

Modele i metody statystyczne analizy interakcji genotypowo-środowiskowej, stabilności i adaptacji genotypów

Wiesław Mądry

*Katedra Statystyki Matematycznej i Doświadczalnictwa
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02- 776 Warszawa
e-mail: w.madry@agrobiol.sggw.waw.pl*

Słowa kluczowe: interakcja genotypowo-środowiskowa, miary stabilności, analiza stabilności, analiza adaptacji, plon, metoda AMMI, analiza regresji łącznej, modele mieszane

Wstęp i cel pracy

Obecnie przyjmuje się, że głównym celem hodowli roślin uprawnych jest wytworzenie odmian odpornych na choroby i szkodniki, o dobrej jakości użytkowej oraz wysoko i stabilnie plonujących w szerokim zakresie środowisk danego rejonu przestrzeni rolniczej, czyli odmian o szerokiej adaptacji [2, 4, 5, 29, 36, 46, 54, 58]. Proces hodowli takich odmian jest trudnym przedsięwzięciem, między innymi z powodu interakcji genotypowo-środowiskowej, zwłaszcza wtedy, gdy ma ona charakter jakościowy (ang. crossover interaction lub qualitative interaction), zmieniający uporządkowanie genotypów w środowiskach [6, 18, 30].

Interakcja genotypowo-środowiskowa jest zjawiskiem nieomal powszechnie obserwowanym u wszystkich organizmów biologicznych, w tym gatunków roślin uprawnych [5, 7, 29, 30]. Polega ona na niejednakowej reakcji cech ilościowych genotypów na warunki środowiskowe (siedlisk w miejscowościach, pogody w latach, warunków uprawowych itp.). Interakcja genotypowo-środowiskowa stwarza poważne problemy oraz wyzwania filozoficzne i praktyczne w zakresie metodyki badań nad przydatnością genotypów do uprawy i ich efektywną rejonizacją. Jednak tkwi w niej poważny potencjał biologiczny, który można i należy użyć do optymalizacji wykorzystania zasobów genowych roślin w rolniczej przestrzeni produkcyjnej kraju lub w skali międzynarodowej. W wypadku stwierdzenia interakcji genotypowo-środowiskowej ocena porównawcza genotypów, zapewniająca możliwie efektywną rejonizację

odmian, nie może być przeprowadzona tylko na podstawie zróżnicowania średnich genotypowych, ponieważ najlepsze genotypy wybrane w ten sposób są najlepszymi średnio w obrębie badanej zbiorowości środowisk, niekoniecznie zaś w każdym środowisku lub większości z nich [6, 14, 15, 18, 22, 29, 30, 40, 46, 47, 53].

Obok hodowców praktyków, interakcją genotypowo-środowiskową roślin interesują się także botanicy, genetycy oraz specjaliści z zakresu uprawy roślin i administracji gospodarczej. Problematyka ta jest przedmiotem wielu podstawowych badań naukowych w genetyce i hodowli roślin, których przegląd można znaleźć między innymi w pracach Basford i Coopera [7] oraz Kanga [29], a także monografiach Kanga [30], Annicchiarico [5] oraz Yana i Kanga [58]. Interakcję genotypowo-środowiskową badano pod różnym kątem, otrzymując wyniki stanowiące rozwiązania jej określonych aspektów. Kang [29, 30] wskazuje na potrzebę podejść interdyscyplinarnych w efektywnym poznaniu natury tego zjawiska, jego uwarunkowania i możliwości wykorzystania w praktyce.

Zjawisko interakcji genotypowo-środowiskowej od dawna interesuje żywo statystyków. Począwszy od początku lat dwudziestych XX wieku opracowano wiele różnych podejść statystycznych, modeli oraz miar i metod analitycznych, zwanych ogólnie metodami lub technikami statystycznymi, które są przydatne w ocenie i wyjaśnianiu tej interakcji. W Polsce prekursorami metod statystycznych do oceny interakcji genotypowo-środowiskowej roślin są Neyman [45], Przyborowski i Wileński (za Elandt [21]) oraz Elandt [21].

Kang [29], powołując się na różne poglądy, wyraża obawę o to, że badania interakcji genotypowo-środowiskowej mogą być łatwo zdominowane przez statystykę, która powinna być traktowana bardziej jako narzędzie wspomagające proces badawczy tego zjawiska, nie zaś jako cel sam w sobie. Opinia ta jest interesująca z racji na bogactwo metod statystycznych, opracowanych specjalnie na użytek rozważanego zjawiska. Zatem obawa o niewłaściwe proporcje między sztuką (metodyką), a istotą rzeczy jest uzasadniona.

Najczęściej stosowanym podejściem do interpretacji zjawiska interakcji genotypowo-środowiskowej w hodowli i rejonizacji odmian roślin uprawnych jest analiza stabilności i, stanowiąca jej pogłębienie, analiza adaptacji genotypów w docelowym rejonie uprawy [4, 5, 29, 30, 36, 46, 49, 50, 58]. Stabilność genotypu roślin odnosi się do ilościowych cech użytkowych. Wyraża ona rodzaj reakcji danej cechy genotypu na zmienne warunki wegetacji [4, 5, 8, 29, 30, 36, 46, 49]. Analiza stabilności genotypów przeprowadzana jest w kategoriach statystycznych [8, 37, 46, 49, 50, 58]. Analiza adaptacji genotypu oznacza modelowanie statystyczne poziomu cech produktywności roślin genotypu (szczególnie jego plonu) w całym docelowym rejonie jego uprawy lub w pewnym zakresie (puli) warunków środowiskowych tego rejonu [4, 5, 10, 29, 30, 33, 36, 43, 54].

Metody statystyczne interpretacji interakcji genotypowo-środowiskowej, skupionej na analizie stabilności i adaptacji genotypów w rejonie docelowym, opracowane

są przeważnie dla danych w dwukierunkowej klasyfikacji genotypy x środowiska (środowiskami są najczęściej miejscowości w jednym roku lub kombinacje miejscowości z latami). Takie dane otrzymuje się z wielokrotnej jednorocznej lub wielokrotnej i wieloletniej serii doświadczeń odmianowych. Powszechnym problemem wśród genetyków i hodowców jest wybór i poprawne zastosowanie odpowiedniej metody statystycznej, niezbyt trudnej, zrozumiałej, ale wystarczająco skutecznej dla rozwiązywania problemów stabilności lub adaptacji genotypów.

Celem tej pracy jest pogrupowanie i omówienie wyjątkowo bogatego dorobku naukowego i praktycznego na świecie oraz w Polsce w zakresie metod statystycznych, opracowanych do analizy stabilności i adaptacji genotypów. Dokonana jest także ocena przydatności tych metod do rozwiązywania typowych problemów naukowych i praktycznych w genetyce ilościowej, a zwłaszcza w hodowli roślin i rejestracji odmian.

Metody analizy stabilności genotypów

Metodyka statystyczna analizy stabilności cech ilościowych genotypów staje się coraz bardziej rozwijającym i wyodrębniającym się działem biometrii i doświadczalnictwa rolniczego. Wśród wielu metod analizy stabilności genotypów można znaleźć procedury dość proste, choć często wystarczające dla potrzeb specjalistów, oraz procedury bardzo zaawansowane, zarówno pod względem aparatu statystycznego (metody wielowymiarowe) i wymagań wobec danych (oprócz zwykłych obserwacji cech roślin, mogą być wymagane obserwacje zmiennych środowiskowych i cech biologicznych genotypów), jak i skomplikowania oraz wnikliwości interpretacji wyników analizy. Opracowano kilka cennych publikacji przeglądowych porządkujących i omawiających interesujące nas metody [1, 4, 5, 8, 9, 18, 24, 29, 30, 37, 48, 50, 57, 58]. Autorzy niektórych prac próbują grupować omawiane metody ze względu na różne kryteria, tj. sposoby statystycznego podejścia do problemu, przyjmowane modele oraz stosowany w nich aparat matematyczny.

Brancourt-Hulmel i in. [9] podzielili metody analizy stabilności genotypów na następujące grupy:

1. metody oparte na miarach stabilności,
 - 1.1. metody parametryczne z miarami stabilności genotypów, opartymi na różnych modelach liniowych i nieliniowych,
 - 1.1.1. metody oparte na modelach stałych z jednym lub wieloma miarami stabilności genotypów,
 - 1.1.2. metody oparte na modelach mieszanych z jednym lub wieloma miarami stabilności genotypów,
 - 1.2. metody nieparametryczne z miarami stabilności genotypów nie wymagającymi modeli,
2. metody do grupowania genotypów podobnych ze względu na stabilność.

Kang [30] wyróżnił cztery następujące grupy tych metod: jednowymiarowe metody parametryczne i nieparametryczne oraz metody wielowymiarowe parametryczne i nieparametryczne. Do grupy jednowymiarowych metod parametrycznych zaliczamy te, które są oparte na modelach stałych i mieszanych z jednym parametrem stabilności genotypów. Metody oparte na modelach stałych i mieszanych z wieloma parametrami stabilności genotypów wykorzystują teorię statystyki wielowymiarowej i są zaliczane do grupy metod wielowymiarowych parametrycznych [13, 15, 16, 18, 24, 28, 37, 57, 58]. Grupa jednowymiarowych metod nieparametrycznych obejmuje te techniki analizy stabilności genotypów, w których wykorzystywane są pojedyncze miary stabilności, zdefiniowane bez pomocy modeli statystycznych (najczęściej są to miary rangowe). Nieparametrycznymi metodami wielowymiarowymi są te procedury analizy skupień, które umożliwiają grupowanie genotypów podobnych ze względu na stabilność.

Miary stabilności genotypów, wykorzystywane w wielu modelach i metodach opracowanych do analizy i interpretacji interakcji genotypowo-środowiskowej, służą do oceny podobieństwa reakcji cechy genotypów na warunki środowiskowe w danym rejonie uprawowym do normy stabilności w sensie biologicznym (stabilności statycznej) lub do normy stabilności w sensie rolniczym (stabilności dynamicznej). Obie te normy zostały zdefiniowane przez Beckera i Leona [8] i nazwane normami lub koncepcjami stabilności, odpowiednio biologicznej i rolniczej. Normy te pozwoliły spojrzeć w sposób przejrzysty i jednolity na przydatność statystycznego dorobku metodologicznego w zakresie analizy i interakcji genotypowo-środowiskowej oraz stabilności genotypów. Zatem jedne miary stabilności są przydatne w analizie stabilności genotypów pod kątem wykrywania u nich podobieństwa do normy stabilności w sensie biologicznym, inne zaś pod kątem wykrywania u nich podobieństwa do normy stabilności w sensie rolniczym [16, 28, 29, 30, 36, 37, 41, 42, 43, 58]. Prawie wszystkie miary stabilności w znanych metodach statystycznych odnoszą się do normy stabilności w sensie rolniczym.

Basford i Cooper [7] przedstawili dynamikę liczebności publikacji dotyczących interakcji genotypowo-środowiskowej pszenicy w latach 1980–1996. Wynika z niej, że ogólna liczba tych publikacji na świecie wzrosła około 10-krotnie w ciągu badanych 17 lat. Stwierdzono, że najczęściej były stosowane proste metody, takie jak jednowymiarowe metody parametryczne oraz analiza regresji łącznej. Popularność wyróżnionych wyżej grup metod statystycznych, stosowanych w tych pracach, była podobna w badanym okresie. Świadczyłoby to o trwałych preferencjach badaczy rozważanego zjawiska w odniesieniu do technik statystycznych.

Jednowymiarowe metody parametryczne. Na modelu stałym jednoparametrowym oparta jest najstarsza miara stabilności genotypów, tj. wariancja środowiskowa $\sigma_{e(i)}^2$. Piepho [48] przedstawił poprawne podstawy teoretyczne tej miary, stwierdzając, że ma ona sens tylko wtedy, gdy jest oparta na odpowiednim modelu mieszanym dla

klasyfikacji dwukierunkowej. Wariancja środowiskowa $\sigma_{e(t)}^2$ jest przydatna w analizie stabilności wynikającej z koncepcji statycznej [8].

Dwie inne miary stabilności według koncepcji dynamicznej, oparte na modelach jednoparametrowych, stanowią ekowalencja W_i^2 oraz wariancja stabilności σ_i^2 Shukli [52]. Są one porównywalnymi wskaźnikami zmienności efektów interakcyjnych dla każdego genotypu w serii doświadczeń. Ekowalencja W_i^2 jest oparta na modelu stałym, zaś wariancja stabilności σ_i^2 na klasycznym modelu mieszanym Shukli [52]. Obydwie miary są wysoce zgodne [46]. Ekowalencja jest obecnie rzadko używana, z powodu jej słabych stron statystycznych, tj. braku możliwości testowania. Jej rolę spełnia wariancja stabilności, która jest wysoko cenioną miarą, o poprawnych i dobrze opracowanych podstawach teoretycznych [43, 46, 52].

Wielowymiarowe metody parametryczne. W analizie stabilności duże znaczenie mają metody i miary oparte na takich modelach wieloparametrowych, które stanowią modyfikacje i rozwinięcie modelu standardowego ANOVA dla dwukierunkowej klasyfikacji krzyżowej. Pozwalają one na dalszą szczegółową analizę wariancji efektów interakcyjnych (wariancji stabilności). Wśród nich najbardziej ceni się te modele, które wyrażają efekty interakcyjne w postaci multiplikatywnej [5, 13, 15, 16, 19, 25, 29, 30, 49, 50, 58]. Są one nazywane liniowymi modelami dwukierunkowej klasyfikacji z multiplikatywnymi składnikami dla efektów interakcji. Modele te stosuje się w ocenie interakcji genotypowo-środowiskowej zwykle przy założeniu, że genotypy i środowiska są traktowane jako czynniki stałe. W takich wypadkach modele te są traktowane jako stałe. Ostatnio opracowano także mieszane (z losowymi efektami dla środowisk) modele multiplikatywne [16, 48, 49, 50]. Najprostszymi modelami z multiplikatywnymi efektami interakcji, dostosowanymi zarówno do środowisk stałych, jak i losowych, są modele regresji łącznej (ang. *joint regression models*).

Modele regresji łącznej należą do najstarszych modeli stosowanych w analizie stabilności genotypów. Ich twórcami byli Neyman [45] oraz Yates i Cochran [59], ponowne zaś odkrycie, udoskonalenie i wdrożenie modele te zawdzięczają głównie pracom Finlaya i Wilkinsona [23], Eberharta i Russella [20] oraz Perkinsa i Jinksa (za Freemanem [24]). Analiza regresji łącznej była i wciąż pozostaje popularną metodą stosowaną w analizie interakcji genotypowo-środowiskowej i stabilności genotypów [3, 8, 28, 44, 51, 53, 56, 60], mimo że ma pewne wady, wynikające ze zwykle małej części wyjaśnionej zmienności efektów interakcyjnych przez regresję liniową [9, 18, 57, 60].

Wczesne modele regresji łącznej do początku lat osiemdziesiątych były oparte na modelu stałym klasyfikacji dwukierunkowej, wyjątek stanowi prekursorska praca Shukli [52] o modelu mieszanym. Ich prezentacje, zastosowania oraz dyskusje nad oceną przydatności można znaleźć w wielu pracach [8, 18, 24, 28].

Od początku lat osiemdziesiątych rozpoczął się rozwój dwukierunkowych modeli mieszanych regresji łącznej [14, 15, 16, 17, 28, 39, 44, 48, 49, 50]. Te modele są wymagające metodycznie (losowa próba miejscowości w rejonie uprawowym), ale też są bardziej realistyczne niż modele stałe, przybliżają bowiem lepiej rzeczywiste

zachowanie genotypów w rejonie, które jest obserwowane w serii doświadczeń. Pozwalają więc na bardziej wiarygodne i sprawdzalne w praktyce wnioskowanie o stabilności i adaptacji genotypów w rejonie. Stosowanie modeli mieszanych w analizie stabilności i adaptacji genotypów jest logiczną konsekwencją traktowania genotypów i miejscowości jako odpowiednio czynnika stałego i losowego [14, 15, 16]. Ich opracowanie i doskonalenie zarówno teorii, jak i zastosowań przyczyniły się do postępu w metodologii doświadczalnictwa rolniczego, a zwłaszcza odmianowego.

Na modelach regresji łącznej są oparte dwie grupy miar stabilności według koncepcji dynamicznej. Do pierwszej grupy należy współczynnik regresji cechy genotypów od średniej środowiskowej, obliczonej z wszystkich genotypów badanych w serii doświadczeń, oznaczany symbolem b_i [23, 45, 59] oraz współczynnik regresji efektów interakcyjnych genotypów od podanej wyżej średniej środowiskowej, oznaczany symbolem β_i [20, 28]. Obydwa współczynniki pozostają w relacji $b_i = \beta_i + 1$. Określają one trend liniowy w reakcji cechy genotypów na środowiska. Do drugiej grupy miar stabilności opartych na modelach regresji łącznej należy wariancja odchyłeń od regresji $\sigma_{d(i)}^2$ [20] oraz współczynnik determinacji R_i^2 . Mimo że te miary stabilności zostały zdefiniowane przez cytowanych autorów dla modelu stałego, to jednak są one poprawne statystycznie tylko w modelu mieszanym, co wykazał Piepho [48, 49] oraz Caliński i in. [16]. Pewną syntezę dokonań w tym zakresie podają Mądry i Rajfura [41] oraz Mądry [42]. Becker i Leon [8] oraz Piepho [46] wskazują na silne korelacje dodatnie pomiędzy wariancją stabilności σ_i^2 i wariancją odchyłeń od regresji $\sigma_{d(i)}^2$ oraz współczynnikiem determinacji R_i^2 .

Analiza regresji łącznej może być stosowana także dla innych ilościowych zmiennych towarzyszących, które opisują jakość środowiska, głównie zmiennych fizycznych, takich jak ilość opadów, średnia temperatura dobowa, długość okresu wegetacji, żyzność gleby. Modele mieszane regresji łącznej z jedną taką zmienną towarzyszącą podał Shukla [52]. Modele te zostały przedyskutowane i wzbogacone w sferze teorii statystycznej przez Piepho [48, 49] dla jednej zmiennej towarzyszącej oraz przez van Eeuwijka i in. [55] dla wielu zmiennych towarzyszących.

Doskonalszą alternatywą analizy regresji łącznej są metody statystyki wielowymiarowej, takie jak analiza składowych głównych, analiza współrzędnych głównych oraz analiza czynnikowa [4, 5, 16, 18, 24, 58]. Metody te opierają się na założeniu, że reakcję cechy każdego genotypu na środowisko w klasyfikacji dwukierunkowej z I genotypami i J środowiskami, można przedstawić w J -wymiarowej przestrzeni liniowej [13, 15, 16, 18, 28]. Przydatność analizy składowych głównych do interpretacji interakcji genotypowo-środowiskowej wzrosła, odkąd Zobel i in. [61] stworzyli nową zintegrowaną metodę, zwaną analizą addytywnych efektów głównych i multiplikatywnej interakcji, (ang. *the additive main effects and multiplicative interaction analysis*, w skrócie AMMI analysis). Jest ona metodą opartą na modelu AMMI, tzn. na dwukierunkowym modelu analizy wariancji z efektami interakcyjnymi, wyrażonymi w postaci multiplikatywnej z wykorzystaniem co najmniej jednej składowej

głównej [25, 48, 58, 61]. Cytowani autorzy rozpatrywali stały model AMMI, natomiast Piepho [49] oraz Piepho i van Eeuwijk [50] stworzyli podstawy modelu mieszanego AMMI i zasady analizy danych przy użyciu procedury REML.

Analiza AMMI jest trudniejsza w modelowaniu i interpretacji, niż analiza regresji łącznej [25, 58]. Analiza regresji łącznej oraz analiza AMMI z jedną składową główną wywodzą się z tego samego modelu stałego [61] lub mieszanego [49]. Jednak model regresji łącznej może wyjaśniać co najwyżej taką część zmienności efektów interakcyjnych, co pierwsza składowa główna w modelu AMMI [60].

W wielu badaniach eksperymentalnych stwierdzono, że analiza AMMI była zwykle bardziej efektywna w wyjaśnianiu interakcji genotypowo-środowiskowej niż analiza regresji łącznej, jeżeli wzięto pod uwagę więcej niż jedną składową główną w pierwszej wymienionej metodzie [3, 18, 31, 51, 53, 56, 60].

Ze względu na różnorodność możliwości i wnikliwość wnioskowania, metoda AMMI oraz inne metody wywodzące się z niej, a także pokrewne metody graficzne [58] stają się obecnie technikami statystycznymi nieomal standardowo stosowanymi na świecie do różnorodnych badań interakcji genotypowo-środowiskowej oraz analizy stabilności i adaptacji genotypów pod względem jednej lub wielu cech jednocześnie. Obecny stan wiedzy na temat teorii i zastosowań wymienionych tutaj tylko hasłowo najnowszych metod statystycznych zawiera monografia Yana i Kanga [58].

Jednowymiarowe metody nieparametryczne. Nieparametryczne miary stabilności są oparte na ważonych lub nie ważonych różnicach rang cechy ilościowej każdego genotypu w badanych środowiskach [26, 27]. Są one miarami dla stabilności według koncepcji dynamicznej. Chociaż nie wymagają one założeń o normalności efektów losowych w modelach stałych lub mieszanych tak, jak miary parametryczne, nieparametryczne miary stabilności nie znalazły dotychczas szerszego zastosowania.

Wielowymiarowe metody nieparametryczne. Wśród metod analizy skupień, niektóre z nich mają zastosowanie w analizie stabilności [36, 37, 53]. Metody te pozwalają na grupowanie genotypów o podobnej reakcji na środowiska, czyli o podobnej stabilności i adaptacji. Najbardziej przydatna do tych badań jest rodzina metod analizy skupień bezpośrednio związanych z analizą wariancji w taki sposób, że większość zmienności efektów interakcyjnych lub genotypowych może być przypisana różnicom międzygrupowym, podczas, gdy zmienność wewnątrzgrupowa jest mała [35]. W obrębie tej rodziny metod wszystkie warianty uwzględniają kryteria statystyczne dla punktów przecięcia dendrogramów. Jedną z tych metod, uwzględniającą miary stabilności w analizie regresji łącznej, stosowali z powodzeniem Lin i Binns [34] dla czterech zbiorów danych z serii doświadczeń odmianowych.

Powtarzalność w latach ocen miar stabilności. Leon i Becker [32] wykonali badania na ośmiu seriach wielokrotnych i wieloletnich doświadczeń odmianowych z pszenicą ozimą i jarą oraz jęczmieniem jarym i owsem. Rozpatrywali oni średnie genotypowe oraz wszystkie omówione wyżej parametryczne miary stabilności. Autorzy przyjęli, że miary stabilności wyznaczone dla kombinacji miejscowości \times lata są

najbardziej wiarygodne i miarodajne dla praktycznej oceny genotypu w obrębie rejonu docelowego (pogląd ten jest potwierdzony przez wyniki badań Nabugoomu i in. [44]). Wyznaczano oceny miar stabilności i średnich oddzielnie dla każdego roku serii doświadczeń. Jako wskaźnik powtarzalności tych miar w latach zastosowano współczynnik korelacji rang Spearmana pomiędzy ocenami miar dla każdego roku serii doświadczeń i dla kombinacji miejscowości \times lata. Stwierdzono największą powtarzalność w latach dla średnich genotypowych oraz wariancji środowiskowej i współczynnika regresji. Mała powtarzalność odnosiła się do wariancji odchylen od regresji i współczynnika determinacji. Stosunkowo największą powtarzalność dla wszystkich miar stwierdzono u pszenicy jarej i owsa. Współczynnik korelacji rang Spearmana dla parametrów stabilności u pszenicy jarej wynosił od 0,63 do 0,83, natomiast dla owsa od 0,37 do 0,74. Podobne wyniki oceny powtarzalności w latach dla miar stabilności uzyskali Leon i Becker [32] dla pszenicy. Powtarzalność średnich genotypowych w tych badaniach okazywała się znacznie większa, niż dla miar stabilności. Leon i Becker [32] przekonują, że głównym sprawcą niskiej powtarzalności miar stabilności w latach jest interakcja genotypy \times lata.

Metody selekcji genotypów stabilnych w sensie rolniczym oraz o szerokiej lub wąskiej adaptacji

Szeroką (ogólną) adaptacją genotypu nazywa się umowną przewagę poziomu jego cech produkcyjności rolniczej (głównie plonu) nad badanymi genotypami w większości miejscowości docelowego rejonu uprawy [6, 10, 29, 30, 33, 34, 36, 40, 53, 54]. Jako cechy rolnicze świadczące o produkcyjności roślin, rozpatrywane są zwykle takie, jak odporność na choroby, efektywność wykorzystania zasobów środowisko-uprawowych, najczęściej zaś plon rolniczy albo jego składowe lub inne cechy plonotwórcze. Można zdefiniować ściślej szeroką adaptację genotypu, to znaczy jako normę, określającą jego zachowanie względem jednej z wymienionych cech na poziomie nie niższym, niż średnia ogólna badanych genotypów we wszystkich miejscowościach docelowego rejonu rolniczego [20, 40, 43, 48].

Wąską (specyficzną) adaptacją genotypu nazywa się umowne przeważanie poziomu jego cech produkcyjności rolniczej nad badanymi genotypami w odpowiednio małym zakresie (lub różnych zakresach) zmienności warunków siedliskowych w miejscowościach badanego rejonu uprawy [5, 29, 30, 34, 36, 43, 58].

Szeroka lub wąska adaptacja genotypu może odnosić się do warunków pogodowych w danym roku, w kilku latach lub wielu (populacji) lat [2, 32, 58].

Odmiany o wąskiej adaptacji pod względem plonu mogą być zalecane do niektórych rodzajów siedlisk, do których są dostosowane, tzn. tamże wysoce produktywnie. Odmiany o szerokiej adaptacji pod względem plonu mogą być zalecane dla

całego docelowego rejonu uprawy rozpatrywanego gatunku. Jak wspomnieliśmy wcześniej, w rolnictwie szczególnie pożądane są odmiany o szerokiej adaptacji [10, 29, 36, 46, 53, 54].

Z badań eksperymentalnych w genetyce i hodowli roślin wynika, że genotypy o szerokiej adaptacji względem plonu rolniczego to przeważnie te, które w prawie każdym roku wyróżniają się zarówno względnie wysokimi średnimi genotypowymi, jak i reakcją plonu na środowiska w miejscowościach zbliżoną do normy reakcji stabilnej w sensie rolniczym [10, 29, 40, 53]. Zatem wybór genotypów najbardziej zbliżonych, wśród badanych, do tych o szerokiej adaptacji względem plonu, na podstawie danych w klasyfikacji genotypy \times środowiska, może być oparty na wskaźnikach selekcyjnych, stanowiących odpowiednio sformalizowaną, łączną informację o średnim plonie genotypu w rejonie i jego stabilności (ang. *performance-stability measure*). Zaproponowano wiele takich wskaźników selekcyjnych [26, 27, 29, 30, 40, 58]. Można je podzielić na dwie grupy: grupa wskaźników parametrycznych i grupa wskaźników nieparametrycznych.

Selekcyjne wskaźniki parametryczne. Wskaźniki te uwzględniają jednocześnie różne parametry modelu statystycznego ANOVA dla danych w klasyfikacji dwukierunkowej, tj. średnie dla kombinacji genotypy \times środowiska, średnie genotypowe oraz znane miary stabilności. Jeden z takich wskaźników, zwany kryterium YS-Kanga, był stosowany przez Mądrego [40]. Finlay i Wilkinson [23] zaproponowali wskaźnik selekcyjny oparty na średniej genotypowej i współczynniku regresji, który był stosowany także przez Kemptona [31], Eskridge'a [22] i Kanga ze współpracownikami (zob. Kang [29]).

Kolejną propozycją parametrycznego wskaźnika średniej i stabilności jest miara nadrzędności genotypów Lina i Binnsa [33]. Jest ona zdefiniowana jako średni kwadrat odległości średniej plonu danego genotypu od największej średniej w miejscowościach. Natomiast Eskridge [22], wykorzystując pomysł teorii decyzji, znany jako reguła *safety-first*, wprowadził kolejne indeksy parametryczne, które określają prawdopodobieństwo plonowania danego genotypu w rejonie poniżej określonej wartości, czyli ryzyko zawodnego plonowania genotypu. Indeksy te są funkcjami średniej genotypowej, wariancji stabilności lub parametrów w analizie regresji łącznej.

Selekcyjne wskaźniki nieparametryczne. Tę grupę wskaźników selekcyjnych stanowią nieparametryczne mierniki średniej i stabilności. Magari i Kang [38] opracowali i stosowali wiele, kolejno doskonalonych, wskaźników średniej i stabilności, stanowiących nie ważoną i ważoną sumę rang genotypów względem średniej i wariancji stabilności plonu lub, zamiast niej, współczynnika regresji i wariancji reszt regresyjnych. Stwierdzono wyraźną zgodność wartości wielu z tych wskaźników w międzynarodowych seriach doświadczeń odmianowych z kukurydzą [29].

Hühn [26, 27] zaproponował wiele miar tego rodzaju. Są one oparte na ważonych i nie ważonych średnich dla różnic rang każdego genotypu w badanych środowiskach. Selekcyjne wskaźniki nieparametryczne mają pewną zaletę praktyczną, ponieważ nie

wymagają normalności rozkładu efektów losowych w modelu analizy wariancji. Niestety nie są pozbawione wad. Nie odróżniają one genotypów o stabilności w sensie biologicznym (statycznym) od tych, które wykazują stabilność w sensie rolniczym (dynamicznym). W konsekwencji tego równie wysoko lokują one genotypy o zbliżonych średnich genotypowych i stabilnych zarówno w sensie rolniczym, jak i biologicznym.

Dotychczas nie zbadano przekonująco skuteczności żadnego ze wspomnianych kryteriów w wyborze genotypów o szerokiej adaptacji. Mądry [40] wysunął przypuszczenie o dobrej skuteczności kryterium YS-Kanga w wyborze genotypów spełniających normę szerokiej adaptacji względem plonu. Autor potwierdził tę skuteczność na danych dla plonu ziarna pszenicy jarej z trzech wielokrotnych, jednorocznych serii doświadczeń odmianowych oraz plonu ziarna owsa z jednej takiej serii doświadczeń odmianowych w rozpatrywanych rejonach uprawy.

Do oceny genotypów w kierunku wąskiej adaptacji i selekcji odmian wąsko zaadaptowanych stosuje się głównie miary stabilności oparte na modelach regresji łącznej [34, 43, 53] oraz podejścia wynikające z pomysłu miary nadrzędności genotypów [33].

Podsumowanie

Od początku lat dwudziestych XX wieku opracowano wiele różnych podejść statystycznych, modeli oraz miar i metod analitycznych, które są przydatne w ocenie i wyjaśnianiu interakcji genotypowo-środowiskowej. Najczęściej stosowanym podejściem do interpretacji tej interakcji w hodowli i rejonizacji odmian jest analiza stabilności i, stanowiąca jej pogłębienie, analiza adaptacji genotypów w docelowym rejonie uprawowym. Metody te można podzielić na cztery następujące grupy: jednowymiarowe i wielowymiarowe metody parametryczne oraz jednowymiarowe i wielowymiarowe metody nieparametryczne. Większość z nich jest oparta na stałych i mieszanych modelach liniowych i multiplikatywnych (z efektami addytywnymi i multiplikatywnymi).

Niektóre parametry tych modeli są nazywane miarami stabilności genotypów. Te miary służą do analizy stabilności genotypów, polegającej głównie na ocenie podobieństwa reakcji ich cechy na warunki środowiskowe w danym rejonie uprawy do normy stabilności w sensie rolniczym (stabilności dynamicznej). W ten sposób można wskazać takie genotypy, wśród badanych w serii doświadczeń odmianowych, których ważne cechy produkcyjności, jakości plonu lub odporności na stresy, choroby i szkodniki reagują proporcjonalnie na własności środowiska, mierzone za pomocą średnich badanej cechy. Genotypy o takim trendzie reakcji są nazywane genotypami stabilnymi w sensie rolniczym lub dynamicznym [8].

Jednym z najczęściej stosowanych rodzajów modeli w analizie stabilności i adaptacji genotypów są modele regresji łącznej. Ostatnio coraz częściej stosuje się na świecie skuteczniejsze metody, oparte na modelach wielowymiarowych, stanowiących rozwinięcia

modeli regresji łącznej. Wśród nich najbardziej efektywne w interpretacji interakcji genotypowo-środowiskowej pod różnymi kątami są modele AMMI oraz metody oparte na nich i pokrewne metody graficzne [58]. Stają się one współczesnym standardem statystycznym w metodyce oceny interakcji genotypowo-środowiskowej roślin w kierunku, między innymi, analizy stabilności i adaptacji genotypów. W Polsce metoda AMMI i inne metody pokrewne jeszcze nie znalazły zastosowania.

Na podstawie wykonanych analiz rzeczywistych danych doświadczalnych można sądzić, że podane w pracy parametryczne i nieparametryczne kryteria, ułatwiają skuteczny wybór takich genotypów, których produktywność w populacji środowisk (zwykle miejscowości w rejonie uprawy) świadczy o największym podobieństwie do normy szerokiej adaptacji genotypu.

Leon i Becker [32] stwierdzają, że chociaż stabilność plonowania genotypów jest jednym z najważniejszych celów badań w praktycznej hodowli roślin, to jednak statystyczna analiza tego atrybutu potencjalnej odmiany jest rzadko wykonywana w programie hodowlanym i doświadczalnictwie odmianowym. Według nich, ważną przyczyną tego stanu rzeczy jest niska powtarzalność (zgodność) w latach miar stabilności, spowodowana głównie przez interakcję genotypy \times lata. Potwierdzają to wyniki badań wykonanych przez wspomnianych autorów oraz innych badaczy [4, 5, 29, 30].

Literatura

- [1] Aastveit A.H., Mejza S. 1992. A selected bibliography on statistical methods for the analysis of genotype \times environment interaction. *Biul. Oceny Odm.* 25: 83–97.
- [2] Adamczyk J. 1998. Przegląd metod hodowli kukurydzy i ich skuteczność w praktyce. *Biuletyn IHAR* 208: 123–129.
- [3] Annicchiarico P. 1997. Joint regression vs AMMI analysis of genotype-environment interactions for cereals in Italy. *Euphytica* 94: 53–62.
- [4] Annicchiarico P. 2002. Defining adaptation strategies and yield-stability targets in breeding programmes. W: M.S. Kang (red.) *Quantitative Genetics, Genomics and Plant Breeding*. CAB International Wallingford, UK: 365–383.
- [5] Annicchiarico P. 2002. Genotype \times environment interactions-Challenges and opportunities for plant breeding and cultivars recommendations. FAO, Rome.
- [6] Baker R.J. 1988. Tests of crossover genotype-environmental interactions. *Can J. Plant Sci.* 68: 405–410.
- [7] Basford H.E., Cooper M. 1998. Genotype \times environment interactions and some considerations of their implications for wheat breeding in Australia. *Aust. J. Agric. Res.* 49: 153–174.
- [8] Becker H.C., Leon J. 1988. Stability analysis in plant breeding. *Plant Breeding* 101: 1–23.
- [9] Brancourt-Hulmel M., Biarnes-Dumoulin V., Denis J.B. 1997. Points de repere dans l'analyse de la stabilite et de l'interaction genotype-milieu en amelioration des plantes. *Agronomie* 17: 219–246.

- [10] Braun H.J., Rajaram S., van Ginkel M. 1996. CIMMYT's approach to breeding for wide adaptation. *Euphytica* 92: 175–183.
- [11] Caliński T. 1960. On a certain statistical method of investigating interaction in serial experiments with plant varieties. *Bull. de l'Acad. Polonaise des Sci.* 8: 565–568.
- [12] Caliński T. 1966. On the distribution of the F-type statistics in the analysis of a group of experiments. *J. Roy. Stat. Soc. Series B.* 28: 526–542.
- [13] Caliński T., Czajka S., Kaczmarek Z. 1979. Analiza interakcji genotypowo-środowiskowej. 3. Zastosowanie analizy regresji oraz analizy składowych głównych. IX Coll. Metodol. z Agrobiom., Warszawa, Stare Pole PAN: 5–28.
- [14] Caliński T., Czajka S., Kaczmarek Z. 1980. Analiza jednorocznej serii ortogonalnej doświadczeń odmianowych ze szczególnym uwzględnieniem interakcji odmianowo-środowiskowej. 1. Analiza ogólna. *Biul. Oceny Odmian* 12: 67–81.
- [15] Caliński T., Czajka S., Kaczmarek Z. 1983. Analiza jednorocznej serii ortogonalnej doświadczeń odmianowych ze szczególnym uwzględnieniem interakcji odmianowo-środowiskowej. 1. Analiza szczegółowa. *Biul. Oceny Odmian* 15: 39–60.
- [16] Caliński T., Czajka S., Kaczmarek Z. 1997. A multivariate approach to analysing genotype-environment interactions. W: Krajewski P., Kaczmarek Z. (red.), *Advances in Biometrical Genetics*, Poznań: 3–14.
- [17] Caliński T., Czajka S., Kaczmarek Z., Krajewski P., Siatkowski I. 1995. SERGEN-a computer program for the analysis of series of variety trials. *Biuletyn Oceny Odmian* 26–27: 39–41.
- [18] Crossa J. 1990. Statistical analysis of multilocation trials. *Adv. in Agronomy* 44: 55–85.
- [19] Denis J.B., Piepho H.P., van Eeuwijk F. 1997. Modelling expectation and variance for genotype by environment data. *Heredity* 79: 162–171.
- [20] Eberhart S.A., Russell W.A. 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.* 6: 36–40.
- [21] Elandt R. 1956. O pewnych testach interakcji w doświadczeniach wieloletnich i wielokrotnych. Zagadnienie rejonizacji. *Zast. Matem.* 3: 8–45.
- [22] Eskridge K.M. 1990. Selection of stable cultivars using a safety-first rule. *Crop Sci.* 30: 369–374.
- [23] Finlay, K.W., Wilkinson G.N. 1963 The analysis of adaptation in a plant-breeding program. *Aust. J. Agric. Res.* 14: 742–754.
- [24] Freeman G.H. 1973. Statistical methods for the analysis of genotype-environment interactions. *Heredity* 31: 339–354.
- [25] Gauch H.G. 1992. Statistical analysis of regional yield trials. AMMI analysis of factorial designs. Elsevier, Amsterdam.
- [26] Hühn M. 1990. Nonparametric measures of phenotypic stability. Part I. Theory. *Euphytica* 47: 189–194.
- [27] Hühn M. 1990. Nonparametric measures of phenotypic stability. Part II. Applications. *Euphytica* 47: 195–201.
- [28] Kaczmarek Z. 1986. Analiza doświadczeń wielokrotnych zakładanych w blokach niekompletnych. *Roczniki AR w Poznaniu, Rozprawy Naukowe*, Poznań.
- [29] Kang M.S. 1998. Using genotype-by-environment interaction for crop cultivar development. *Adv. in Agronomy* 62: 200–252.

- [30] Kang M.S. 2002. Genotype-environment interaction: Progress and prospects. W: M.S. Kang (red.) Quantitative Genetics, Genomics and Plant Breeding. CAB International Wallingford, UK: 221–243.
- [31] Kempton R.A. 1984. The use of biplots in interpreting variety by environment interactions. *J. Agric. Sci. Cambridge* 103: 123–135.
- [32] Leon J., Becker H.C. 1988. Repeatability of some statistical measures of phenotypic stability – correlations between single year results and multi years results. *Plant Breeding* 100: 137–142.
- [33] Lin C.S., Binns M.R. 1988. A superiority measure of cultivar performance for cultivar x location data. *Can. J. Plant Sci.* 68: 193–198.
- [34] Lin C.S., Binns M.R. 1991. Assessment of a method for cultivar selection based on regional trial data. *Theor. Appl. Genet.* 82: 379–388.
- [35] Lin C.S., Butler G. 1990. Cluster analyses for analyzing two-way classification data. *Agron. J.* 82: 344–348.
- [36] Lin C.S., Binns M.R. 1994. Concepts and methods for analyzing regional trial data for cultivar and location selection. *Plant Breeding Reviews* 12: 271–297.
- [37] Lin C.S., Binns M.R., Lefkovitch L.P. 1986. Stability analysis: Where do we stand? *Crop Sci.* 26: 894–900.
- [38] Magari R., Kang M.S. 1993. Genotype selection via yield-stability statistic in maize yield trials. *Euphytica* 70: 105–111.
- [39] Magari R., Kang M.S. 1997. SAS-STABLE: Stability analysis of balanced and unbalanced data. *Agron. J.* 90: 929–932.
- [40] Mądry W. 2002. Skuteczność kryterium YS-Kanga, opartego na średniej i stabilności plonu w wyborze genotypów zbóż o szerokiej adaptacji w rejonie uprawnym. *Roczn. Nauk Rol.* 116: 11–24.
- [41] Mądry W., Rajfura A. 2003. Analiza statystyczna miar stabilności na podstawie danych w klasyfikacji genotypy × środowiska. Część I. Model mieszany Scheffégo-Calińskiego i model regresji łącznej. *Coll. Biom.* 181–206.
- [42] Mądry W. 2003. Analiza statystyczna miar stabilności na podstawie danych w klasyfikacji genotypy × środowiska. Część II. Model mieszany Shukli i model regresji łącznej. *Coll. Biom.*: 207–220.
- [43] Mądry W. 2003. Zastosowanie modeli mieszanych Shukli i regresji łącznej do analizy stabilności i adaptacji genotypów. Część II. Przykład dla pszenicy jarej. *Biuletyn IHAR.*
- [44] Nabuoomu F., Kempton R.A., Talbot M. 1999. Analysis of series of trials where varieties differ in sensitivity to locations. *J. Agric. Biol. Env. Stat.* 4: 310–325.
- [45] Neyman J. 1932. O metodach interpretacji wyników w wielokrotnych doświadczeniach rolniczych. *Roczn. Nauk Roln. i Leś.* 28: 154–210.
- [46] Piepho H.P. 1996. Analysis of genotype-by-environment interaction and phenotypic stability. W „Genotype-by-Environment Interaction”, red. Kang M.S., Gauch H.G. CRC Press, Boca Raton: 151–174.
- [47] Piepho H.P. 1996. Comparing cultivar means in multilocation trials when the covariance structure is not circular. *Heredity* 76: 198–203.
- [48] Piepho H.P. 1998. Methods for comparing the yield stability of cropping systems – a review. *J. Agron. Crop Sci.* 180: 193–213.
- [49] Piepho H.P. 1999. Stability analysis using the SAS system. *Agron. J.* 91: 154–160.

- [50] Piepho, H.P., van Eeuwijk F.A. 2002. Stability analyses in crop performance evaluation. W: Kang M. (red.): Crop improvement: Challenges in the twenty-first century. Food Products Press, Binghamton, New York: 307–342.
- [51] Pinnschmidt H.O., Hovmoller M.S. 2002. Genotype × environment interactions in the expression of net blotch resistance in spring and winter barley varieties. *Euphytica* 125: 227–243.
- [52] Shukla G.K. 1972. Some statistical aspects of partitioning genotype × environment components of variability. *Heredity* 29: 237–245.
- [53] Sivapalan S., O'Brien L.O., Ortiz-Ferrara G., Hollamby G.J., Barclay I., Martin P.J. 2000. An adaptation analysis of Australian and CIMMYT/ICARDA wheat germplasm in Australian production environments. *Aust. J. Agric. Res.* 51: 903–915.
- [54] Troyer A.F. 1996. Breeding widely adapted, popular maize hybrids. *Euphytica*, 92: 163–174.
- [55] van Eeuwijk F.A., Denis J.B., Kang M.S. 1996. Incorporating additional information on genotype and environments in models for two-way genotype by environment tables. W: „Genotype-by-Environment Interaction”, red. Kang M.S., Gauch H.G., CRC Press, Boca Raton, USA: 15-50.
- [56] Wamatu J.N., Thomas E., Piepho H.P. 2003. Responses of different arabica coffee (*Coffea arabica* L.) clones to varied environmental conditions. *Euphytica* 129: 175–182
- [57] Westcott B. 1986. Some methods of analysing genotype-environment interaction. *Heredity* 56: 243–253.
- [58] Yan W., Kang M.S. 2003. GGE biplot analysis. A graphical tool for breeder, geneticists, and agronomists. CRC Press, Boca Raton, USA.
- [59] Yates F., Cochran W.G. 1938. The analysis of groups of experiments. *J. Agric. Sci.* 28: 556–580.
- [60] Yau S.K. 1995. Regression and AMMI analyses of genotype x environment interactions: an empirical comparison. *Agron. J.* 87: 121–126.
- [61] Zobel R.W., Wright M.W., Gauch H.G. 1988. Statistical analysis of a yield trial. *Agron. J.* 80: 388–393.

Statistical models and methods used to analyses of genotype-environment interaction, stability and adaptation

Key words: genotype-environment interaction, stability measures, stability analysis, adaptation analysis, yield, AMMI analysis, joint regression analysis, mixed models

Summary

Most common approach to interpretation of genotype–environment interaction (G×E interaction) for breeding and variety recommendation purposes is stability and adaptation analysis of genotypes in a target region of cultivation. The aim of this paper was to review very rich both scientific and practical achievements in statistical methodology of stability and adaptation analysis of genotypes. The methods used could be

divided into three groups: univariate parametric methods, univariate nonparametric methods and multivariate methods. Most of the methods are based on both fixed and mixed linear and multiplicative models. Stability measures defined in many models are useful to evaluating similarity of a genotype trait response to environmental conditions in a target region to a norm (concept) of dynamic (agronomic) stability which has been introduced by Becker and Leon (1988). Joint regression models belong to those most often used in considered studies. Recently, multivariate models and methods have become a standard statistical tool in interpreting $G \times E$ interaction for various purposes. They are extensions of the conventional joint regression models, both fixed and mixed ones. Among them, AMMI models and related methods have been most effective and, then often used in field experimentation. The AMMI models incorporate both additive and different kinds of multiplicative components. Some parametric and nonparametric criteria, incorporating both yield-means and yield-stability measures can be effective to selecting such genotypes which productivity in a target region indicates their wide adaptation.