

基金项目: 陕西省科技厅农业攻关项目(油菜新品种选育)(2001K01-G4-01)资助。

作者简介: 尚毅(1975-), 男, 汉族, 陕西武功人, 助理研究员, 硕士, 主要从事油菜育种分析工作。E-mail: sh.yi@tom.com, Tel: 0913-3641033。

Received(收稿日期): 2004-12-03; Accepted(接受日期): 2005-04-12.

交油菜强优势组合的选育中,不育系的育性稳定性、恢复系的可恢复性及两者配合力的高低,均很大程度地影响所配组合的杂种优势。探讨杂交油菜亲本农艺性状配合力表现及其遗传规律,对于进一步选配强优势组合具有重要意义。

双列杂交试验是研究亲本配合力的重要方法,传统的分析是用 Griffing^[2]的方法,把双列数据的总变异分解为亲本的一般配合力(GCA)和组合的特殊配合力(SCA)。

Gabriel^[3]提出双标图概念,以图谱的形式显示二维矩阵(由一个两行矩阵乘以一个两列矩阵),这一概念的重要性在于如果一个双向数据表可以由一个两维矩阵表示,那么这个双向数据表就可以用图谱的形式来显示和研究。基于此理论,Yan^[4-6]在研究小麦区域试验中提出了用 GGE 双标图方法,以图谱的方式分析双列杂交数据,在 GGE 双标图中,强调仅显示基因主效应(G)和基因×环境互作效应(GE),Yan^[7]还提出平均指标坐标(average tester coordinate, ATC)法,使 GGE 双标图更容易、更全面地显示双向数据表中的信息结果。从而使 GGE 双标图方法广泛地应用于,如基因环境互作、寄主-病原菌关系、双列杂交等^[8-13]双向数据的研究。本文采用 GGE 双标图方法对甘蓝型油菜的双列试验进行分析,并通过与产量有关的 11 个农艺性状的分析,进一步全面理解和评价亲本,尤其用双标图显示和研究了杂交组合的 SCA。

1 材料与方法

1.1 材料

用 5 个甘蓝型油菜双低(低硫苷、低芥酸)细胞质雄性不育系(S_1 、 S_2 、 S_3 、 S_4 和 S_5)为母本,4 个双低恢复系(R_1 、 R_2 、 R_3 和 R_4)为父本,按 5×4 NC II 设计配成 20 个杂交组合。

1.2 方法

试验材料于 2002 年秋种植,随机区组排列,3 次重复,3 行区,行长 2.8 cm,行株距 0.4 m×0.17 m。试验管理同一般大田。成熟时计产并在每小区取中间行 5 株进行考种,考种的农艺性状包括:株高、有效分枝部位、主花序长度、主花序角果数、一次分枝数、一次分枝角果数、二次分枝角果数、角粒数共 8 个性状,籽粒风干后称千粒重,单株角果数和单株产量按下式计算:

单株角果数 = 主花序角果数 + 一次分枝角果数 + 二次分枝角果数

单株产量 = 单株角果数 × 角粒数 × 千粒重

数据分析使用 GGE 双标图软件^[7]。首先,对双列杂交数据进行指标中心化,在经过主成分分析和特征值的分配后,即可用前 2 个主成分值将父本和母本置于一个平面图上,形成 GGE 双标图。在双列杂交数据计算中,父本和母本互为试样(entry)和指标(tester)。

2 结果与分析

2.1 亲本的 GCA 和 SCA

本试验中,母本主效应(effect)、父本主效应和互作效应分别占亲本总效应值的 29.62%、41.76% 和 28.62%,表明杂交组合的产量主要由亲本的主效应决定,其中父本效应最大。图 1-a 显示了母本的 GCA,双标图中共显示了 94% 的产量总变异。在双标图分析中,对亲本 GCA 的定义为各亲本在 ATC* 水平轴上的投影,箭头所示方向为正,即各个亲本在 ATC 水平轴上的投影点越靠右,其 GCA 越大。如图 1-a 所示,不育系 S_2 的 GCA 最大,不育系 S_4 的 GCA 最小,其顺序为 $S_2 > S_3 > S_1 > S_5 > S_4$,在 ATC 纵轴右边的亲本,其 GCA 大于平均值,而在 ATC 纵轴左边的亲本,仅有不育系 S_4 其 GCA 小于平均值。在双标图分析中,亲本的 SCA 定义为各亲本在 ATC 纵轴上的投影,即各母本到 ATC 横轴上垂线的长短显示其 SCA 的大小。如图 1-a 所示,不育系 S_3 和 S_1 的 SCA 效应值最大,不育系 S_2 和 S_4 的 SCA 效应值最小,所以从 GCA 和 SCA 来看,不育系 S_1 、 S_2 、 S_3 是配合力较高的 3 个母本。

父本的 GCA 和 SCA 如图 1-b 所示,恢复系 R_2 的 GCA 最高, R_1 的 GCA 最小,4 个恢复系的 GCA 顺序为 $R_2 > R_3 > R_4 > R_1$,SCA 顺序为 $R_1 > R_4 > R_3 > R_2$,因而 R_2 的配合力最强, R_3 和 R_4 次之(R_3 的 GCA $> R_4$,但其 SCA $< R_4$)。

2.2 亲本的最佳配合

用多边形方法,把图 1-a 中距原点最远的母本(试样)标志点用直线连接起来,就会形成一个多边形,把其他母本都囊括在内,然后过原点作各边的垂

* 注:平均指标的 PC_1 和 PC_2 得分分别等于所有指标的 PC_1 和 PC_2 的平均得分,过原点和平均指标的直线构成 ATC 的横轴,通过原点垂直于 ATC 横轴的直线就是 ATC 的纵轴 Yan(2001)^[7]。

线,将把整个双标图分成若干个扇形区域,每个父本(指标)标志点自然落于某个区中,每一区的顶角的母本(试样)就是对落在这一区中所有父本(指标)表现最好的亲本^[6],如图2-a所示,不育系 S_2 是恢复系 R_2 和 R_3 的最佳组配亲本。位于另2个顶角位置的

不育系 S_3 和 S_1 分别是恢复系 R_1 和 R_4 的最佳组配亲本,由于没有一个恢复系落在不育系 S_4 所在的区中,所以 S_4 不是任何一个恢复系的最佳组配亲本,不育系 S_5 不在任何一个顶角位置,因而它不是任何一个恢复系的最佳或最差组配亲本。

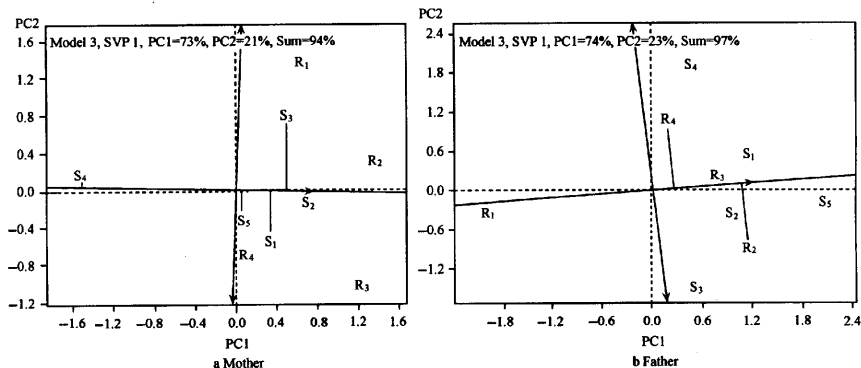


图1 亲本的一般配合力和特殊配合力

Fig.1 GCA and SCA of parents

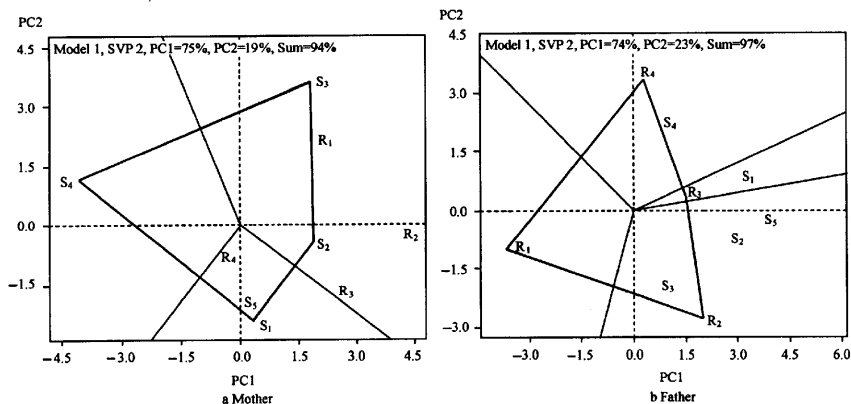


图2 亲本的最佳组合

Fig.2 Best partner of parents

同理将图1-b转换成图2-b的形式,可显示父本的最佳组配, R_2 是 S_3 、 S_2 、 S_5 的最佳组配亲本, R_3 是 S_1 的最佳组配亲本, R_4 是 S_4 的最佳组配亲本, R_1 不是任何一个不育系的最佳组配亲本。

上面的分析中,图2-a和图2-b,分别包含母本的主效应(GCA)和父本的主效应(GCA),因而并没有显示各特定组合的SCA。为了弥补这一点,对原始数据进行双向中心化,同时去掉母本和父本的主

效应,形成图3所示的双标图,即充分显示了各组合的SCA,而SCA高的组合分别是 $S_4 \times R_4$ 、 $S_3 \times R_1$ 、 $S_2 \times R_2$ 、 $S_3 \times R_3$ 和 $S_1 \times R_3$ 。根据双标图的内积特性,SCA较高的组合还有 $S_4 \times R_1$ 、 $S_3 \times R_2$ 和 $S_5 \times R_2$ 。

2.3 亲本的区分能力和代表性

对亲本的全面评价应集中在2个方面,一方面亲本的GCA和SCA是选配优势组合很重要的2个指标;另一方面是亲本的区分能力和代表性,用这些鉴

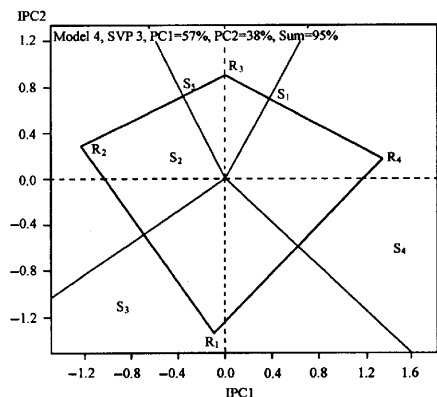


图3 各组合的 SCA
Fig.3 SCA of combinations

别能力强和很有代表性的亲本能更准确地反应测配亲本的表现,减少大量的测配工作。图4-a显示母本的区分能力和代表性,ATC横轴上的小圆圈(定义其向量长度为各亲本中最大的向量长度)代表一个理想的亲本,其区分能力最强,代表性也最好,各母本与理想亲本间的距离越小,其区分能力和代表性越好^[7],不育系 S_3 距离理想亲本最近,其次是 S_1 和 S_2 。从图4-b可以看出,恢复系 R_2 的区分能力和代表性最好。

2.4 亲本农艺性状的配合力及其关系

在亲本-性状双标图中,各性状为亲本的 GCA 效应值,因而反映了各性状的遗传关系。各性状间

的相关性用其夹角反映,其夹角的余弦值等于其相关系数^[6]。如图5-a所示,母本性状中与产量呈正相关的首先是单株产量(单株产量是用考种结果计算的,是理论产量,表明本试验考种结果与实际产量比较吻合),其次为单株角果数和角粒数;呈负相关的是株高、千粒重和有效分枝部位。因而在母本的选中,应选择单株角果数和角粒数的 GCA 较高,而株高、千粒重和有效分枝部位的 GCA 较低的不育系,一次分枝数与产量几乎成直角表明在母本的选配中,可以不考虑一次分枝数。千粒重是构成产量的三要素之一,但它与产量呈显著负相关,从图5-a中可以看到,千粒重与角粒数几乎成180°夹角,表明在这套不育系中,千粒重较大,已制约角粒数的增高,从而与产量成负相关,图5-a中还显示单株角果数与一次分枝角果数相关紧密,而与主花序角果数成负相关,表明母本单株角果数的 GCA 主要由一次分枝角果数的 GCA 决定。在图5-a中,可以查看任意性状的 GCA,方法是作原点与某性状标志点的连线,各亲本在连线上的投影就表示出此性状的 GCA,如图5-a所示各不育系的角粒数的 GCA 顺序为 $S_1 > S_3 > S_2 > S_4$ 。由于双标图同时显示亲本和各性状的 GCA,所以很容易对任意2个母本进行比较,如对不育系 S_1 和 S_2 进行比较,过原点作 S_1 与 S_2 标志点连线的垂线,将双标图一分为二,每一母本在其同侧的各性状中表现较好;反之较差^[5],不育系 S_2 的产量、单株角果数等性状的 GCA 优于不育系 S_1 ,但 S_1 的角粒数、主花序长度、主花序角果数等性状的 GCA 优于不育系 S_2 。

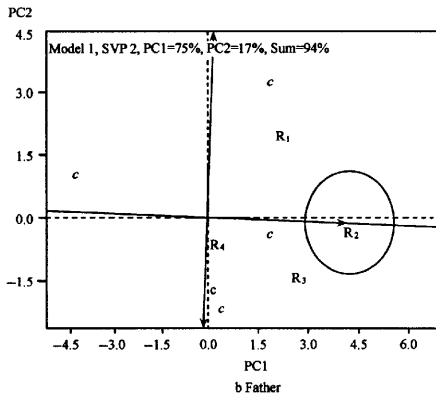
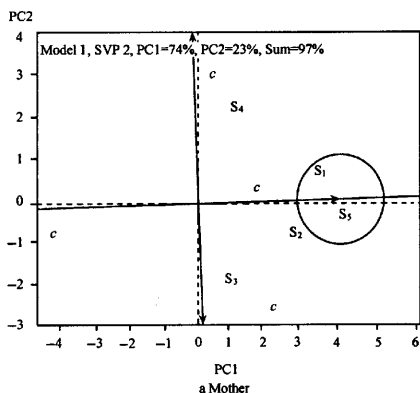


图4 亲本的区分能力和代表性
Fig.4 The discriminating ability and representativeness of parents

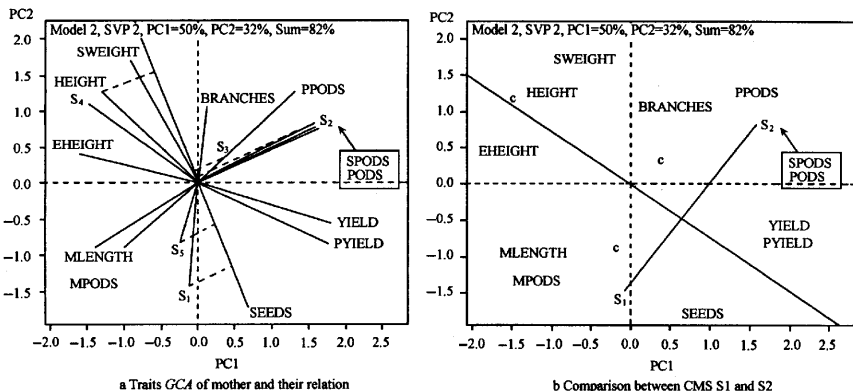


图5 母本-性状双标图

Fig.5 Mother-traits biplot

各性状的代号为: YIELD = 产量; PYIELD = 单株产量; PODS = 单株角果数; HEIGHT = 株高; EHEIGHT = 有效分枝部位;

MLENGTH = 主花序长度; MPODS = 主花序角果数; BRANCHES = 一次分枝数; PPODS = 一次分枝角果数;

SPODS = 二次分枝角果数; SEEDS = 角粒数; SWEIGHT = 千粒重。

Codes of the traits are: YIELD = yield; PYIELD = yield per plant; PODS = pods per plant; HEIGHT = plant height;

EHEIGHT = effective branch height; MLENGTH = length of main raceme; MPODS = pods of main raceme; BRANCHES = primary branches;

PPODS = pods of primary branches; SPODS = pods of 2nd branches; SEEDS = seeds per pod; SWEIGHT = 1000-seed weight.

父本各性状配合力的关系如图 6-a 所示, 父本性状中与产量呈正相关的有单株角果数、一次分枝数、一次分枝角果数、主花序长度、主花序角果数和株高等, 呈负相关的有千粒重和有效分枝部位等。各父本的比较如图 6-b 所示(用多边形方法, 可显示

各恢复系的优势性状), R_2 是最好的一个恢复系, 它占有了所有与产量呈正相关的性状, R_3 的角粒数 GCA 最高, 而 R_4 的千粒重和二次分枝角果数的 GCA 最高。通过对图 5-a 和图 6-a 的比较表明, 在亲本的选配中, 应注意优势性状的互补。

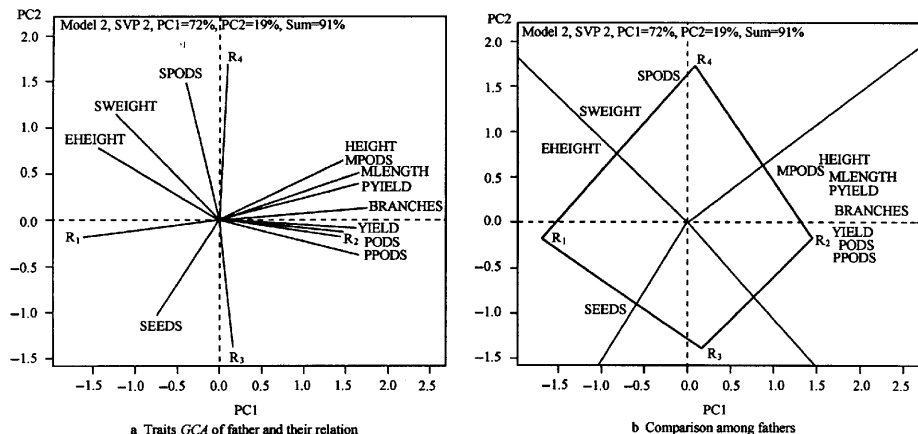


图6 父本-性状双标图

Fig.6 Father-traits biplot

各性状代号同图 5。Codes of the traits are the same as Fig.5.

2.5 各杂交种的农艺性状及其关系

各杂交种及其性状的关系如图7所示。双标图仅显示61%的总变异,表明各杂交种及其性状的关系较复杂,图中还显示各性状的表型关系,与产量呈正相关的是单株角果数和角粒数等性状,而千粒重与产量呈负相关,这点在母本和父本配合力效应双标图中也显示出来,表明在这套亲本中,千粒重大影响产量3因素的协调。在以后的亲本选配中,要注意单株角果数和角粒数。在其他性状中,一次分枝数与产量呈正相关,而有效分枝部位与产量呈极显著负相关。从图中可以查看各杂交种在某一性状上的表现,垂直于产量向量的一组平行线可以帮助比较各杂交种,各杂交种在产量上的表现为 $S_2 : r_2 > S_3 : r_2 \approx S_1 : r_3 > S_2 : r_3 > S_3 : r_3 > S_1 : r_2$ 等等。

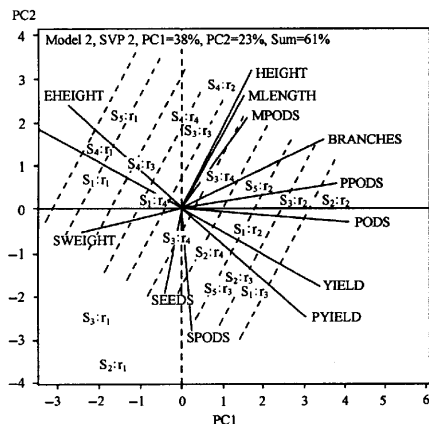


图7 杂交种各性状及其关系

Fig.7 Traits of hybrids and their relations

各性状代号同图5。Codes of the traits are the same as Fig.5.

3 讨论

与传统的方法相比,双标图法有2个优点,第一,它以图谱的形式显示了原始数据,极大地提高了我们对数据的理解能力;第二,双标图具有更多的解释。当传统的双列杂交分析方法描述杂交组合的表型现象时,双标图方法通过对双亲的理解,解释杂交组合的表型变异,而对性状关系的显示,可以促进对亲本系统的理解,也可以鉴定那些对目标性状进行间接选择的性状和多余测量的性状,同时还显示单个亲本的优缺点,这对亲本的评价和组合的选配很重要,它可以帮助研究者在以后的研究中集中少量

亲本和组合^[4],以减少工作量。

本文用双标图的方法显示了杂交组合的SCA,以图谱的形式显示了SCA最高的亲本组合,可以帮助对亲本SCA的理解和对杂交组合变异的解释。

双标图可全面评价亲本,不但显示了亲本的GCA和SCA,同时还可以将二者结合起来对亲本排序,而且显示了亲本的鉴别能力和代表性,如图4-a所示,不育系 S_3 的区分能力和代表性最好,这在传统的分析中是很难发现的。

致谢:感谢严威凯(Yan W K)博士免费赠送GGE双标图分析软件,及对手稿的审阅,并提出了宝贵的修改意见。

References

- [1] Ministry of Agriculture of PRC(中华人民共和国农业部). 2003 All PRC Agric Statistical Summary. <http://www.agri.gov.cn/sj/nongyety.htm>(农业信息网)
- [2] Griffing B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust J Biol Sci*, 1956, 9: 463-493
- [3] Gabriel K R. The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. *Biometrika*, 1971, 58: 453-467
- [4] Yan W K, Hunt L A. Biplot analysis of Diallel Data. *Crop Sci*, 2002, 42: 21-30
- [5] Yan W K. Methodology of cultivar evaluation based on yield trial data with special reference to winter wheat in Ontario. PhD Thesis, University of Guelph, Guelph, Ontario, Canada, 1999
- [6] Yan W K, Hunt L A, Sheng Q, Salavnick Z. Cultivar evaluation and mega-environment investigation based on the GGE biplot. *Crop Sci*, 2000, 40: 597-605
- [7] Yan W K. GGE biplot-A windows application for graphical analysis of multi-environment trial data and other types of two-way data. *Agron J*, 2001, 93: 1111-1118
- [8] Yan W-K(严威凯), Sheng Q-L(盛庆来), Hu Y-C(胡跃高), Hunt L A. GGE biplot - an ideal tool for studying genotype by environment interaction of regional yield trial data. *Acta Agron Sin*(作物学报), 2001, 27(1): 21-28(in Chinese with English abstract)
- [9] Yan W K, Rajcan I. Biplot analysis of test sites and trait relations of soybean in Ontario. *Crop Sci*, 2002, 42: 11-20
- [10] Yan W K, Falk D E. Biplot analysis of host-by-pathogen data. *Plant Dis*, 2002, 83: 1396-1401
- [11] Lee S J, Yan W K, Ahn J K, Chung I M. Effects of year, site, genotype and their interactions on various soybean isoflavones. *Field Crops Res*, 2002, 4150: 1-12
- [12] Ma B L, Yan W K, Dwyer L M, Reid J F, Voldeng H D, Dion Y, Naas H. Graphic analysis of genotype, environment, nitrogen fertilizer, and their interactions on spring wheat yield. *Agron J*, 2004, 96: 169-180
- [13] Zhang Y(张勇), He Z-H(何中虎), Zhang A-M(张爱民). GGE biplot for studying paste property of Chinese spring wheat. *Acta Agron Sin*(作物学报), 2003, 29(2): 245-251(in Chinese with English abstract)