

基因型與環境交感效應之迴歸分析的擴充 —共點模式¹

呂秀英²

摘要 共點模式在各試因均為逢機樣本之前提下，可對同一族羣其他未受試基因型在未受試環境下的反應表現進行預測。該模式係以共點之觀念引入評價適應性的迴歸模式中，而將交感成分同時隨基因型效應及環境效應作迴歸分析。其共點介量的預測效果與生物學上之解釋，在本文中均予詳加探討。

最後，並配之以 *Arabidopsis thaliana* 植物鮮重資料作為實例分析，以說明共點模式在基因型與環境交感效應之研究上的應用價值

基因型與環境 ($G \times E$) 交感效應之存在使育種家面臨兩大問題：(1) 如何培育及選出適應範圍或對某些特定環境區具有良好適應性的基因型；(2) 擇取出適合選拔計劃之環境條件的最佳區域以評估參試材料的適應能力。因之，常用的迴歸分析法亦就該兩種不同的需求，而發展出不同型式的迴歸模式。其將交感成分隨環境值作迴歸 (Finlay and Wilkinson 1963; Eberhart and Russell 1966; Perkins and Jinks 1968a, b)，或隨基因型值作迴歸 (Wricke 1971; Wright 1971; Utz 1972; Moav and Wohlfarth 1974)。而其中以前者之迴歸分析模式，使用最為頻繁。

在許多不同試驗材料之研究中常發現，將交感成分隨環境值作迴歸所估得的穩定性係數與表型平均值之間存在有正相關關係，因此，在育種上往往很難選到一個既穩定且高產的理想穩定品種。據 Wright (1971, 1976) 描述此種相關的情況，係在 Finlay-Wilkinson 分析類型下所有迴歸線通過一共點 (concurrent point)，即 Mandel (1961, 1969) 及 Eagles *et al.* (1977) 所指出的這些迴歸直線具有收斂性 (convergence)。換言之， $G \times E$ 交感效應不僅可對環境指標 (E) 作迴歸，且與基因型效應 (G) 間呈直線關係，亦即可同時作交感成分隨環境指標及基因型效應之迴歸分析，如此，可擴充穩定性迴歸模式為「共點模式」(concurrent model)。若共點現象存在，當參試基因型與環境均為某一族羣的逢機樣本時，則由該逢機樣本所估得的共點介量，亦代表基因型及環境該兩族羣之共同特性，乃提供一個預測上極有用的指標；即可利用這個「已知」的共點係數 (coefficient of concurrence) 值來預測同一族羣其他未參與試驗之基因型及環境的表現 (Wright 1971)。其預測之效果，並可由廣義遺傳率 (broad sense heritability) 以估算其可信度 (degree of reliability)。

本文主要目的係想藉著共點模式理論上的建立，探討其生物學上的意義，並配之以 *Arabidopsis thaliana* 實驗植物之試驗資料，說明其在闡述基因型及環境交感效應上的應用情形，以提供育種選拔的參考。

1. 臺灣省農業試驗所 研究報告第 1474 號。

2. 本所農藝系副研究員。臺灣省 臺中縣 霧峰鄉。

理論模式及統計方法

設 n 個基因型在 p 個環境下重覆 q 次的性狀測定值 Y_{ijk} ($i=1\cdots n, j=1\cdots p, k=1\cdots q$) 之基本數學模式為

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + E_j + I_{ij} + e_{ijk} \cdots \cdots \cdots (1)$$

式中 μ 為總平均值, G_i 為基因型 i 之遺傳效應, E_j 為環境 j 之環境效應, I_{ij} 為基因型 i 在環境 j 下之交感效應, e_{ijk} 為試驗機差而符合平均值為 0 且變方為 σ^2 之獨立逢機常態分布; G_i, E_j, I_{ij} 滿足限制條件

$$\sum_{i=1}^n G_i = \sum_{j=1}^p E_j = \sum_{i=1}^n I_{ij} = \sum_{j=1}^p I_{ij} = 0。$$

若 I_{ij} 與 E_j 間直線關係存在, 即

$$I_{ij} = b_i E_j + \delta_{ij} \cdots \cdots \cdots (2)$$

, 則模式 (1) 可改寫成

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + (1 + b_i)E_j + \delta_{ij} + e_{ijk} \cdots \cdots \cdots (3)$$

其中 $\sum_{i=1}^n b_i = 0, \sum_{j=1}^p E_j \delta_{ij} = \sum_{i=1}^n \delta_{ij} = \sum_{j=1}^p \delta_{ij} = 0$ 。另行若 I_{ij} 與 G_i 間之線性關係成立, 即

$$I_{ij} = a_i G_i + d_{ij} \cdots \cdots \cdots (4)$$

, 則 (1) 式呈

$$Y_{ijk} = \mu + E_j + (1 + a_i)G_i + d_{ij} + e_{ijk} \cdots \cdots \cdots (5)$$

其中 $\sum_{j=1}^p a_j = 0, \sum_{i=1}^n G_i d_{ij} = \sum_{i=1}^n d_{ij} = \sum_{j=1}^p d_{ij} = 0$ 。另外 Wright (1971) 指出, b 與 a 間並非獨立 (\sim 為向量之表示符號), 即 I_{ij} 應表示成 G_i 與 E_j 的函數關係。設該函數關係為直線關係, 則

$$I_{ij} = c G_i E_j + s_{ij} \cdots \cdots \cdots (6)$$

, 故可得共點模式為

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + E_j + c G_i E_j + s_{ij} + e_{ijk} \cdots \cdots \cdots (7)$$

其中 $\sum_{i=1}^n s_{ij} = \sum_{j=1}^p s_{ij} = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^p s_{ij} G_i E_j = 0$ (即 s_{ij} 與 $G_i E_j$ 間乃互相獨立)。根據最小自乘法 (least squares method) 可估計共點係數 c 之估值為

$$\hat{c} = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^p \hat{I}_{ij} \hat{G}_i \hat{E}_j}{\sum_{i=1}^n \hat{G}_i^2 \sum_{j=1}^p \hat{E}_j^2} \cdots \cdots \cdots (8)$$

因為 $b_i = \frac{\sum_{j=1}^p I_{ij} E_j}{\sum_{j=1}^p E_j^2}$

$$= \frac{\sum_{j=1}^p \sum_{k=1}^q (Y_{ijk} - \mu - G_i - E_j - e_{ijk}) E_j}{\sum_{j=1}^p E_j^2}$$

$$= \frac{\sum_{j=1}^p \sum_{k=1}^q Y_{ijk} E_j}{\sum_{j=1}^p E_j^2} \cdots \cdots \cdots (9)$$

故

$$\begin{aligned}
 c &= \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^p I_{ij} G_i E_j / \sum_{i=1}^n G_i^2 \sum_{j=1}^p E_j^2 \\
 &= \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^p \sum_{k=1}^q (Y_{ijk} - \mu - G_i - E_j - e_{ijk}) G_i E_j / \sum_{i=1}^n G_i^2 \sum_{j=1}^p E_j^2 \\
 &= \sum_{i=1}^n G_i (\sum_{j=1}^p \sum_{k=1}^q Y_{ijk} E_j) / \sum_{i=1}^n G_i^2 \sum_{j=1}^p E_j^2 \\
 &= \sum_{i=1}^n G_i b_i \sum_{j=1}^p E_j^2 / \sum_{i=1}^n G_i^2 \sum_{j=1}^p E_j^2 \\
 &= \sum_{i=1}^n G_i b_i / \sum_{i=1}^n G_i^2 \dots\dots\dots (10)
 \end{aligned}$$

因而 c 除了藉 I_{ij} 隨 G_i 及 E_j 同時作迴歸可求算其估值外 (Wright 1971)，亦相當於直接將迴歸係數 b_i 隨基因型效應 G_i 所估得之迴歸係數，或同理可證得 c 也等於迴歸係數 a_j 隨環境效應 E_j 之迴歸係數估值 (Bliss 1967)，即下列關係成立：

$$\hat{c} = \sum_{j=1}^p \hat{E}_j \hat{a}_j / \sum_{j=1}^p \hat{E}_j^2 \dots\dots\dots (11)$$

因此 c 介量不僅決定了 b 與 a 間的關係，同時也可適當地描述 G 與 b 或 E 與 a 間相關的情況。亦即在 Finlay-Wilkinson 分析類型 ((3)式) 或 Wricke 分析類型 ((5)式) 下所有迴歸線有一共同的交點 (common point of intersection)；但是這種完全共點 (complete concurrence) 的情形不一定發生。當各迴歸線間無任何共點現象發生時 (absence of concurrence)，謂該兩種迴歸模式間為互相排斥 (mutually exclusive)。又，除大部份迴歸線有一主要共點外，其餘迴歸線也多少產生另一些相異的共點，是為部份共點 (partial concurrence)，可利用殘差項 s_{ij} 來測定主要共點之外的迴歸線所佔的比例。倘次要共點存在，表示 s_{ij} 與 G_i, E_j 間並非獨立，因而再假設

$$S_{ij} = b'_i E_j + a'_j G_i + \gamma_{ij} \dots\dots\dots (12)$$

，其中 b'_i 及 a'_j 不具有 b_i 及 a_j 間之相關性，兩者間乃互為獨立；同時，經過 (12) 式將 s_{ij} 與 G_i, E_j 之相關成分 (即分別為 a'_j 及 b'_i) 加以提析出來後，殘差項 γ_{ij} 與 G_i, E_j 間已呈獨立，

$$\sum_{i=1}^n \gamma_{ij} = \sum_{j=1}^p \gamma_{ij} = \sum_{i=1}^n \gamma_{ij} G_i = \sum_{j=1}^p \gamma_{ij} E_j = 0.$$

於是，可進而將 (7) 式再改寫成更完整的共點模式如下：

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + E_j + c G_i E_j + b'_i E_j + a'_j G_i + \gamma_{ij} + e_{ijk} \dots\dots\dots (13)$$

而得變方分析表如表 1。在估算變方分析表中的平方和之前，需同時考慮 (3) 及 (5) 式之兩種不同型式的迴歸模式是否成立，如能成立，始可利用迴歸係數值 b_i 及 a_j 求算共點模式之估計值及其平方和。平方和 (S. S.) 除以相對應之自由度 (D. F.)，可求得均方 (M)。在進行顯著性測驗 (F 介值測驗) 時，如

表 1. 共點模式之變方分析表 (假設基因型及環境均為逢機型)

Table 1. Analysis of variance for concurrent model on the assumption of random sampling

Source	D. F.	S. S.	Expectation of MS
Genotype(G)	n-1	$S1 = pq \sum_{i=1}^n \hat{G}_i^2$	$\sigma^2 + q\sigma_I^2 + pq\sigma_G^2$
Environment(E)	p-1	$S2 = nq \sum_{j=1}^p \hat{E}_j^2$	$\sigma^2 + q\sigma_I^2 + nq\sigma_E^2$
G × E(I)	(n-1)(p-1)	$S3 = q \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^p \bar{Y}_{ij}^2 - S1 - S2 - npq\hat{a}^2$	$\sigma^2 + q\sigma_I^2$
Concurrence(c)	1	$S4 = q\hat{c}^2 \sum_{i=1}^n \hat{G}_i^2 \sum_{j=1}^p \hat{E}_j^2$	$\sigma^2 + q\sigma_S^2 + npq\sigma_C^2$
Residual(s) Residual regr. onto:	(n-1)(p-1)-1	S3-S4	$\sigma^2 + q\sigma_S^2$
E (b')	n-2	$S5 = q \sum_{i=1}^n b_i^2 \sum_{j=1}^p \hat{E}_j^2 - S4$	$\sigma^2 + q\sigma_r^2 + pq\sigma_{b'}^2$
G (a')	p-2	$S6 = q \sum_{j=1}^p a_j^2 \sum_{i=1}^n \hat{G}_i^2 - S4$	$\sigma^2 + q\sigma_r^2 + nq\sigma_{a'}^2$
Residual(r)	(n-2)(p-2)	S3-S4-S5-S6	$\sigma^2 + q\sigma_r^2$
Error(e)	np(q-1)	$\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^p \sum_{k=1}^q (Y_{ijk} - \bar{Y}_{ij})^2$	σ^2

where $\bar{Y}_{ij} = \sum_{k=1}^q Y_{ijk}/q$, $\hat{a} = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^p \sum_{k=1}^q Y_{ijk}/npq$, $\hat{G}_i = \sum_{j=1}^p \sum_{k=1}^q Y_{ijk}/pq - \hat{a}$,

$$\hat{E}_j = \sum_{i=1}^n \sum_{k=1}^q Y_{ijk}/nq - \hat{a}, \hat{b}_i = \sum_{j=1}^p \hat{G}_i \hat{E}_j / \sum_{j=1}^p \hat{E}_j^2, \hat{a}_j = \sum_{i=1}^n \hat{G}_i \hat{E}_j / \sum_{i=1}^n \hat{G}_i^2$$

and $\hat{c} = \sum_{i=1}^n \hat{b}_i \hat{G}_i / \sum_{i=1}^n \hat{G}_i^2$.

- A. M_c/M_s 顯著而 M_s/M_e 不顯著，則屬完全共點。
- B. M_c/M_s 與 M_s/M_e 兩者皆顯著，則示共點性存在，但可能不祇一個，次要共點存在與否須視下列結果：
 - B1. M_b'/M_r 與 M_a'/M_r 兩者皆顯著，或其中任一項顯著，則示殘差項 s_{ij} 之直線迴歸關係有利用價值，可估計次要共點；
 - B2. M_b'/M_r 與 M_a'/M_r 不顯著，但 M_r/M_e 顯著，則示殘差項 s_{ij} 不呈直線關係，無明顯的次要共點存在。
- C. M_c/M_s 與 M_s/M_e 皆不顯著，則示無共點現象發生。

b'_i 及 a'_j 稱爲部份係數 (partial coefficients)，其估計值可遵循下述兩種不同方法而求得：

方法一：解 $s_{ij} = b'_i E_j + a'_j G_i + \gamma_{ij}$ 之聯立方程式 (Wright 1971)。

方法二：利用 (3) 及 (5) 兩種不同迴歸模式間的關係 (Wright 1976)：

若以模式 (3) 為出發點，設 c 為 b_i 對 G_i 作迴歸所得之迴歸係數，則

$$\sum_{i=1}^n G_i b_i = c \sum_{i=1}^n G_i^2, \text{ 故 } E_j(\sum_{i=1}^n G_i b_i) = E_j c (\sum_{i=1}^n G_i^2)$$

但因

$$E_j(\sum_{i=1}^n G_i b_i) = \sum_{i=1}^n G_i b_i E_j = \sum_{i=1}^n G_i (I_{ij} - \delta_{ij}) = a_j \sum_{i=1}^n G_i^2 - \sum_{i=1}^n G_i \delta_{ij}$$

所以，

$$E_j c (\sum_{i=1}^n G_i^2) = a_j \sum_{i=1}^n G_i^2 - \sum_{i=1}^n G_i \delta_{ij}$$

或

$$c E_j = a_j - \frac{\sum_{i=1}^n G_i \delta_{ij}}{\sum_{i=1}^n G_i^2} \dots\dots\dots (14)$$

$$= a_j - \xi(\delta/G)_j \dots\dots\dots (15)$$

$\xi(\delta/G)_j$ 表示為 (2) 式中殘差項 δ_{ij} 對基因型效應 G_i 作迴歸所估得之迴歸係數。由於部份係數 a'_j 實為殘差項 δ_{ij} 與基因型效應 G_i 間之相關成分，故 a'_j 可以用 $\xi(\delta/G)_j$ 估計之，或直接以如下關係式求算：

$$a'_j = a_j - c E_j \dots\dots\dots (16)$$

同理，若以模式 (5) 為出發點，則可求得 $b'_i = \xi(d/E)_i$ ，為殘差項 d_{ij} 隨 E_j 而變之迴歸係數，或利用

$$b'_i = b_i - c G_i \dots\dots\dots (17)$$

直接求算亦可。

顯然，方法二較方法一在計算操作上簡便很多。然而，若是 (3) 與 (5) 兩模式間之關係甚為微弱，即共點現象不顯著存在時，利用方法二來估計部份係數是絕對不恰當的；亦即，(16) 及 (17) 二式須在共點程度相當強時，始可成立。

共點在生物學上的意義

雖然早在1969年，Mandel 即已發現如 (7) 式的兩向分組資料分析中，有共點的存在。但其係以接近法估得該 c 值，且非應用於生物資料，故未付予生物學上的意義。模式的建立，須簡單地包含各種複雜的生命現象，始具應用價值。

Dodson (1976) 及 Hardwick (1981) 解釋這種共點現象，係族羣在某一選拔壓力最大的環境下，由於自身調節作用 (canalization 或 homeostasis)，各基因型表現的差異達到最小；即在完全共點的情況下 ((7) 式成立)，存在某一環境 j ，當其環境效應值 $E_j = -1/c$ 時，則

$$\bar{Y}_{ij} = \mu + E_j = \mu - 1/c \dots\dots\dots (18)$$

此時所有基因型之表現均達到一穩定平衡狀態且等於 $(\mu - 1/c)$ 。反之，理論上亦可求得某一基因型 i ，當其基因型效應 $G_i = -1/c$ 時，在所有有利或不利的環境下，其表現始終完全一致而等於 $(\mu - 1/c)$ 。

模式應用在基因型與環境表現預測上的效果

由於 c 介量係共有於整個試驗資料，故可作為預測上一極有用的指標。如果參試基因型與環境均屬逢機樣本，則可利用這個由逢機樣本所佔得的 c 值來預測同一族羣內其他未受試之基因型及環境的表現。這樣的預測，其可信度可由廣義遺傳率估計之。一般廣義遺傳率定義為：

$$\sigma_c^2 / \sigma_p^2 \dots\dots\dots (19)$$

式中 σ_c^2 為基因型變方， σ_p^2 為表現型變方。

然，Breese (1969) 認為在進行品種區域性試驗後，評定試驗成績時不能只憑品種平均值的結果決定優劣，亦需同時考慮各品種對不同環境的反應情形，即應以表型平均值及穩定性的大小作為選拔的依據，故提倡同時考慮環境穩定性時之遺傳率估計法，其假設的數學模式與 (3) 式相同，而利用變方分析表中之均方期望值的各種變方來估計廣義及狹義遺傳率，其廣義遺傳率之公式為：

$$(\sigma_c^2 + \sigma_b^2) / \sigma_p^2 \dots\dots\dots (20)$$

其中 σ_b^2 為由迴歸係數用以解釋基因型與環境交感效應之變方成分。

如參試環境亦為一逢機樣本，則對遺傳效應值為 G_i 的基因型，若欲預測其在來自同一族羣之某一未受試環境 j 下的表現，其較準確之預測可信度可修正為：

$$(\sigma_c^2 + \sigma_e^2 + \sigma_b^2) / \sigma_p^2 \dots\dots\dots (21)$$

式中 σ_e^2 為環境變方。

若共點性顯著存在，進而可利用 c 介量來同時預測基因型與環境族羣，則可求得更準確的預測可信度為：

$$(\sigma_c^2 + \sigma_e^2 + \sigma_s^2) / \sigma_p^2 \dots\dots\dots (22)$$

式中 σ_s^2 為由共點係數用以解釋基因型與環境交感效應之變方成分。比較上述各種遺傳率的變化情形，可確認模式在預測上的效果。

實例分析

為探討上述共點模式之理論及其分析方法的可行性與適用性，以 Lu and Wu (1987) 的實驗植物 *Arabidopsis thaliana* 之 24 個自交系在 12 種相異環境下於開花時期 (第 7 週) 測得之鮮重資料為例說明。

資料配合共點模式之變方分析結果如表 2。其中基因型與環境交感效應之極顯著存在，顯示有必要針對該交感項作進一步地分析與解釋。共點現象極顯著存在。而殘差項 (s) 雖呈極顯著，但經迴歸分析結果直線關係並不存在，即未發現明顯的次要共點，故根據 *Arabidopsis thaliana* 試驗資料所建立的共點模式，不但顯示該資料同時配合 Finlay-Wilkison 與 Wricke 兩種不同分析類型的迴歸模式均相當良好之外，亦適當地指出其基因型值與迴歸係數 b 或環境值與迴歸係數 a 間相關的情況 (表 3 及圖 1, 2)，換言之，可基於兩種不同的育種目標，選出具有良好適應性的基因型或適合評估參試材料之適應能力的最佳環境區。如以基因型之表現而言，其中以品系 22, 1 最為穩定但收量最低，品系 11 之鮮重雖高達 104.6g，卻呈極端不穩定；若以環境反應為主，這種平均值與迴歸係數間之相關關係亦然，環境區 2 之條件可提高收量，但同時也引起品系間較大的變異，此就育種觀點來看，倒不失為一評估品系適應性的最佳區域，反之，在環境區 9 內所有品系一致表現欠佳，且品系間的變異亦不大，用之以評價品系區域試驗的結果必然無法突顯出各基因型間適應能力的差異。

再者，由於是完全共點，故該共點模式在預測之應用上具有相當價值。其估得之共點係數 c 為 0.0267 ± 0.0115 ，而共點 $(-1/c, \mu - 1/c) = (-37.0, 10.2)$ 。倘以基因型表現而言，意指存在某

表 2. *Arabidopsis thaliana* 24個自交系在12種相異環境下配合共點模式之結果
Table 2. ANOVA of concurrent model for 24 inbred lines of *Arabidopsis thaliana* under 12 different environments

Source	D. F.	M. S.	Variance components and heritabilities
Genotype(G)	11	25944**	} $\sigma_G^2/\sigma_P^2=29.0\%$
Environment(E)	23	33836**	
G×E (I)	253	4480**	
Concurrence(c)	1	109738**	$(\sigma_G^2 + \sigma_E^2) / \sigma_P^2=48.8\%$
Residual(S)	252	4062**	$(\sigma_G^2 + \sigma_E^2 + \sigma_c^2) / \sigma_P^2=54.7\%$
Residual regr. onto:			
E(b')	22	4412	
G(a')	10	583	
Residual(r)	220	4185**	$\hat{c}=0.0267\pm 0.0115$
Error	1152	1315	

** : Significant at 1%.

表 3. 表型平均值 ($\bar{y}_{i..}$) , 環境平均值 ($\bar{y}_{.j.}$) 與兩種迴歸係數 (b_i 及 a_j)
Table 3. The phenotypic mean ($\bar{y}_{i..}$), environmental mean ($\bar{y}_{.j.}$) and regression coefficient (b_i and a_j)

Variety i	$\bar{y}_{i..}$ (g/plant)	b_i	environment j	$\bar{y}_{.j.}$ (g/plant)	a_j
1	9.3	-0.96	1	51.3	0.13
2	66.5	1.93	2	77.5	0.73
3	46.9	-0.73	3	34.4	-0.28
4	28.3	-0.63	4	67.3	0.69
5	48.0	-0.27	5	30.8	-0.50
6	59.7	-0.49	6	44.8	0.10
7	49.5	-0.13	7	37.5	-0.37
8	21.7	-0.69	8	67.4	0.44
9	45.6	-0.29	9	25.0	-0.53
10	67.2	-0.09	10	43.0	-0.15
11	104.6	1.76	11	34.2	-0.51
12	49.6	0.06	12	59.5	0.26
13	45.8	0.53			
14	31.5	-0.29			
15	59.0	0.03			
16	42.1	-0.19			
17	38.7	0.18			
18	68.7	1.20			
19	40.2	0.20			
20	50.0	-0.23			
21	54.1	0.42			
22	3.2	-0.99			
23	57.8	0.36			
24	62.2	-0.68			
			Grand mean (m)=47.7±50.1		

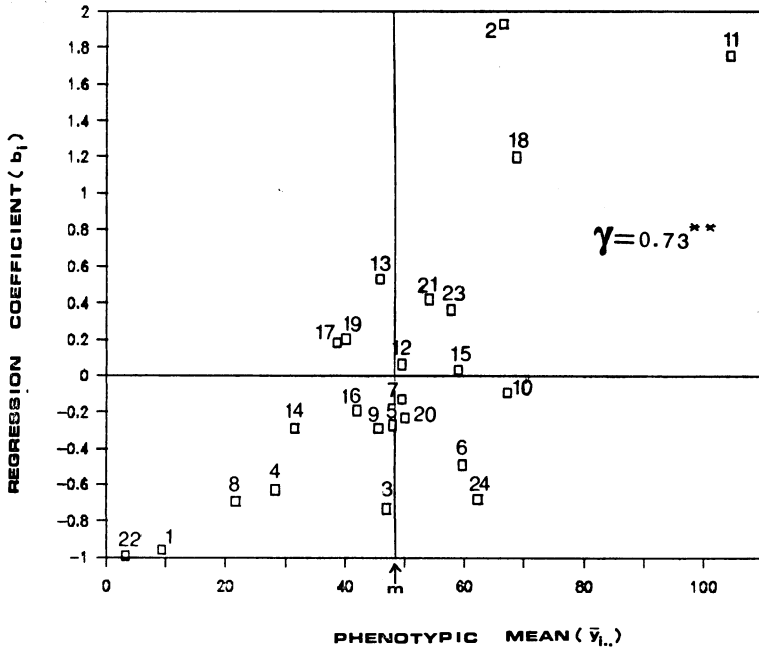


圖 1. 表型平均值 ($\bar{y}_{i..}$) 與迴歸係數 (b_i) 間之關係

Figure 1. The relationship between phenotypic mean ($\bar{y}_{i..}$) and regression coefficient (b_i)

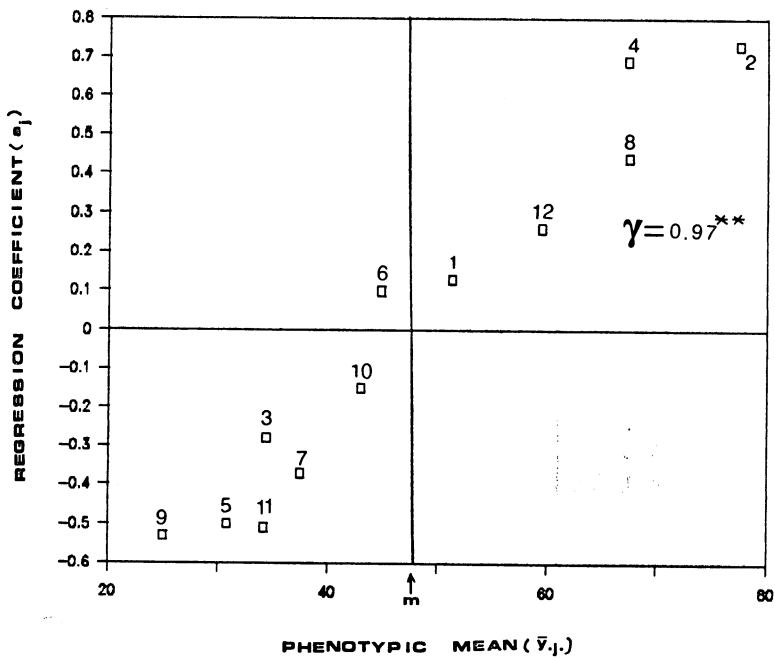


圖 2. 環境平均值 ($\bar{y}_{j.}$) 與迴歸係數 (a_j) 間之關係

Figure 2. The relationship between environmental mean ($\bar{y}_{j.}$) and regression coefficient (a_j)

一特定環境，當其環境效應為-37.0時，所有品系之表現一致為10.2g，亦即高產品系在高於該環境水準(有利環境)下的收量最高，處於該特定環境時則與其他品系間差異最小，如低於該環境水準(不利環境)則收量反較其他品系為差；而低產品系反是。但顯然，該特定環境是落在受試環境範圍(本試驗之環境效應值變域為-22.9~29.7)外，即低於本試驗正常的生產水準，同時，因迴歸係數與表型平均值間呈正相關，故其穩定性亦相對由低至高而變化，因此根據本試驗結果，在不同生長環境下很難選出一些高產且穩定的基因型。然以環境反應的觀點來看，該共點所代表的意義為存在某一基因型 i ，當其基因型效應 $G_i = -37.0$ 時，在所有有利或不利的環境下，其表現始終完全一致而等於 $\bar{Y}_{ij} = 10.2$ ，而本試驗中以品系 1 (其基因型效應值為-38.9，表型平均值為 9.3g) 可能比較接近這樣的基因型。

依照表 2 中各變因之均方所估計之各種變方成分，可用以估算共點係數作預測之可信度。比較不考慮環境反應、考慮環境反應及利用共點特性進行預測時，遺傳率的變化情形。結果知：不考慮環境變異而僅從基因型之反應推測時，預測的可信度 (σ_e^2/σ_p^2) 甚低，僅 29.0%；如能將環境變異考慮在內，則預測可信度 $(\sigma_e^2 + \sigma_b^2) / \sigma_p^2$ 可大為提高，為 48.8%；如再建立共點模式，利用共點特性以預測同一族羣內未受試基因型與環境下之反應，預測可信度 $(\sigma_e^2 + \sigma_b^2 + \sigma_c^2) / \sigma_p^2$ 可再稍為增加為 54.7%，其雖增加不多，但就育種工作而言，對預測上的可信賴程度能獲致些微的提高，誠已屬相當不容易之事。再者，此 *Arabidopsis thaliana* 試驗資料，其受試環境為光照與溫度組合的人為氣象條件 (Lu and Wu 1987)，實非一逢機樣本，故利用共點來預測的效果並不高。若參試材料確為逢機樣本時，採用共點模式來進行預測，其預測可信度可望增加更多。

討 論

Wright 所提出的共點模式，係建立在迴歸係數 (b_i) 與基因型效應 (G_i) 間之正相關關係上，即 $b_i = cG_i$ ，此意味著環境穩定性 $(1+b_i)$ 與表型平均值 ($\bar{Y}_{ij} = \mu + G_i$) 間之直線關係存在，即 $(1+b_i) = c(\mu + G_i)$ ，若從這個觀點看之，可將模式改寫成另一種型態的「共點」模式：

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + (1 + b_i)E_j + e_{ijk} \\ = \mu + G_i + c\mu E_j + cG_i E_j + e_{ijk} \dots\dots\dots (23)$$

Phillips *et al.* (1979) 解釋這種共點現象在生物學上之意義，係在某特定環境 j 下，當 $E_j = -1/c$ 時， $\bar{Y}_{ij} = 0$ ，即在該環境內所有生物都死亡。因而這個共點模式似乎較適用於病蟲害在寄主植物上之系統研究，其所描述的基因型為病蟲害，而非植物。如研究對象為植物個體本身，則應配之以 Wright 氏之共點模式，始具意義；Hardwick (1981) 解釋這種模式下之共點現象，乃在該環境內基因型間的差異達到最小，即，當 $E_j = -1/c$ 時，所有基因型之表現達到 $\bar{Y}_{ij} = \mu - 1/c$ 的穩定狀態。但是，就育種選拔之實用價值言之，這種因迴歸係數與基因型效應間之正相關所形成的共點現象，對欲選出高產且穩定基因型之目標實難以達成。Eagles *et al.* (1977) 指出，在兩種情況下，採用迴歸係數估值作為穩定性之選拔準則 (selection criterion of stability) 特別有效，一為基因型迴歸間差異顯著存在但共點不發生 (即迴歸係數與基因型效應間無顯著關係)，二則基因型迴歸間差異性與共點性均顯著，但共點 (E_j, \bar{Y}_{ij}) 須落在生產正常之環境範圍內。*Arabidopsis thaliana* 之試驗資料配合本研究擬定之共點模式的結果，其共點 (E_j, \bar{Y}_{ij}) 係落在生產正常範圍外，故難以選出一個理想基因型，其生產力及穩定度均表現最高；如以選擇理想環境之立場而言，當可從中擇取出能提高收量且變異較大者，以評估基因型之適應能力，但若欲尋求一能滿足各品系既高產又穩定的環境，則勢不能也。

共點模式之成立，須建立在迴歸係數 (b) 與表型平均值，或迴歸係數 (a) 與環境平均值間之正相關關係，其正相關關係愈大，共點性愈發明顯。在完全共點的情形下，Finlay-Wilkinson 迴歸分

析類型相當於 Wricke 之分析類型。由於育種工作多著重在品種之改良及選拔，故探究前者 I_{ij} 隨 E_j 之迴歸分析的場合較多，而鮮見後者 I_{ij} 隨 G_i 之迴歸分析，因此共點模式是否成立，從 b_i 與 G_i 間之正相關關係存在與否即可見分曉。就 Finlay-Wilkinson 迴歸模式為出發點言之，各基因型之迴歸直線交於一共同點的現象正意味著，具有最高平均表現的基因型其對環境改變的反應也最敏感，亦即利用遺傳增進來提高產量，將會造成產量穩定度上的損失。這樣的正相關關係，在許多其他不同的試驗材料均有發生。不過，其可以經由育種試驗以適當的選拔過程而予以打破，如 Brumpton *et al.* (1977)，Jinks *et al.* (1977) 等之試驗。若各基因型之迴歸線間共點不發生，則謂並非所有基因型都遭受到相同的選拔壓力，或是該探討性狀不具有適應值 (fitness value)。

縱言之，迴歸線共點的現象，可利用共點模式來加以探討。而當參試基因型與環境均為某一族羣的逢機樣本時，則由該逢機樣本所估得的共點介量，具有預測同一族羣其他未參與試驗之基因型及環境之表現的作用。其預測效果之可信度，與該逢機樣本大小及其代表性有很密切的關係。

參考文獻

1. Bliss, C. I. 1967. *Statistics in Biology*. McGraw-Hill, New York.
2. Breese, E. L. 1969. The Measurement and significance of genotype-environment interaction in grasses. *Heredity* 24 : 27-44.
3. Brumpton, R. J., H. Boughey and J. L. Jinks. 1977. Joint selection for both extremes of mean performance and of sensitivity to a macroenvironmental variable. I. Family selection. *Heredity* 38 : 219-226.
4. Dodson, M. M. 1976. Darwin's law of natural selection and Thom's theory of catastrophes. *Mathematical Biosciences* 28 : 243-274.
5. Eagles, H. A., P. N. Hinz and K. J. Frey. 1977. Selection of superior cultivars of oats by using regression coefficients. *Crop Sci.* 17 : 101-105.
6. Eberhart, S. A. and W. A. Russell. 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.* 6 : 36-40.
7. Finlay, K. W. and G. N. Wilkinson. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Austr. J. Agric. Res.* 14 : 742-754.
8. Hardwick, R. C. 1981. The analysis of genotype \times environment interactions: what does it mean if varietal stability is linearly related to varietal performance? *Euphytica* 30 : 217-221.
9. Lu, H. Y. and H. P. Wu. 1987. Studies on the dynamic model of plant adaptation of quantitative characters. I. Estimation of space-time parameters. *Bot. Bull. Academia Sinica* 28 : 219-235.
10. Jinks, J. L., N. E. M. Jayasekara and H. Boughey. 1977. Joint selection for both extremes of mean performance and of sensitivity to a macro-environmental variable. II. Single seed descent. *Heredity* 39 : 345-355.
11. Mandel, J. 1961. Non-additivity in two-way analysis of variance. *J. Am. Stat. Assoc.* 56 : 878-888.
12. Mandel, J. 1969. A method for fitting empirical surfaces to physical or chemical data. *Technometrics* 11 : 411-429.
13. Moav, R. and G. Wohlfarth. 1974. Magnification through competition of genetic differences in Carp. *Heredity* 33 : 181-202.
14. Perkins, J. M. and J. L. Jinks. 1968. environmental and genotype-environmental components of

- variability. IV. Non-linear interactions for multiple inbred lines. *Heredity* 23 : 525-535.
15. Phillips, M. S., J. M. S. Forrest and A. M. Hayter. 1979. Genotype×environment interactions for resistance to the white potato cyst nematode (*Globodera pallida*, pathotype E) in *Solanum vernei*×*S. tuberosum* hybrids. *Euphytica* 28 : 515-519.
 16. Utz, H. F. 1972. Die Zerlegung der Genotyp×Umwelt-Interaktionen. *EDV in Medizin und Biologie* 3 : 52-59.
 17. Wright, A. J. 1971. The analysis and prediction of some two factor interactions in grasses breeding. *J. Agric. Sci. Camb.* 76 : 301-306.
 18. Wright, A. J. 1976. The significance for breeding of linear regression analysis of genotype-environment interactions. *Heredity* 37 : 83-93.
 19. Wricke, G. 1971. Eine orthogonale Aufteilung der Interaktion für ein eingeschränktes Modell. In *Rdsehr. Arb-Gem. Biom. DLG1*.

Concurrent Model: the Extension of Linear Regression Analysis of Genotype-Environment Interactions¹

Hsiu-Ying Lu²

Summary

Concurrent model can be used to predict the performance of an untried genotype when grown in a hypothetical environment if both genotype and environment are considered as random samples from larger populations. This involves a development of the regression analysis used in assessment of adaptation, and allows for the regression of interaction components onto both genotypic and environmental effects. The usefulness of the single joint regression for prediction is outlined, and the biological interpretation of concurrent is given.

The applicability of the empirical models to the data on plant fresh weight of *Arabidopsis thaliana* is illustrated by means of example.

1. Contribution No. 1474 from Taiwan Agricultural Research Institute.

2. Statistician, Department of Agronomy, TARI, Wufeng, Taichung Hsien, Taiwan 43101, R. O. C.