

國立臺灣大學生物資源暨農學院農藝學系



碩士論文

Department of Agronomy

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master's Thesis

番茄重組自交族群 CLN4220 果實產量相關性狀變異的
遺傳組成分析

Analysis of the Genetic Composition for Phenotypic Vari-
ation of Fruit Yield-related Traits in the Tomato Recombi-
nant Inbred Population CLN4220

林宥任

Yu-Jen Lin

指導教授：陳凱儀 博士

Advisor: Kai-Yi Chen, Ph.D.

中華民國 113 年 1 月

January 2024

致謝



在完成這份論文後，我想首先感謝我的指導教授——陳凱儀老師，除了提供我研究上的指導與支持，給出的建議也總是能直指我自己的盲區。從您身上所展現出的開放、包容、以及身為學者對待研究嚴謹的態度，是這兩年半時間中激勵我持續精進的最大動力。同時我也要感謝台大農藝所育種組所有教授老師們：謝謝您們曾與我分享各種美好的知識以及寶貴的經驗。也感謝蔡育彰老師與楊雯如老師願意撥冗參加我的口試，並協助這篇論文的修改。其次，我要感謝 213 研究室的各位學長姐與同學對我的各種協助。感謝牧忱學長與我分享種植番茄的經驗，並幫我分擔田間工作，讓我的研究能快速步入正軌。感謝雅涵學姊在論文寫作與實驗室運作上給予我諸多建議與幫助。特別感謝與我同時使用 CLN4220 進行實驗的育賢，不僅是完成 DNA 定序、並提供基因型分型資料在我的論文中使用，還總是幫我處理未能完成的田間或日常工作，是本篇論文得以順利完成背後的最大功臣。最後，我要感謝我的父母，讓我在台北七年的求學日子裡能無憂無慮去追逐自己想做的事情。也感謝我的女朋友郁萱一直以來對我的鼓勵與陪伴。此外還有好多沒來得及感謝的人事物，一切盡在不言中，謝謝你們。

摘要



高溫是影響番茄生產的主要逆境因子，尤其在台灣的夏季造成嚴重的產量損失。隨著全球平均氣溫的逐漸升高，對於番茄耐熱性的育種研究也愈發重要。番茄的花與果實容易受到高溫的影響，造成花朵數、果實數、結果率等產量相關性狀的下降，最終導致產量的損失。為了探討長期和緩高溫影響產量相關性狀背後的遺傳高溫與常溫試驗、調查外表型變異、並進行數量性狀基因座定位。外表型調查的結果顯示長期和緩高溫無論在田間或溫室都造成花序上果實數量與結果率的下降。在高溫下，結果率與果實數的相關性比常溫時更加緊密，且花朵數與果實數的相關性降低。數量性狀基因座分析的結果顯示在 1 號染色體 51.6 cM 至 69 cM 處存在一個在所有環境下皆與花朵數相關的基因座，並在 2、3、4、5、6、7 與 12 號染色體上也定位到各種產量相關性狀的基因座。本研究的結果展示了番茄重組自交族群 CLN4220 產量相關性狀在不同栽培設施下對高溫的反應，並發現許多與這些性狀相關的遺傳因子，這些都是後續進行番茄耐熱育種研究時重要的參考資料。

關鍵字：番茄、熱逆境、花朵、果實、產量相關性狀、數量性狀基因座

Abstract



High temperature poses a significant challenge to tomato production, particularly during the summer months in Taiwan. Research on heat tolerance in tomatoes has become increasingly important as global temperatures rise. Under high-temperature conditions, tomato flowers and fruits are particularly vulnerable, leading to reduced yield-related traits such as flower number, fruit number, and fruit set, ultimately resulting in yield loss. To investigate the genetic composition underlying the effects of long-term mild heat on yield-related traits, a recombinant inbred population, CLN4220, was used to study phenotypic variation and map quantitative trait locus in both field and greenhouse settings under high and ambient temperatures. The phenotypic results showed that long-term mild heat caused a decrease in the fruit number and the fruit set on the inflorescence in both field and greenhouse conditions. The correlation between fruit set and fruit number was stronger at higher temperatures than ambient temperatures, while the correlation between flower number and fruit number was reduced. Eventually, the quantitative trait locus analysis identified a locus associated with flower number in all environments at 51.6cM to 69cM of chromosome 1. Additionally, loci for various yield-related traits were found on chromosomes 2, 3, 4, 5, 6, 7, and 12. These findings provide insights into the response of tomato yield-related traits to high temperatures in different cultivation facilities and reveal the genetic factors controlling these traits. This information will be valuable for future research on heat tolerance breeding in tomatoes.

Keywords: Tomato, heat stress, flower, fruit, yield-related traits, quantitative trait loci

目次



致謝	I
摘要	II
Abstract	III
目次	IV
圖次	V
表次	VI
外表型性狀縮寫表.....	VII
第一章 前言	1
第二章 材料與方法	4
第一節 植物材料	4
第二節 試驗設計	5
第三節 栽培管理	7
第四節 外表型調查方法	9
第五節 外表型資料分析方法	13
第六節 基因型分型與連鎖圖譜構建	15
第七節 數量性狀基因座定位與分析.....	16
第三章 結果	17
第一節 田間與溫室溫濕度觀測結果	17
第二節 全季度七個重點性狀外表型資料分析.....	23
第三節 各季度性狀外表型資料分析	36
第四節 連鎖圖譜與數量基因座定位	50
第四章 討論	60
第五章 結論	67
參考文獻	68
附錄	74



圖次

圖一：2021SP 試驗期間溫度變化圖	19
圖二：2021SM 試驗期間溫度變化圖	19
圖三：2022SP 試驗期間溫度變化圖	20
圖四：2022SM 試驗期間溫度與濕度變化圖	21
圖五：2023SP 試驗期間溫度與濕度變化圖	21
圖六：全部五季度的綠肩（GreenShoulder）外表型值堆疊直方圖	28
圖七：全部五季度除綠肩以外六個重點性狀外表型值盒狀圖	29
圖八：七重點性狀間相關性矩陣	33
圖九：七重點性狀主成分分析雙標圖	34
圖十：2021SP 所調查 17 個外表型性狀間相關性矩陣與 K-medoid 分群結果....	40
圖十一：2021SM 所調查 14 個外表型性狀間相關性矩陣與 K-medoid 分群結果...	41
圖十二：2022SP 所調查 14 個外表型性狀間相關性矩陣與 K-medoid 分群結果...	42
圖十三：2022SM 所調查 43 個外表型性狀間相關性矩陣與 K-medoid 分群結果...	43
圖十四：2023SP 所調查 43 個外表型性狀間相關性矩陣與 K-medoid 分群結果...	44
圖十五：結果率與果實重量在五個季度中與其構成性狀之相關性歸納	45
圖十六：以四種花序上指標選拔 10 個產量最高品系盒狀圖.....	49
圖十七：以四種花序上指標選拔 10 個收穫果實數最高品系盒狀圖.....	49
圖十八：由 236 個 SNP 分子標誌所構建的 CLN4220 連鎖圖譜	52
圖十九：使用簡單區間定位法定位在第 1 號染色體上之所有性狀	57
圖廿：使用簡單區間定位法定位在第 2 至第 7 號染色體上之所有性狀	58
圖廿一：使用簡單區間定位法定位在第 8 至第 12 號染色體上之所有性狀	59

表次

表一：全季度 2164 植株七重點性狀變方分析表	26-27
表二：以 Cullis 方法估算全季度 2164 植株七性狀廣義遺傳率	27
表三：兩親本 Siberia 與 Tstar 於各季度下七個重點性狀平均外表型值	35
表四：CLN4220 連鎖圖譜各染色體(連鎖群)上分子標誌數目、長度與間距	53
表五：CLN4220 數量性狀基因座定位結果	54-56



外表型性狀縮寫表



英文縮寫	英文全名	中文全名
GreenShoulder	Green Shoulder	綠肩
Inf 1 PN	1 st Inflorescence Pedicel Number	第一花序花梗數
Inf 1 FLN	1 st Inflorescence Flower Number	第一花序花朵數
Inf 1 FRN	1 st Inflorescence Fruit Number	第一花序果實數
Inf 1 FLR	1 st Inflorescence Flowering Rate	第一花序開花率
Inf 1 FS	1 st Inflorescence Fruit Set	第一花序結果率
Inf 1 PFS	1 st Inflorescence Pedicel Fruit Set	第一花序花梗結果率
Inf 2 PN	2 nd Inflorescence Pedicel Number	第二花序花梗數
Inf 2 FLN	2 nd Inflorescence Flower Number	第二花序花朵數
Inf 2 FRN	2 nd Inflorescence Fruit Number	第二花序果實數
Inf 2 FLR	2 nd Inflorescence Flowering Rate	第二花序開花率
Inf 2 FS	2 nd Inflorescence Fruit Set	第二花序結果率
Inf 2 PFS	2 nd Inflorescence Pedicel Fruit Set	第二花序花梗結果率
Inf avg PN	Average Inflorescence Pedicel Number	花序平均花梗數
Inf avg FLN	Average Inflorescence Flower Number	花序平均花朵數
Inf avg FRN	Average Inflorescence Fruit Number	花序平均果實數
Inf avg FLR	Average Inflorescence Flowering Rate	花序平均開花率
Inf avg FS	Average Inflorescence Fruit Set	花序平均結果率
Inf avg PFS	Average Inflorescence Pedicel Fruit Set	花序平均花梗結果率
NormalInf 1 PN	1 st Normal Inflorescence Pedicel Number	第一正常花序花梗數
NormalInf 1 FLN	1 st Normal Inflorescence Flower Number	第一正常花序花朵數
NormalInf 1 FRN	1 st Normal Inflorescence Fruit Number	第一正常花序果實數
NormalInf 1 FLR	1 st Normal Inflorescence Flowering Rate	第一正常花序開花率
NormalInf 1 FS	1 st Normal Inflorescence Fruit Set	第一正常花序結果率
NormalInf 1 PFS	1 st Normal Inflorescence Pedicel Fruit Set	第一正常花序花梗結果率
NormalInf 2 PN	2 nd Normal Inflorescence Pedicel Number	第二正常花序花梗數
NormalInf 2 FLN	2 nd Normal Inflorescence Flower Number	第二正常花序花朵數
NormalInf 2 FRN	2 nd Normal Inflorescence Fruit Number	第二正常花序果實數

英文縮寫	英文全名	中文全名
NormalInf 2 FLR	2 nd Normal Inflorescence Flowering Rate	第二正常花序開花率
NormalInf 2 FS	2 nd Normal Inflorescence Fruit Set	第二正常花序結果率
NormalInf 2 PFS	2 nd Normal Inflorescence Pedicel Fruit Set	第二正常花序花梗結果率
NormalInf avg PN	Average Normal Inflorescences Pedicel Number	正常花序平均花梗數
NormalInf avg FLN	Average Normal Inflorescences Flower Number	正常花序平均花朵數
NormalInf avg FRN	Average Normal Inflorescences Fruit Number	正常花序平均果實數
NormalInf avg FLR	Average Normal Inflorescences Flowering Rate	正常花序平均開花率
NormalInf avg FS	Average Normal Inflorescences Fruit Set	正常花序平均結果率
NormalInf avg PFS	Average Normal Inflorescences Pedicel Fruit Set	正常花序平均花梗結果率
All FLN	Flower Number of All Inflorescences	單株花朵數
All FRN	Fruit Number of All Inflorescences	單株果實數
All FS	Fruit Set of All Inflorescences	單株結果率
Yield	Yield per Plant	單株產量
HavestFRN	Harvested Fruit Number	單株收穫果實數
FruitWeight	Fruit Weight	果實重量
NormalInf Number	Normal Inflorescence Number	正常花序數
NormalInf Ratio	Normal Inflorescence Ratio	正常花序比例
Date First Anthesis	Date of First Anthesis	最早開花日期
Date First Ripening	Date of First Ripening	最早果實成熟日期

第一章 前言



番茄是當今世界上最重要的果蔬作物。國際糧農組織估算當今番茄的全球總產值來到 1000 億美元，佔了果蔬類總產值的近十分之一，也是果蔬類裡面排名第一 (FAOSTAT, 2021)。在學術研究上，番茄基因組簡單、生長快速以及容易進行雜交與自交的特性，使其成為研究茄科植物與更年性果實植物的首選。然而番茄是在氣候涼爽的安地斯山脈馴化的作物，其不耐高溫的特性一直是困擾著農民與育種家的問題。早在 Peet 等人於 1997 年的研究中，當平均溫度從 25°C 提升至 29°C 時，番茄植株的果實數從平均 6.75 顆減少至 1.25 顆，而單株產量從 679.42 克下降至 117.32 克 (Peet et al., 1997)，揭示了高溫對番茄生產造成的負面影響。對於身處在亞熱帶的台灣，這樣的影響直接反映在產銷供應的穩定性上。台灣的農民考慮到夏季高溫潮濕的氣候條件，多選擇在秋冬季節種植番茄 (洪等人, 2019)，是造成夏季番茄供應稀少、價格昂貴的主因。而在這之上，全球暖化又將更進一步衝擊番茄的生產現況。與上世紀末相比，近十年的全球平均溫度已經升高了 1.1°C，並極有可能在 2040 年上升至 1.5°C 或更高溫 (IPCC, 2023)。據前人研究，全球平均氣溫的上昇除了可能造成番茄栽培面積的減少，也可能導致當前生產地區的產量下降 (Silva et al., 2017; Cammarano et al., 2022)。為了維持在高溫下番茄的正常生產，目前對於耐熱番茄的育種需求與日俱增，也突顯出番茄耐熱性以及其背後遺傳機制研究的重要性。

在研究番茄耐熱性上，氣溫是反映熱逆境嚴重程度的主要指標；儘管土壤溫度、冠層溫度也是另外兩個重要的指標，但前者還受到光照與濕度的影響，後者則受到濕度與植株蒸散效率的影響 (Shamshiri et al., 2018)。番茄的最適平均生長氣溫在 18.5 到 26.5°C 之間 (Jones 2007)。早期的多篇研究也指出高於 25°C 的平均氣溫就可能影響番茄的生長或果實發育 (Peet et al., 1997; Adams et al., 2001; Sato et al.,



2000)。而熱逆境依照持續的時間與溫度高低又可再分為短期熱休克 (short-term heat shock, STHS)、以及長期和緩高溫 (long-term mild heat, LTMH) 兩種：在 STHS 的試驗設計中，研究者通常僅給予植株數小時至數天的高溫處理，使用的溫度可高達 45°C；而 LTMH 則是將植株長期種植在溫度略高於最適生長溫度 5 至 10°C 的高溫中，持續時間長達數周或數月、或是整個生長階段 (Ayenan et al., 2019; Mesihovic et al., 2016)。儘管 STHS 容易操作，但番茄在 STHS 與 LTMH 下對高溫的反應並不相同 (Xu et al., 2017b; Sato et al., 2006)，因此在與田間高溫環境類似的 LTMH 下進行研究更能反映高溫下番茄生產的真實情況。在前人研究中，LTMH 無論在生理或是外表上都對番茄造成明顯的影響。在生理指標上，番茄的光合作用效率與細胞膜穩定性明顯受到 LTMH 的影響而下降 (Ayenan et al., 2019; Lee et al., 2022)；而在外表上，花朵與果實似乎比其他營養器官更容易受到高溫的負面影響。Lee 等人 (2022) 在回顧文章中提到葉片乾重、葉面積、植株高度、莖桿直徑這四個營養器官外表性狀對 LTMH 的反應在多篇研究中出現了分歧；與之相比，番茄的生殖器官受到 LTMH 的負面影響則是在多數研究中都同意的事實。在雄蕊上，由於花粉的減數分裂與小孢子發育容易受到高溫影響，在 LTMH 下的番茄在花粉數量與花粉活性上都顯著降低，並且被認為是造成高溫下低結果率的主要原因 (Xu et al., 2017b; Xu et al., 2022; Sato et al., 2000)；除了雄蕊，過去實驗透過將植株在常溫下所生產花粉人工授粉給高溫柱頭的方式證實了雌蕊稔性也會受到 LTMH 影響而降低 (Peet et al., 1997; Xu et al., 2017b)；此外，LTMH 可能造成單株花朵數、或花序上花朵數的減少 (Adams et al., 2001; Lohar & Peat, 1998; Peet et al., 1997; Xu et al., 2017b)；在 LTMH 的環境下，花朵也會出現形態的異常，最常見的有：花柱外突、花瓣與花藥錐的萎縮或消失、以及花苞的長期不發育等等 (Lohar & Peat, 1998; Al-samir et al., 2021)。在花序上，LTMH 可能造成整串花序的敗育 (Adams et al., 2001)。在果實發育方面，LTMH 可能影響供源與儲積之間的強弱，以及營養生長與生殖生長之間的比例，使果實分配到較少的乾物質，並造成產量的損失 (Adams et al., 2001;

Alsamir et al., 2021)。然而，儘管這些研究描述了 LTMH 對番茄花朵或果實外表上的影響，但這些影響背後的遺傳機制卻仍多不為我們所知。



近年來得益於分子遺傳技術的發展，分子標誌逐漸成為我們觀測 DNA 上遺傳變異的主要工具。在發展至今的眾多分子標誌技術中，單一核苷酸多型性 (single nucleotide polymorphisms, SNP) 在基因體上隨處可見的特性，提供了早期其他如簡單重複序列 (simple sequence repeats) 等分子標誌無法企及的分子標誌密度；在高通量定序平台與分析普及化的現在，SNP 分子標誌成本低廉、操作方便、與節省時間的特性使其成為最常見的分子標誌 (Agarwal et al., 2008; Mammadov et al., 2012)。在分子標誌相關的應用中，與數量性狀基因座 (quantitative trait loci, QTL) 相關的應用或許是最常見的。數量性狀的理論將連續性狀的外表型視為多個基因座與環境因子之間效應的相加總，其中與該性狀相關的基因座被稱為 QTL。透過統計方法，結合觀察到的外表型資料與分子標誌所代表的基因型資料，可以找出 QTL 最可能存在染色體上的位置，此一方法被稱為 QTL 定位 (Collard et al., 2005)。在先前數篇研究中，QTL 定位被使用在尋找番茄耐熱相關基因座上，並獲得了成功：Bineau 等人在多親先進世代雜交 (multi-parental advanced generation intercross) 族群中應用此方法，在 LTMH 下定位到 50 個與番茄開花、果實生產與植株活力相關的基因座 (Bineau et al., 2021)。Xu 等人使用耐熱品種 Nagcarlang 與感熱的 NCHS-1 雜交產生的 F2 族群，在 LTMH 下定位到 2 個與花粉、8 個與花朵形態、以及 3 個與花朵或花序數量相關的 QTL (Xu et al., 2017a)。被定位到的基因座後續除了可以透過精細定位 (fine mapping) 鎖定目標基因、分析其分子與生理機制外，亦可以透過育種方法導入或是堆疊多個基因座來提升現行栽培品種的耐熱性。而在本篇研究中，透過對 Siberia 與 Tstar 所生產重組自交族群——CLN4220——花朵與果實性狀的調查與 QTL 定位的結果，將有助於未來擬定在 LTMH 下番茄的耐熱育種策略。

第二章 材料與方法



第一節 植物材料

CLN4220 是本次研究使用的番茄族群，由世界蔬菜中心生產，為雙親本重組自交族群，兩親本分別為耐熱親本 Siberia 與感熱親本 Tstar。親本 Siberia 是來自俄羅斯地區的地方品種，原先是以耐寒性優良而聞名，但世界蔬菜中心的研究顯示出此品種也具有優良的耐熱特性；另一親本 Tstar 則是在世界蔬菜中心培育出的感熱番茄品系，選自商業品種 Tovi Star 的 F6 自交分離族群，為當中具有高產、抗多種病害特性的自交品系（李牧忱，2023）。在 2020 年初，本實驗室從世界蔬菜中心獲取此族群共 175 品系的 F6 世代植株，品系編號編為從 no.1 到 no.175。獲取種苗時每品系存有兩棵植株，但最終只選擇其中一株的 F7 種子收穫作為後續實驗使用；唯其中 no.91 的兩棵植株外表型出現分離，因此除了採集原本預定作為 no.91 品系使用的 F7 種子外，也採集另一植株的 F7 種子作為另一品系，並給予新編號 no.176。至此，總共有 176 個品系被使用在本次實驗中。

本次研究共進行五個季度的外表型調查，依序為：2021 春作、2021 夏作、2022 春作、2022 夏作、2023 春作，並將於下一節做更詳細的說明。受限於溫室大小，在 2022 年春作僅種植其中 119 個種子儲備量充足且發芽率高的品系；而在 2022 年夏作與 2023 年春作則使用 Mappop 1.0 (Brown & Vision, 2000) 根據連鎖圖譜與試驗所需的族群大小，挑選出在進行數量性狀基因座定位時能有最好解析度的次族群進行栽培。此外，後期試驗由於部分品系的 F7 種子庫存用盡，為了延續品系，從該品系的 F7 單株上採收 F8 種子，供後續季度試驗使用。關於每一季試驗有進行外表型調查的品系種類與其對應的自交世代紀錄於附錄中（附錄表一）。



第二節 試驗設計

本研究對 CLN4220 進行的調查始於 2021 年 2 月，結束於 2023 年 6 月，分別在 2021 年春夏兩季、2022 年春夏兩季、以及 2023 年春季共進行五季度的試驗。每一季使用的栽培設施、栽培時期、試驗設計、以及遭遇的病蟲害紀錄如下：

- 一、**2021 年春作 (2021SP)**：田間試驗，地點為臺大農場本場的露天試驗田。田間設計為：在每個 10 公升美植袋內種植單一植株，株距 50 公分，兩排植株為一行，行距 150 公分，每兩行為一區集，每區集內包含全部 176 個重組自交系、與兩親本 Tstar、Siberia 各兩株，總共種植三區集，採隨機完全區集設計。2 月下旬定植，3 月上旬完成補植，4 月初開花並開始調查，6 月 11 日完成調查。期間觀察到有病蟲害發生，如：青枯病、黃化捲葉病等等。
- 二、**2021 年夏作 (2021SM)**：田間試驗，地點為臺大農場本場的露天試驗田。田間設計為：在每個 10 公升美植袋內種植單一植株，株距 50 公分，兩排植株為一行，行距 150 公分，每兩行為一區集，每區集內包含全部 176 個重組自交系、與兩親本 Tstar、Siberia 各兩株，總共種植五區集，採隨機完全區集設計。8 月初定植，並陸續補植直至 8 月底，9 月中旬開花並開始調查，直至 11 月 9 日完成調查。期間發生嚴重的青枯病害，導致植株成活率低。
- 三、**2022 年春作 (2022SP)**：溫室試驗，地點為臺大農場本場綠房子智慧溫室。田間設計為：在每個 9 吋盆內種植單一植株，株距 30 公分，兩排植株為一行，行距 200 公分，不重複種植 119 個重組自交系、與兩親本 Tstar、Siberia 各一株。3 月下旬定植與補植，6 月上旬開花並開始調查，直至 7 月 19 日完成調查。期間植株生長狀況良好，無嚴重病蟲害發生。



四、2022 年夏作 (2022SM)：溫室試驗，地點為臺大農場園藝分場塑膠溫室。田間設計為：在每個 12 吋盆內種植單一植株，株距 50 公分，三排植株為一行並放置於可動車架上，可自由調整行距。每行為一區集，每區集內包含 86 個重組自交系、與兩親本 Tstar、Siberia 各兩株，總共種植三區集，採隨機完全區集設計。7 月底定植與補植，8 月上旬開花並開始調查，直至 12 月 26 日完成調查。期間植株生長狀況良好，無嚴重病蟲害發生。

五、2023 年春作 (2023SP)：溫室試驗，地點為臺大農場園藝分場塑膠溫室。田間設計為：在每個 12 吋盆內種植單一植株，株距 50 公分，三排植株為一行並放置於可動車架上，可自由調整行距。每行為一區集，每區集內包含 110 個重組自交系、與兩親本 Tstar、Siberia 各兩株，總共種植三區集，採隨機完全區集設計。1 月中旬定植與補植，3 月中旬開花並開始調查，直至 6 月 29 日完成調查。期間植株生長狀況良好，無嚴重病蟲害發生。



第三節 栽培管理

本研究使用從新鮮果實內取得的種子，以稀鹽酸去除果膠後放置於紙巾上乾燥，並保存於 4°C 環境下。在播種前，使用次氯酸水（市售漂白水：水=1：1）浸泡種子 15 分鐘以消滅可能殘存的病原菌，再以清水清洗 2 遍後移入苗盤，並於生長箱或人工氣候室中育苗。在播種 3~4 周後、幼苗長至 10~15 公分長度時移苗並定植。栽培介質使用以 1：1 的比例混合的泥炭土與蛭石。在番茄植株主莖桿上第一個花序發生以及下位側芽開始生長後進行剪枝，考量到 CLN4220 族群的兩個親本：Tstar 與 Siberia 分別為非停心型與停心型番茄，為維持株型與田間管理一致，所有的品系皆採雙幹剪枝法；實務上，剪除植株第一個發生的花序，除了保留該花序下方第一個側芽以外，也剪除其他下位葉與側芽，促使該側芽發育成第二莖桿；在植株往後的生長中，維持主莖桿與第二莖桿頂端分生組織的生長，並適時移除其他側芽，使植株始終保持雙主幹的株型。

在 2021 年的兩次田間試驗中，使用花寶四號（HYPONeX）與黑旺特 43 號（台灣肥料公司）作為肥料，依照慣行農法施用。其他如過磷酸鈣、石灰、木質素、硫酸鈣、DTPA-Fe（鐵肥）、硼酸等物質則用於補充介質中微量元素與調節酸鹼性，或於植株觀察到有相關缺肥病徵時施用。過程中施用農業藥劑與目的分別為：萬得丁粒劑（WONDERFUL AGRICULTURE CO., LTD.）以防治幼苗時期銀葉粉蝨與黃化捲葉病；交互使用農皂（農益多）、益達胺（聯利生物科技）、亞滅培（聯利生物科技）以防治成株時期銀葉粉蝨與黃化捲葉病；救你一命（液化澱粉芽孢桿菌 PMB01）（台灣必優生技）以防治青枯病與萎凋病；農皂與福祿寶（FlorBac）（鮎澤蘇力菌）（VALENT BIOSCIENCES）以防治蛾類幼蟲。

在 2022 年至 2023 年的三次溫室試驗中，使用花寶四號與花寶三號作為主要肥料，每株每周施用 0.5 克。過程中施用農業藥劑與目的分別為：萬得丁粒劑以

治幼苗時期銀葉粉蝨與黃化捲葉病；交互使用農皂、益達胺、亞滅培以防治成株時期銀葉粉蝨與黃化捲葉病；救你一命（液化澱粉芽孢桿菌 PMB01）以防治青枯病與萎凋病；農皂與福祿寶（鮎澤蘇力菌）以防治蛾類幼蟲。此外也使用菸盲椿（吉田田有限公司）與黃色黏蟲紙以加強防治粉蝨。



第四節 外表型調查方法

在本次研究中調查的外表型性狀的方法可分為兩種，分別為在植株開花階段調查花序上的性狀，以及在果實成熟階段所調查與收穫相關的性狀。在植株開始開花並完成剪枝後，依照花序發生的先後順序將植株上的花序命名為第一花序、第二花序、並以此類推；然而，在本次研究中偶爾會觀察到花序在發生後隨即停止生長、維持小且未成熟的型態，並且花序上的花朵全數敗育，一直維持到植株死亡（附錄圖一），為了區分這些型態異常花序與其他正常開花花序的不同，本研究將使用「正常花序」來稱呼至少有開出一朵花的花序，並同樣依照花序發生的先後順序，將植株上的正常花序依序稱為第一正常花序、第二正常花序、並以此類推。舉例來說：若植株的第一花序花朵全數敗育，而第二花序有開出至少一朵花朵，則第二花序同時也是該植株的第一正常花序。

本研究一共調查六種花序上的性狀，其中三種是在每個季度中都有調查的，而另外三種則只有在 2022SM 與 2023SP 有進行調查。在每個季度中都有調查的三種花序上性狀分別為花朵數、果實數與結果率：花朵數（flower number, FLN）是計算單個花序上正常開花花朵的數量，因此在每個正常花序上，花朵數至少大於等於 1；果實數（fruit number, FRN）是計算單個花序上在授粉後子房膨大的數量，不考慮最終果實尺寸是否具有收穫或販售的價值；結果率（fruit set, FS）是果實數與花朵數的比值，反映出花序結果能力的強弱。只有在 2022SM 與 2023SP 進行調查的三個性狀分別為花梗數、開花率與花梗結果率：在此要特別區分花梗數（pedicel number, PN）與花朵數的原因是由於大部分正常花序上同時存在正常開花的花朵、以及無法開花的花苞，而無法開花的狀況會一直維持到植株死亡（附錄圖二），因此花梗數計算的是這些正常開花花朵與無法開花花苞數量的加總，而花朵數只計算正常開花花朵的數量；開花率（flowering rate, FLR）是花朵數與花梗數的比值，代表了花序上花朵正常開花的比例；花梗結果率（pedicel fruit set, PFS）是使用花

梗數取代了花朵數所計算出來的結果率，在本篇研究中作為另一種衡量花序結果能力的指標，並與原本計算出的結果率進行比較。



在調查花序上性狀時，植株上每個花序的花梗數、花朵數或果實數都被分別記錄下來。在後續分析這些花序性狀資料時，本研究使用七種不同的花序單位來對這些花序上性狀進行描述，並將每個單位上的每種性狀作為一個獨立的外表型性狀來進行描述與分析。這七個單位分別為：(一) 第一花序，植株最早發生的花序上該性狀的外表型值；(二) 第二花序，植株第二早發生的花序上該性狀的外表型值；(三) 花序平均，在植株所紀錄的全部花序上，該性狀對花序數的平均；(四) 第一正常花序，植株最早正常開花的花序上該性狀的外表型值；(五) 第一正常花序，植株第二早正常開花的花序上該性狀的外表型值；(六) 正常花序平均，在植株所紀錄的全部正常花序上，該性狀對正常花序數的平均；(七) 單株，在植株所紀錄的全部花序上該性狀的外表型值。舉例來說：第一花序花朵數為植株最早發生的花序上的花朵數；正常花序平均果實數為植株平均每個正常花序上的果實數量；單株結果率是全部花序上果實數與花朵數的比值。此外，在 2021SP 與 2021SM，由於調查了植株上全部的正常花序，因此定義植株上正常花序的數量稱為正常花序數 (NormalInfNumber)；而在 2022SM 與 2023SP，由於僅調查植株的第一至最多第十花序，因此定義在全部調查的花序中正常花序所佔的比例為正常花序比例 (NormalInfRatio)。

除了花序上的性狀，其他與果實收穫相關的性狀在果實成熟的過程中也被觀察並記錄下來：綠肩 (GreenShoulder) 為番茄果實上半部外果皮因葉綠素堆積造成的深綠色斑塊，本次研究選擇在果實成熟前觀察並記錄綠肩的有無，有明顯綠肩者記錄為 1，無綠肩記錄為 0；單株收穫果實數 (HarvestFRN) 與單株產量 (Yield) 在果實轉色成熟後逐一摘下、計數、秤重並記錄，並且在植株枯萎後若有尚未成熟

的果實也一併將其摘下並記錄，其中對於沒有產生任何果實的植株，紀錄單株收穫果實數與單株產量為零；果實重量 (FruitWeight) 為單株產量與單株收穫果實數的比值。此外，植株的最早開花日期 (Date First Anthesis) 或最早果實成熟日期 (Date First Ripening) 根據植株第一朵花開或第一顆果實成熟時為移植後幾天被記錄下來。

綜合以上，本研究對一共 47 個外表型性狀進行記錄與分析，這些性狀的英文縮寫與中文全名可以參照本書目錄後方的縮寫表。然而，由於部分性狀如花梗數，是在後面季度的試驗中才加入調查，且每個季度調查花序的流程也有些許的差異，因此並不是全部五個季度中都有完整調查 47 個外表型性狀。以下將說明每個季度有調查的性狀種類，與調查流程的差異：

一、**2021SP**：調查花序時僅記錄植株全部正常花序上的花朵數與結果數。經整理後的 17 個外表型性狀分別為：綠肩、第一正常花序花朵數、第一正常花序果實數、第一正常花序結果率、第二正常花序花朵數、第二正常花序果實數、第二正常花序結果率、正常花序平均花朵數、正常花序平均果實數、正常花序平均結果率、單株花朵數、單株果實數、單株結果率、單株產量、單株收穫果實數、果實重量與正常花序數。本季度中同一品系種植三重複植株，所有性狀在在排除缺值植株後，對同品系其他重複植株取平均值。

二、**2021SM**：調查花序時僅記錄植株全部正常花序上的花朵數，並以掛牌方式記錄花序的開花日期。經整理後的 14 個外表型性狀分別為：綠肩、第一正常花序花朵數、第二正常花序花朵數、正常花序平均花朵數、正常花序平均果實數、正常花序平均結果率、單株花朵數、單株果實數、單株結果率、單株產量、單株收穫果實數、果實重量、正常花序數與最早開花日期。本季度中同

一品系種植五重複植株，所有性狀在在排除缺值植株後，對同品系其他重複植株取平均值。



三、2022SP：調查花序時僅記錄植株第一與第二正常花序上的花朵數與果實數，並在果實收穫前紀錄單株花朵數、單株果實數與最早果實成熟日期。經整理後的 14 個外表型性狀分別為：綠肩、第一正常花序花朵數、第一正常花序果實數、第一正常花序結果率、第二正常花序花朵數、第二正常花序果實數、第二正常花序結果率、單株花朵數、單株果實數、單株結果率、單株產量、單株收穫果實數、果實重量與最早果實成熟日期。本季度中同一品系僅種植單一不重複植株，因此不像其他季度有對其他重複植株取平均值。

四、2022SM 與 2023SP：調查花序時僅記錄植株第一至最多第十花序上的花梗數、花朵數與果實數，並掛牌紀錄植株上全部花序的開花時間與花朵數。經整理後的 43 個外表型性狀包含了本研究全部 47 個外表型性狀中的大部分性狀，僅單株果實數、單株結果率、單株正常花序數、最早果實成熟日期 4 個性狀沒有列入其中。在這兩個季度中同一品系種植三重複植株，所有性狀在在排除缺值植株後，對同品系其他重複植株取平均值。



第五節 外表型資料分析方法

變方分析 (Analysis of Variance, ANOVA) 使用 R 4.2.1 (R Core Team 2022) *lm* 函式以適配線性模型，以 *anova* 函式分析變方。使用的模型為：

$$y_{ijk} = \mu + G_i + E_j + GE_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

其中 y_{ijk} 是品系 i (或親本) 在季度 j 下的第 k 個重複個體的外表型值； μ 為所有個體的平均值； G_i 為品系 i 的基因型效應； E_j 為季度 j 的環境效應； GE_{ij} 為品系 i 與季度 j 的交感效應； ε_{ijk} 為殘差。

廣義遺傳率的估算使用五個季度的全部外表型資料，由於各季使用品系不同、以及外表型部分缺值使得試驗設計上並不平衡，故使用 Cullis 所提出運用對品系最佳線性不偏預測 (best linear unbiased prediction) 的估計方法 (Cullis et al., 2006; Schmidt et al., 2019)，並使用 R 的 *H2cal* 函式進行計算 (Lozano-Isla, 2021)。

兩性狀間在全部五個季度下的相關性，首先將每個季度內所種植重複個體間進行外表型值的平均，再計算兩性狀間平均外表型值在不同品系與不同季度下的皮爾森相關係數；而兩性狀間在單一個季度內的相關性，同樣首先將該季度內所種植重複個體間進行外表型值的平均，再計算兩性狀間平均外表型值在不同品系下的皮爾森相關係數。計算時，只選用在兩性狀間皆無缺值的資料。R 的 *cor* 函式被用來計算皮爾森相關係數。相關係數的顯著性使用 T 檢定配合 Bonferroni correction，若該相關係數的 p-value 在 $\alpha = (0.01 \div \text{全部性狀組合數})$ 以上將被視為不顯著。相關性矩陣使用 R 的 *ggcorrplot* 函式繪製。

主成分分析同樣使用上述的平均外表型資料，並且只使用在分析的全部性狀上皆無缺值的季度與品系。計算上使用到 R 的 *prcomp* 函式，其中 *center* 與 *scale* 參數設定為 T，使每性狀標準化後再進行分析。



性狀間的群集分析將「1-皮爾森相關係數」作為兩性狀間距離，使用 R 的 *pam* 函式執行 K-medoid 算法得出分群。最佳分群數 K 使用 Elbow method 與 Silhouette method 得出，並以階層分群 (hierarchical clustering) 的結果作為輔助。

R 的 *LSD.test* 函式被用在比較不同的季節或花序單位之間、花序性狀與果實收穫性狀的相關性高低，並在顯著水準 $\alpha=0.05$ 下計算費雪最小顯著差異，以此建立多重比較的分組。



第六節 基因型分型與連鎖圖譜構建

本研究使用 RAD Capture 方法進行 CLN4220 中每個 RIL 品系與 Siberia、Tstar 兩親本的簡化基因組定序 (Ali et al., 2016)。定序的 DNA 使用 CTAB 方法抽取 2023SP 幼苗上的嫩葉。關於定序時各品系的世代，有在 2023SP 進行外表型調查的品系可參照附錄 (附錄表一)，除此之外的品系則都使用 F7 世代。定序文庫建立與基因型分型工作由本研究室研究生蘇育賢先生完成，得到 176 個 RIL 品系中 174 個品系的 2758 個 SNP 分子標誌基因型分型資料，其中缺少的兩個品系為 no.40 與 no.62。

連鎖圖譜的建立使用 R *qtl* 套件完成。首先對於分型後得到的 2758 個基因座，依序進行以下三步驟的篩選：第一步是使用卡方檢定 1:1 分離比，將 p-value 在 $\alpha=0.05$ 以下 (主要基因型與次要基因型比值在 1.36 以上) 的 422 個基因座捨棄，避免連鎖失衡對圖譜的影響；第二步是將缺值超過十個品系的基因座捨棄，在這步驟一共捨棄 953 個基因座；第三步使用 *pickMarkerSubset* 函式，以 5cM 的間距挑選基因座，最終留下 236 個基因座作為分子標誌使用。236 個分子標誌使用 *formLinkageGroups (...max.rf=0.65, min.lod=3.5)* 建構連鎖群。*orderMarkers* 與 *ripple* 函式被用來進行連鎖群上分子標誌的排序，並使用 Kosambi's 定位公式將互換率轉換為遺傳距離。後續使用 *shiftmap* 函式將所有連鎖群起點設為零，使用 *summaryMap* 函式對連鎖圖譜進行統計分析，使用 *LinkageMapView* 套件中的 *lmv.linkage.plot* 函式繪製連鎖圖譜。



第七節 數量基因座定位與分析

數量基因座定位使用 R 的 *qtl* 套件完成。本研究使用簡單區間定位法 (simple interval mapping)，計算每條染色體不同位置上存在單一數量基因座的 LOD 值大小。為此，*calc.genoprob (...step=1)* 被用來計算每 1cM 上基因型的可能性，再使用 *scanone (...method="hk")* 計算 LOD 值，找出每條染色體上最可能的數量基因座位置。為了檢驗該數量基因座是否顯著，使用 *scanone (...n.perm=1000, method="hk")* 執行 1000 次的重排試驗，並設定 $\alpha=0.05$ 的顯著水準。經檢定顯著的數量基因座，使用 *lodint* 計算 LOD-1.5 的信賴區間，使用 *fitqtl* 計算外表型變方解釋力 (phenotypic variation explained)、加性效應以及交感效應，其中加性效應被定義為使用 Siberia 同型結合基因型替換 Tstar 同型結合基因型後，外表型值變化的一半。基因座定位的連鎖圖譜使用 *LinkageMapView* 套件中的 *lmv.linkage.plot* 函式進行繪製。

第三章 結果



第一節 田間與溫室溫濕度觀測結果

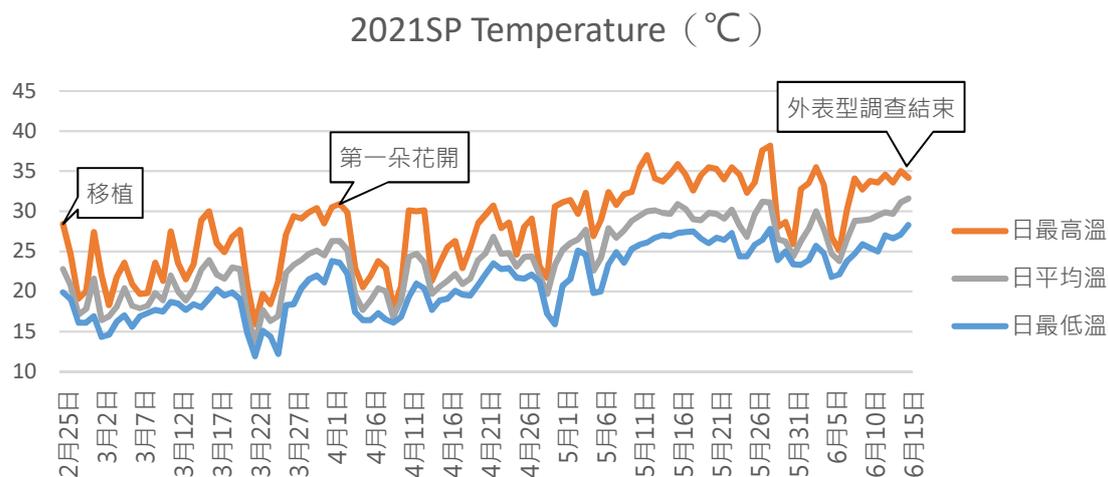
本研究對每個季度的氣溫進行了紀錄。除了 2021SP 使用中央氣象局的氣溫觀測資料外，其他四個季度皆使用 HOBO Data Logger 觀測田間或溫室內的氣溫。而在 2022SM 與 2023SP，除了溫度以外，溫室內的相對濕度也被測量並記錄下來。每季度記錄溫濕度的變化折線圖如圖一至圖五所示：

2021SP 的植株在開始開花前（4 月初）的日最高溫幾乎不超過 30°C，且日均溫在 5 月之前都在 25°C 以下，由於多數植株從開花到果實成熟的時間僅需 4~5 星期，顯示植株生長在常溫的環境下（圖一）。2021SM 的日均溫在移植到開花後一個月的時間內穩定維持在 30°C，日最高溫可達 40°C，且最低溫幾乎都在 25°C 附近，顯示植株生長在高溫的環境下（圖二）。2022SP 的溫度記錄顯示從移植後一個月開始至植株開花結果的期間，日均溫幾乎都在 25~30°C 之間，且在外表型調查結束前穩定維持在 30°C，期間日最高溫偶有達到 40~45°C，顯示植株生長在高溫的環境下（圖三）。2022SM 的植株開花時間從 8 月上旬一直到 10 月初，而這段時間也是溫度最高的一段時間，大部分日子的日均溫都在 30°C 附近，且日最高溫可達 40°C。雖然在 10 月之後的日均溫隨即下降到 25°C 附近，但此時多數調查的花序也已經完成收穫，顯示植株生長在高溫的環境下（圖四 a）。2023SP 的營養生長期溫度是所有季度裡面最低的，從移植到第一朵花開的日均溫維持在 20°C 附近，最低溫可達 15°C 以下。植株的開花期從 3 月中旬第一朵花開、直到 4 月底最後一朵花開為止，期間日均溫逐漸上升至 20~25°C 附近。在這之後溫度持續上升，並在 6 月達到 30°C 附近，此時最後一批果實也已經成熟，顯示植株生長在常溫的環境下（圖五 a）。此外，2022SM 與 2023SP 的種植地點：園藝分場溫室，是一個濕度較高的種植環

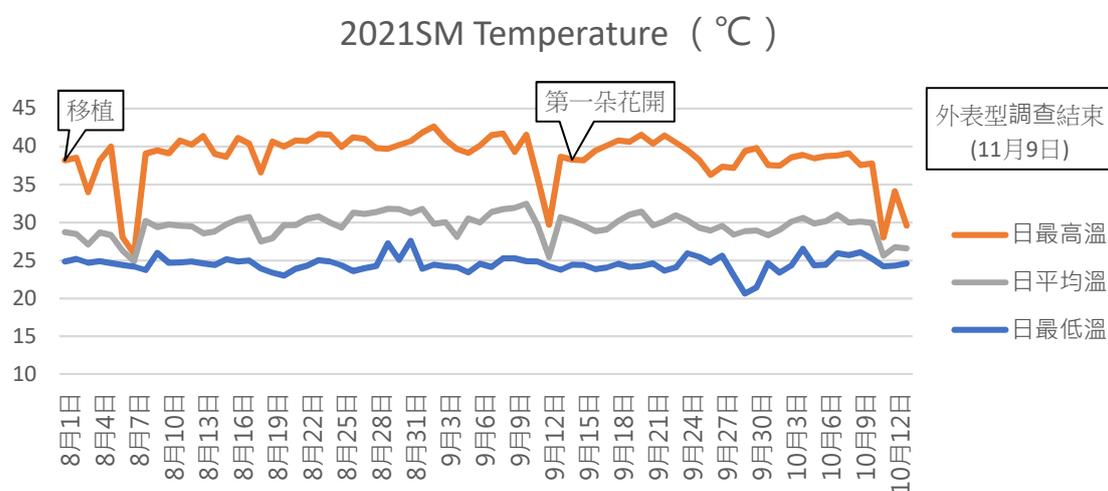
境。在這兩個季度中的觀測顯示大部分日子的平均濕度都在 70% 以上，而夜間的最高濕度可達 90% (圖四 b、圖五 b)。



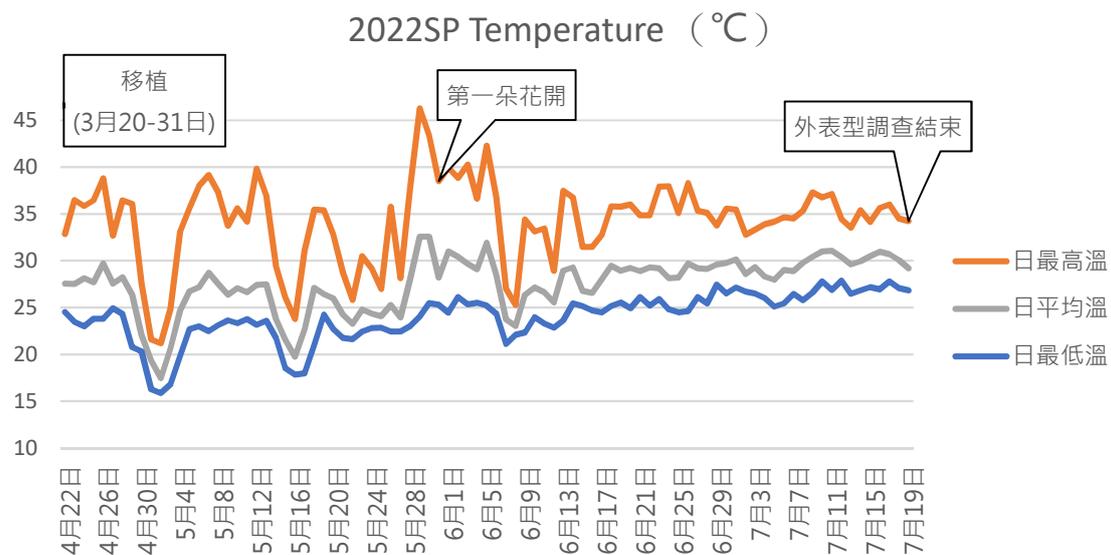
綜合以上對氣溫與濕度的觀察，本研究對這五季度試驗的性質進行以下描述：2021SP 為常溫田間試驗；2021SM 為高溫田間試驗；2022SP 與 2022SM 同為高溫溫室試驗；2023SP 為常溫溫室試驗。其中 2022SM 與 2023SP 的試驗地點——園藝分場——平均相對濕度長期維持在 70% 以上，屬於高濕度的環境。



圖一：2021SP 試驗期間溫度變化圖。溫度資料來自中央氣象局每日溫度資料。圖中以不同顏色呈現單日最高溫、平均溫與最低溫，並以文字標示植株生長與調查的進度。縱軸溫度單位為攝氏 (°C)。



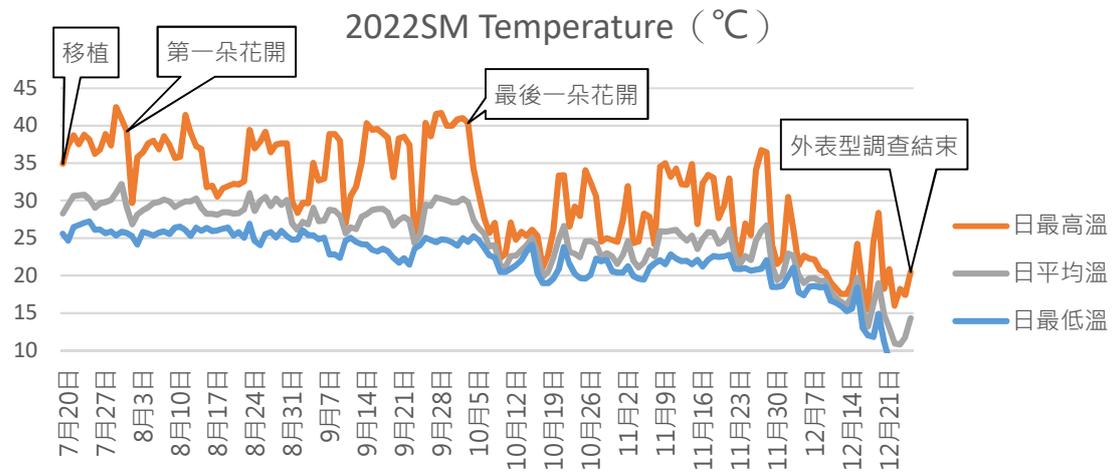
圖二：2021SM 試驗期間溫度變化圖。溫度資料透過 HOBO 溫度計實時監控。圖中以不同顏色呈現單日最高溫、平均溫與最低溫，並以文字標示植株生長與調查的進度。縱軸溫度單位為攝氏 (°C)。



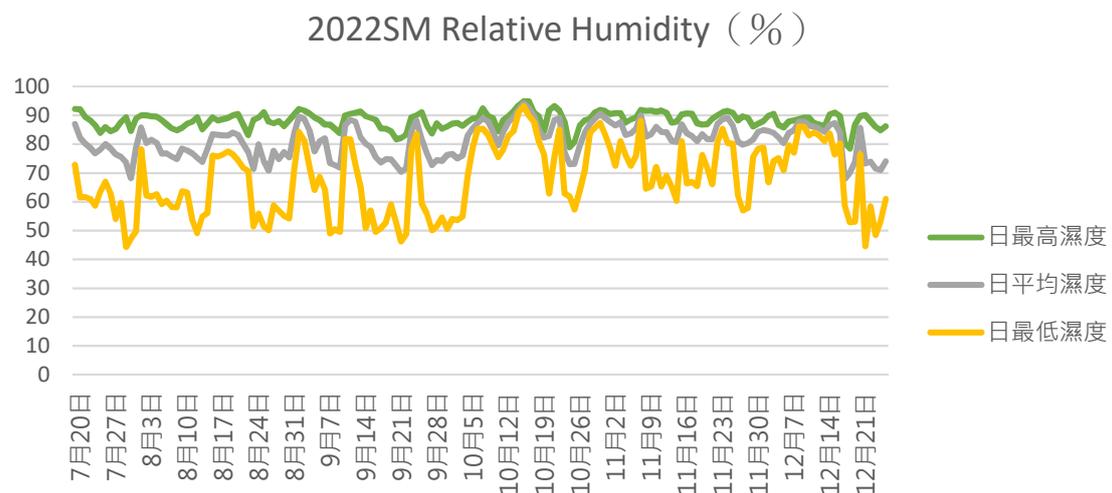
圖三：2022SP 試驗期間溫度變化圖。溫度資料透過 HOBO 溫度計實時監控。圖中以不同顏色呈現單日最高溫、平均溫與最低溫，並以文字標示植株生長與調查的進度。縱軸溫度單位為攝氏 (°C)。



(a)



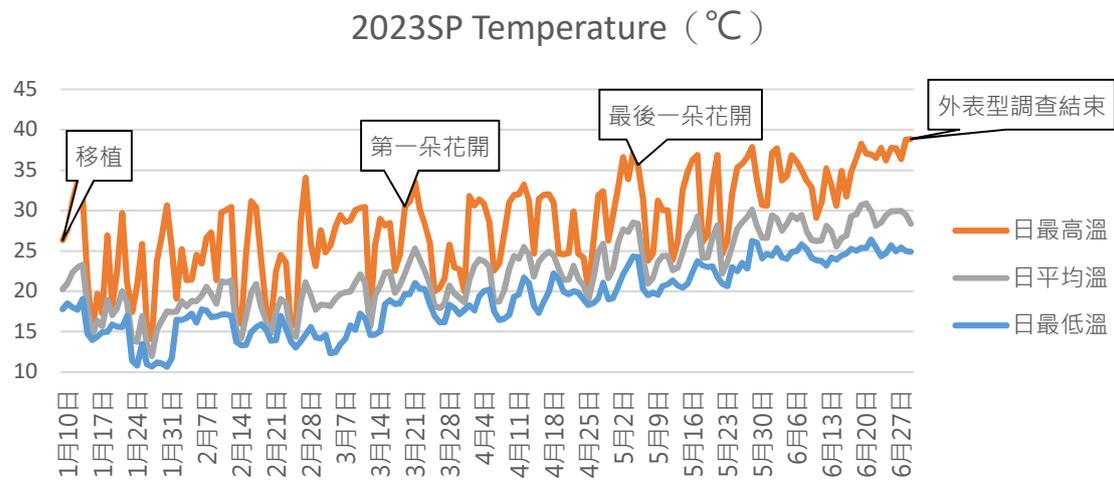
(b)



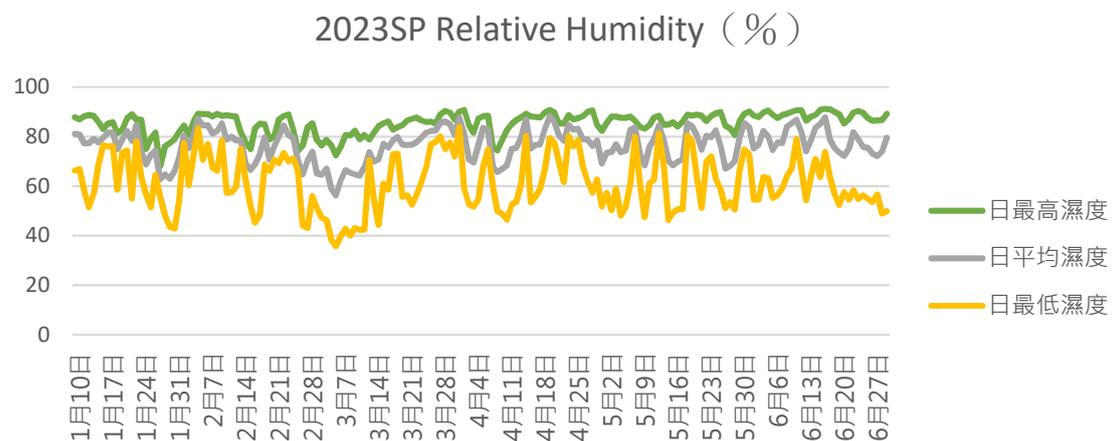
圖四：2022SM 試驗期間 (a) 溫度與 (b) 濕度變化圖。溫濕度資料透過 HOBO 實時監控。圖 (a) 中以不同顏色呈現單日最高溫、平均溫與最低溫，並以文字標示植株生長與調查的進度，縱軸單位為攝氏 (°C)。圖 (b) 中以不同顏色呈現單日最高濕度、平均濕度與最低濕度，縱軸單位為相對濕度百分比 (%)。



(a)



(b)



圖五：2023SP 試驗期間 (a) 溫度與 (b) 濕度變化圖。溫濕度資料透過 HOBO 實時監控。圖 (a) 中以不同顏色呈現單日最高溫、平均溫與最低溫，並以文字標示植株生長與調查的進度，縱軸單位為攝氏 (°C)。圖 (b) 中以不同顏色呈現單日最高濕度、平均濕度與最低濕度，縱軸單位為相對濕度百分比 (%)。



第二節 全季度七個重點性狀外表型資料分析

本次研究從 2021SP 至 2023SP，一共進行五個季度的外表型調查，期間調查了 47 個不同的外表型性狀，但並非所有性狀都有在全部五個季度中留下紀錄。在本章節，挑選了七個在每個季度都有進行調查的重點性狀作為代表，用來比較不同季度下 CLN4220 外表型的差異。這七個重點性狀的中文全名與英文縮寫分別為：綠肩 (GreenShoulder)、第一正常花序花朵數 (NormInf 1 FLN)、第一正常花序果實數 (NormInf 1 FRN)、第一正常花序結果率 (NormInf 1 FS)、單株收穫果實數 (HarvestFRN)、單株產量 (Yield)、與果實重量 (FruitWeight)。唯一的例外是由於在 2021SM 沒有調查個別花序上的果實數，因此改使用正常花序平均花朵數 (NormalInf avg FLN)、正常花序平均果實數 (NormalInf avg FRN) 與正常花序平均結果率 (NormalInf avg FS) 代替上述三個來自第一正常花序的性狀。在本章節下面文字敘述中，為避免敘述過於冗長，將以綠肩、花序花朵數、花序果實數、結果率、收穫果實數、產量與果實重量來簡化稱呼這七個重點性狀。

在這五個季度裡總共調查了 2164 株植株的外表型。若將每個季度內所種植重複個體間進行平均後，則減少為 675 筆外表型資料，其中有 385 筆資料在這七個重點性狀上皆無缺值，可用來進行後續的主成分分析。在無缺值的資料中，總共包含 176 個 RIL 品系中的 158 個，以及兩個親本；然而多數的品系只在一至三個季度中出現，僅 18 個品系與 6 個品系出現在其中四個季度與五個全部季度之中。在無缺值的 385 筆資料中，有 114 筆來自 2021 春作，是五個季度之中最多；2022 夏作則是五個季度中最少，僅有 46 筆。



一、變方分析與廣義遺傳率

在全部種植並調查的 2164 株植株中，變方分析（ANOVA）的結果顯示七個性狀的環境效應與遺傳效應在 0.05 的顯著水準下皆為顯著；而環境與遺傳的交互效應，除了花序花朵數與花序果實數兩個性狀較不顯著外，其他五個性狀的交互效應皆顯著（表一）。而在廣義遺傳率的估算結果中（表二），綠肩與花序花朵數在所有性狀之間的遺傳率最高，分別為 0.771 與 0.659，顯示出族群中存在強力的遺傳因子控制這兩個性狀；其次，花序果實數與收穫果實數的遺傳率為中等；而結果率、產量與果實重量的遺傳率則偏低，顯示這些性狀容易受到環境影響。顯然地，結果率與產量這類由其他多個性狀所控制的複雜性狀有著較低的遺傳率，這點也與前人的研究結果一致。（Xu & Wolters et al., 2017; Ayanan et al., 2021）。

由於綠肩的遺傳率經估算高達 0.771（表二），但在變方分析中仍顯示環境效應、以及環境與遺傳的交互效應顯著（表一 a），又因為過去經驗上果肩顏色多取決於遺傳因子而非環境，致使人懷疑是否部分季度的綠肩調查結果顯著與其他季度不同，而導致變方分析的結果中出現環境效應與交互效應的顯著。為驗證此猜想，本研究重複進行對綠肩的變方分析，並在每次分析中拿掉某一季度的資料。結果發現，拿掉 2021SP 的資料對環境效應與交互效應的影響最為明顯，環境效應的 p-value 提升至 0.076，且交互效應的 p-value 提升至 0.275，（附錄表二）。此外若使用 2021SP 與其他四個季度任一的資料進行變方分析，結果皆會顯示環境效應與交互效應的顯著。這樣的結果顯示 2021SP 的綠肩各品系分布情形與其他四季度截然不同。

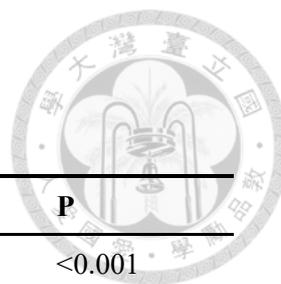


二、外表型值分布

本次研究在大部分的季度中有種植重複個體。透過將 2164 株植株中同季度同品系重複個體的外表型值取平均後，可得到 675 筆平均外表型資料。從直方圖（圖六）與盒狀圖（圖七）中可以看到這 675 筆資料的七個重點性狀在各個季度下、以及全部季度下的外表型值分布。

綠肩在調查時使用 0 與 1 分別記錄沒有綠肩以及有綠肩的植株，但經過對重複植株平均後有部分品系的外表型值落在 0 到 1 之間，在堆疊直方圖中可以看出多數品系仍分布於左右兩側（圖六）。其中除了 2021SP 有大量的品系集中在 0、而幾乎沒有品系存在 1 之外，其他季度大部分的品系都分別集中在 0 與 1 呈雙峰分布。這樣的結果也符合上面變方分析的結果，顯示 2021SP 的綠肩分布有別於其他四個季度。

除了綠肩以外的其他六個性狀以盒狀圖呈現外表型值分布（圖七）。盒狀圖中每個性狀的最右側為五個季度加總的外表型值盒狀圖，在六個性狀中除了花序花朵數與果實重量呈現較為對稱的分布以外，其他的性狀分布都集中於該性狀的最小值，並留有較長的右尾，反映出這次研究中大部分植株開花與結果狀況不佳。在各個季度中，2021SP、2021SM 與 2022SP 的花序花朵數顯著高於後兩個在園藝分場的季度的花序花朵數，此外，在田間的 2021SP 與 2021SM 之間，又展現出春季（2021SP）的花序花朵數較高、夏季（2021SM）的花序花朵數較低的現象；花序果實數與結果率在 2021SP 顯著比其他四個季度高，而在園藝分場的兩個季度中，2023SP 又高於 2022SM。收穫果實數在 2022SP 顯著高於 2022SM 與 2023SP；產量與果實重量在 2021SP 與 2022SP 高於其他三個季度，而在 2021SM 則都是最低的季度。



表一：全季度 2164 植株七重點性狀變方分析表

(a) 綠肩 (GreenShoulder)

	DF	SS	MS	F-value	P
G	175	91.900	0.52514	8.1818	<0.001
E	4	3.156	0.78904	12.2934	<0.001
GxE	271	27.965	0.10319	1.6078	<0.001
Residuals	470	30.167	0.06418		

(b) 花序花朵數 (NormInf 1 FLN / NormalInf avg FLN)

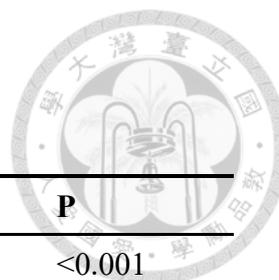
	DF	SS	MS	F-value	P
G	176	1951.2	11.09	4.1669	<0.001
E	4	3099.6	774.89	291.2491	<0.001
GxE	453	1402.1	3.1	1.1634	0.03209
Residuals	828	2203.0	2.66		

(c) 花序果實數 (NormInf 1 FRN / NormalInf avg FRN)

	DF	SS	MS	F-value	P
G	176	845.8	4.81	2.7803	<0.001
E	4	5061.3	1265.34	732.0503	<0.001
GxE	453	892.5	1.97	1.1399	0.05466
Residuals	829	1432.9	1.73		

(d) 結果率 (NormInf 1 FS / NormalInf avg FS)

	DF	SS	MS	F-value	P
G	176	16.77	0.095	1.8945	<0.001
E	4	143.518	35.88	713.4104	<0.001
GxE	453	35.497	0.078	1.5581	<0.001
Residuals	826	41.542	0.050		



續表一：全季度 2164 植株七重點性狀變方分析表

(e) 收穫果實數 (HarvestFRN)

	DF	SS	MS	F-value	P
G	177	5501.6	31.082	2.7429	<0.001
E	4	158.8	39.699	3.5033	0.007433
GxE	493	6684.3	13.558	1.1965	0.006410
Residuals	1489	16873.1	11.332		

(f) 產量 (Yield)

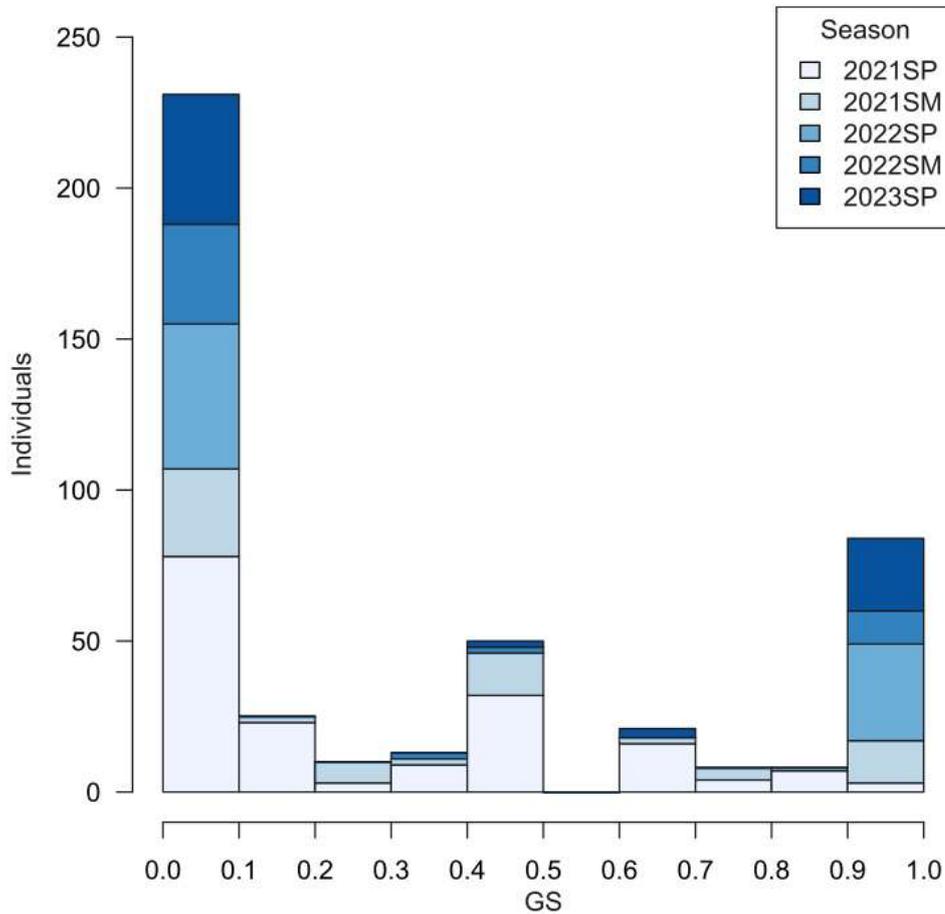
	DF	SS	MS	F-value	P
G	177	1022288	5776	1.5991	<0.001
E	4	753163	188291	52.1334	<0.001
GxE	493	2583851	5241	1.4511	<0.001
Residuals	1488	5374230	3612		

(g) 果實重量 (FruitWeight)

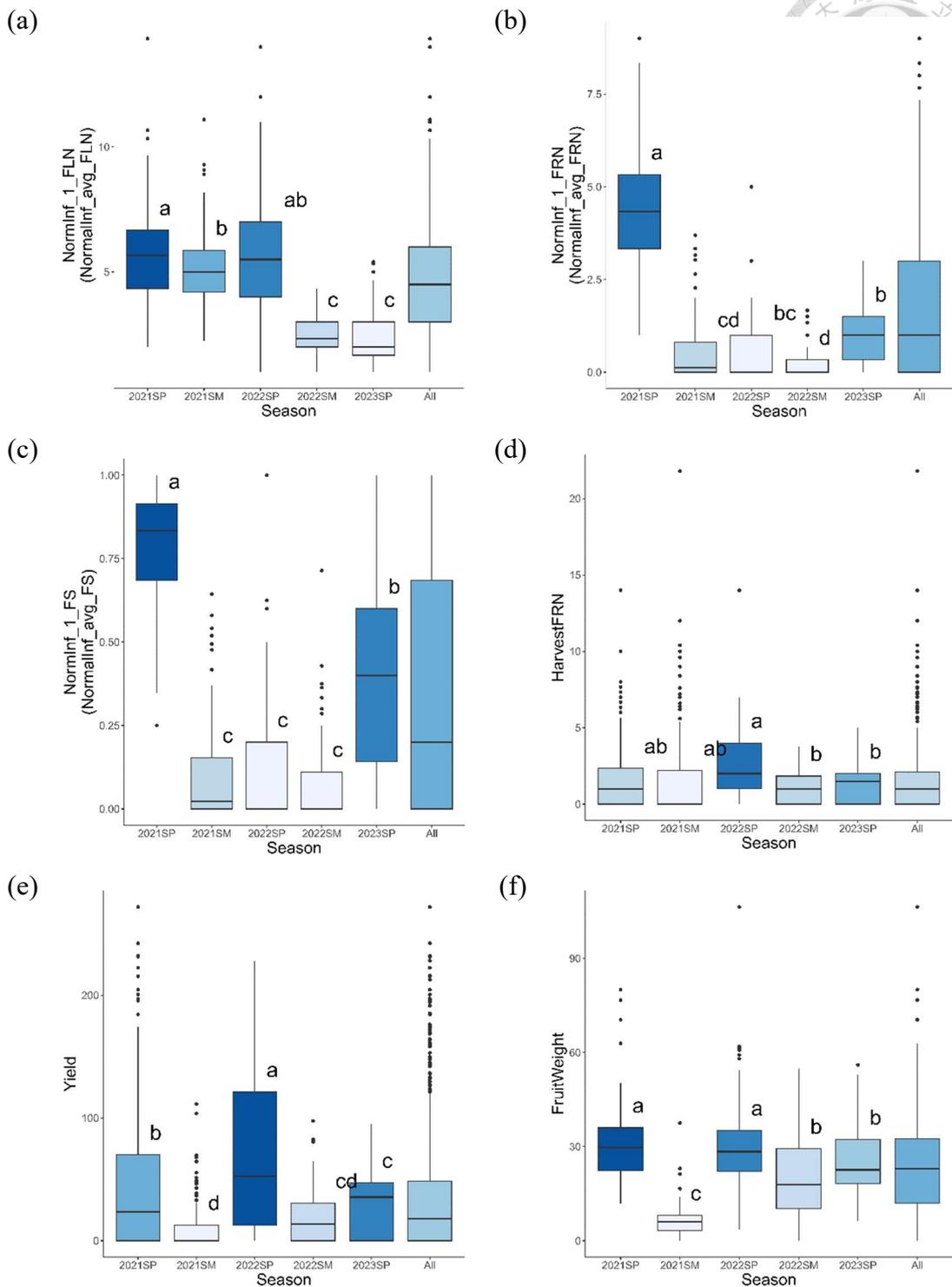
	DF	SS	MS	F-value	P
G	166	33971	204.6	1.9569	<0.001
E	4	64639	16159.6	154.5247	<0.001
GxE	258	43815	169.8	1.6239	<0.001
Residuals	253	26458	104.6		

表二：以 Cullis 方法估算全季度 2164 植株七性狀廣義遺傳率

	綠肩	花序花朵數	花序果實數	結果率	收穫果實數	產量	果實重量
H²	0.771	0.659	0.434	0.091	0.391	0.178	0.122



圖六：全部五季度的綠肩（GreenShoulder）外表型值堆疊直方圖。圖中橫軸為綠肩外表型值；在調查時，以 0 紀錄植株果實沒有綠肩、以 1 紀錄植株果實有綠肩，但由於最終外表型值計算重複個體平均而產生 0 到 1 的中間值。圖中縱軸為所調查到的品系數量，並且以直方中不同顏色區別來自不同季度的數量。



圖七：全部五季度除了綠扇以外六個重點性狀外表型值盒狀圖。每張小圖性狀分別為：(a) 花序花朵數 (b) 花序果實數 (c) 結果率 (d) 收穫果實數 (e) 產量 (f) 果實重量。小圖中的盒狀圖由左至右分別為：2021 春季、2021 夏季、2022 春季、2022 夏季、2023 春季、以及全部五個季度中調查的同品系植株外表型值。小圖中的英文字母代表以杜凱式最誠實顯著性差異 (Tukey's HSD) 進行不同季度間多重比較的分組。



三、相關性分析

了解性狀間的相關性有助於育種策略的制定，相關性的高低也可以初步看出性狀之間是否由共同的遺傳背景所控制。為了分析這七個性狀間的相關性，本研究使用 675 筆平均外表型資料計算得出兩兩性狀間的皮爾森相關係數，並繪製相關性矩陣（圖八）。在除了綠肩的其他六個性狀中，多數性狀間呈現正相關，然而收穫果實數與果實重量之間呈現弱負相關，以及花序花朵數與果實重量之間的相關性在統計上不顯著。最強的正相關性出現在結果率與花序果實數之間，與之相比，結果率與同樣影響結果率計算的花序花朵數之間的相關性就弱很多，顯示在這次研究中，花序上的結果數是影響結果率的主要因子。另一個較強的正相關性發生在產量與收穫果實數、以及產量與果實重量之間，儘管產量與其他花序上測量的性狀（花序花朵數、花序果實數、結果率）間有顯著的弱相關性，但收穫相關性狀（收穫果實數、果實重量）顯然與產量有著更高的相關性。

四、主成分分析

主成分分析可以用來剖析資料結構與檢視主要變異組成。在 675 筆平均外表型資料中，有 385 筆在七個性狀上皆無缺值的資料，被使用在主成分分析中。經過主成分分析得到全部的七個主成分中，前兩個主成分 PC1 與 PC2 分別占了全體 33.9%與 21.1%的變異。雙標圖 (biplot) 是常用於呈現主成分分析結果的方法，可以同時呈現資料點的主成分分數與原始性狀對主成分的貢獻度 (loading)。在這次分析中，以前兩個主成分 PC1 與 PC2 繪製的雙標圖（圖九）中的紅色箭頭代表了七個性狀對 PC1 與 PC2 的貢獻度：在 PC1 的方向上，花序果實數、產量與結果率的貢獻度較高，說明這些性狀是本次研究中主要的變異來源；除了綠肩以外的性狀都指向右側，說明越大的 PC1 分數，產量相關性狀的外表型值也越大；在 PC2 的方向上，花序花朵數與收穫果實數的方向向下，果實重量與結果率則是往上，而且產量的貢獻度小，從產量性狀間互相競爭的觀點來看，這顯示在 PC2 分數較高的

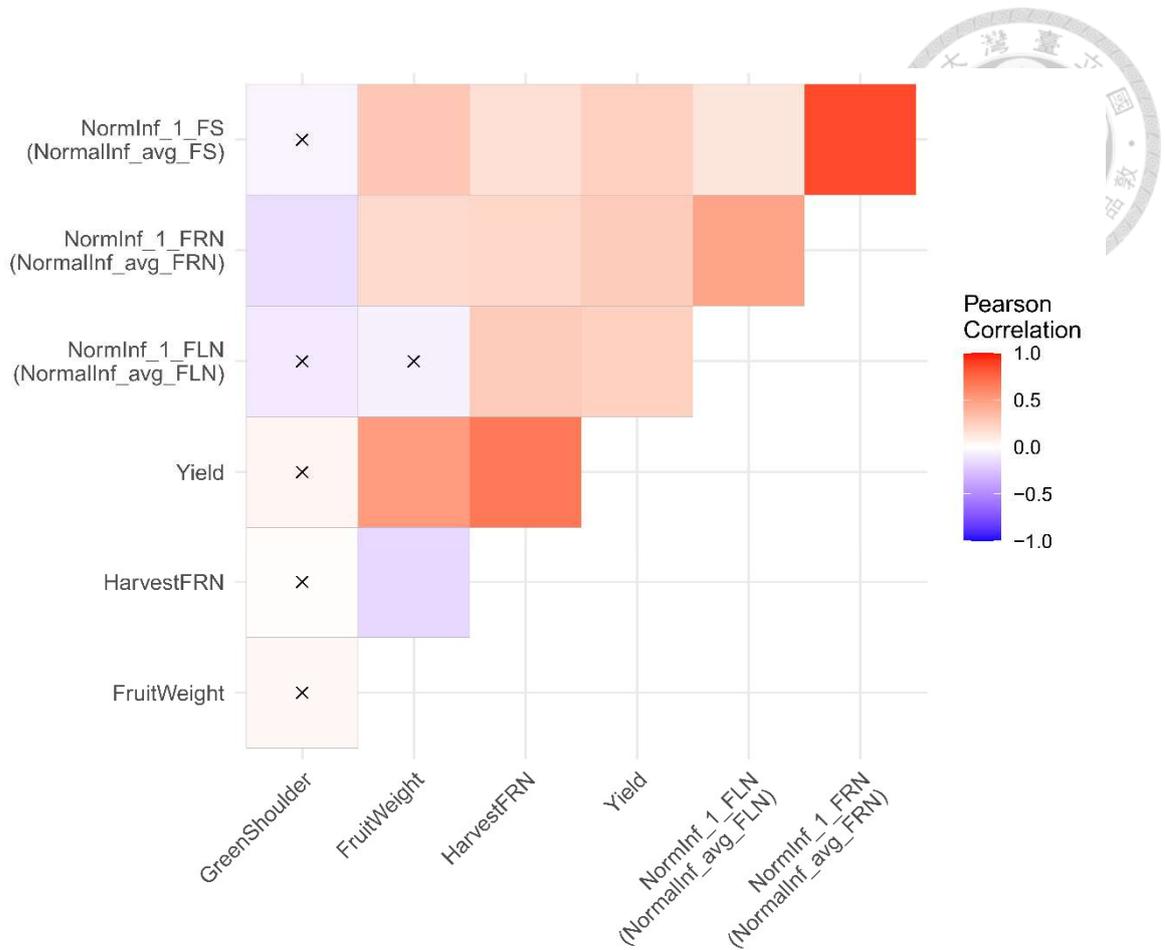
位置，植株以較少的花朵與果實數換取較高的果實重量，但整體的產量維持恆定。通常在雙標圖中代表原始性狀的箭頭頂端之間越接近，代表性狀間的正相關性越高，然而在這次的雙標圖中箭頭之間的關係明顯與先前關聯性分析中的不同（圖八），可能是因為在 PC1 與 PC2 上的變異總共只佔了全體的 55%，使得雙標圖無法真實反映原始性狀間的相關性。

以 PC1 與 PC2 為橫縱軸繪製的雙標圖同時也呈現了資料點依季度分群的性質（圖九）。圖中 2021SP 與 2021SM 這兩個種植在同一田間、不同季節的季度，被明顯區分成右上與左下兩群，而在這兩群被分開的方向上，與果實重量、結果率、花序果實數、產量的貢獻度方向接近，顯示這些性狀在這兩個季度間有明顯的差距，且在 2021SP 中的表現要優於 2021SM（圖九、圖七）。然而換作種植在同一溫室、不同季節的 2022SM 與 2023SP，在雙標圖中的分群就不明顯，但仍可以稍微看出春季族群（2023SP）位於夏季族群（2022SM）的右上方，顯示春季仍較有利於番茄的生產。此外，田間的兩個季度在同季度內的資料點分布形狀是從左上到右下的長條狀，而在園藝分場溫室的兩個季度卻是截然不同，呈現從左下到右上的長條狀。種種結果都顯示 CLN4220 在田間與溫室中展現出的外表型變異截然不同。

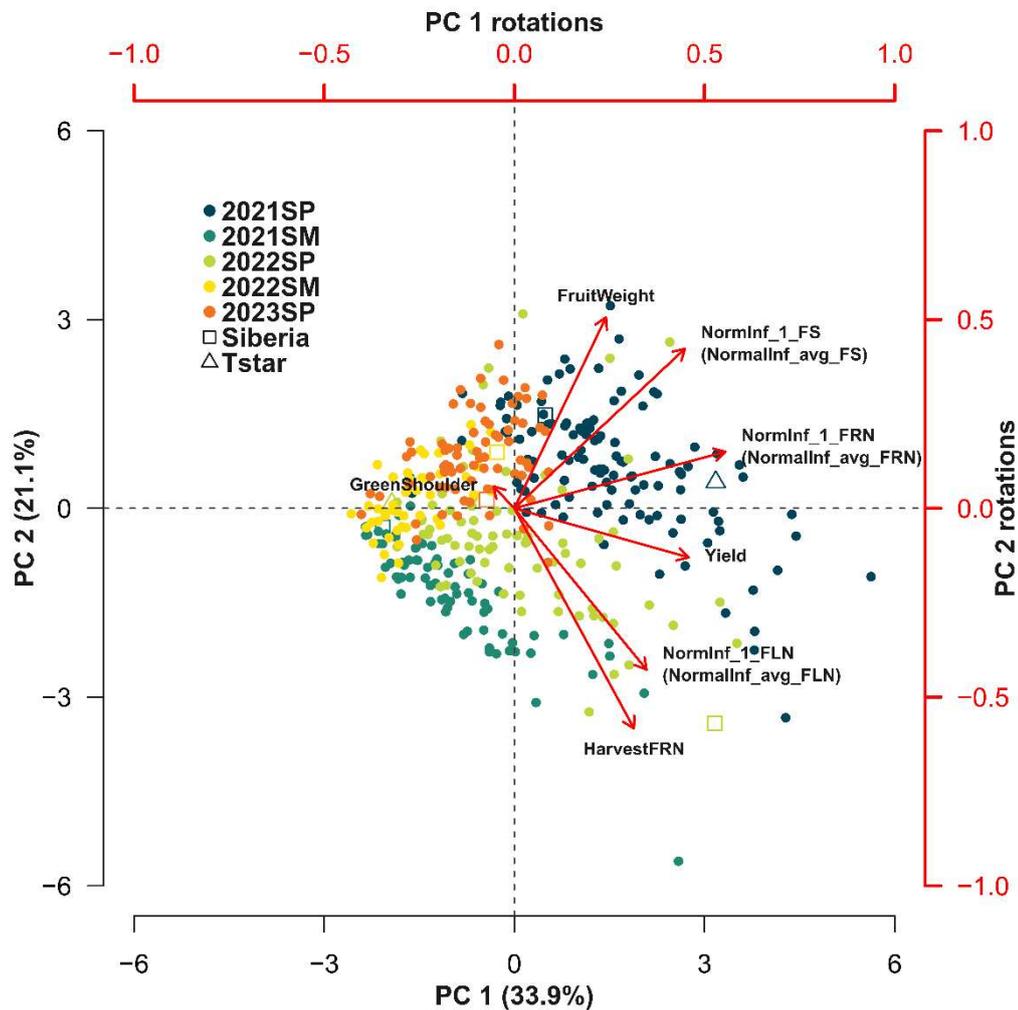
代表兩親本 Siberia 與 Tstar 的資料點在雙標圖中以方形與三角形標示出來（圖九），並且在（表三）列出兩個親本每個季度中七個性狀的平均外表型值。其中 Tstar 在 2021SM、2022SM 與 2023SP 三個季度中都因為沒有結出果實而造成相關性狀的缺值，因此沒有出現在雙標圖中。從產量上來看，Tstar 在 2021SP、與 Siberia 在 2022SP 是兩親本分別表現得最優異的季度。在 Tstar 有結果的兩個季度中（2021SP 與 2022SP），Tstar 的果實重量皆比起 Siberia 更大。此外，2021SP 的 Tstar 擁有優秀的產量表現，而 Siberia 則產量低下，但是在 2022SP 的溫室預備試驗中，Siberia 的產量表現優秀，而 Tstar 則產量低落。類似的情況在其他產量性狀中也看得到，



事實上，在除了 2021SP 以外的其他四個季度中，Siberia 在全部產量相關性狀上幾乎都表現得比起同季度的 Tstar 更好(表三)。以上現象說明了兩親本 Siberia 與 Tstar 對環境有所偏好，Tstar 似乎更適合在田間常溫的環境下種植，而 Siberia 在溫室的环境下有著更好的表現。此外，與產量相關的性狀外表型值在不同環境與親本組合下的高低變化，也應證了前面變方分析中環境與遺傳交感效應顯著的結果，更進一步可以推論後續數量性狀基因座的分析結果，也可能隨著季度不同而探勘到不同的基因座。



圖八：七重點性狀間相關性矩陣。相關係數使用了同季度同品系個體平均後的 675 筆資料進行計算。圖中以顏色深淺代表皮爾森相關係數的高低，紅色為正相關，藍色為負相關。黑色交叉記號代表該項相關係數顯著性不足（Bonferroni 整體顯著水準 0.05）。



圖九：七重點性狀主成分分析雙標圖。每季度內各品系平均後，以 385 筆無缺值之 7 性狀平均外表型資料進行主成分分析，並以第一與第二主成分為橫縱軸繪製雙標圖。圖中資料點的分布顯示每一筆資料在第一與第二主成分上的大小，其顏色代表了資料點來自的季度 (SP: 春; SM: 夏)，重組自交品系以實心圓形標示，親本 Siberia 與 Tstar 則分別以空心方形與三角形標示。紅色箭頭顯示了該性狀對第一與第二主成分的貢獻量。

表三：兩親本 Siberia 與 Tstar 於各季度下七個重點性狀平均外表型值

親本	季度	性狀	綠肩	花序花朵數	花序果實數	結果率	收穫果實數	產量	果實重量
Siberia	2021SP		0.42	4.67	4.00	0.86	0.50	13.5	27.0
	2021SM		1.00	5.20	0.11	0.02	0.30	4.0	13.2
	2022SP		1.00	6.00	3.00	0.50	14.00	215.8	15.4
	2022SM		1.00	4.00	1.50	0.38	1.67	64.9	39.0
	2023SP		1.00	5.40	2.00	0.37	1.67	36.6	21.9
Tstar	2021SP		0	6.17	5.17	0.84	4.17	174.2	41.8
	2021SM		-	5.92	0.00	0.00	0.00	0.0	-
	2022SP		0	3.00	0.00	0.00	1.00	23.1	23.1
	2022SM		0	2.00	0.00	0.00	0.00	0.0	-
	2023SP		-	-	-	-	0.00	0.0	-

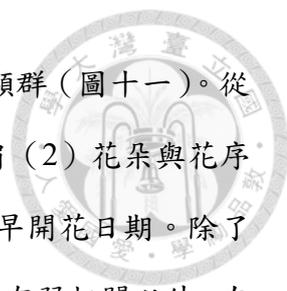


第三節 各季度性狀外表型資料分析

一、每季度 K-medoids 群集分析

從 2021SP 到 2023SP 的五個季度中，每個季度分別擁有 17、14、14、43 與 43 個性狀。透過 K-medoids 群集分析，這些性狀在每個季度內各自被分成 4、5、6、2 與 2 個類群（圖十~圖十四）。透過以「1-皮爾森相關係數」作為性狀間的距離，K-medoids 分群的結果很好的將彼此間有顯著正相關的性狀集合在同一個類群中，方便我們對這些性狀進行有系統的描述與歸納，並比較不同季度間群集的差異。

在 2021SP，根據性狀間的相關性，17 種性狀被分成 4 個類群（圖十），從每個類群聚集的性狀種類來看，這 4 個類群分別對應：（1）綠肩（2）花朵、果實與花序數（3）結果率（4）果實收穫性狀。除了第三類群的結果率性狀，與第二類群中的果實數性狀間有正相關之外，在不同類群的性狀之間多互為獨立。對於大部分性狀，與群內其他性狀的正相關性明顯較群外高，但有兩個例外：第一個是在第四類群中的果實重量，與群內另外兩個性狀__產量與收穫果實數__的相關性不顯著，反而與群外的單株花朵數與果實數呈顯著負相關；另一個是在第二類群中的單株正常花序數（NormalInf Number），雖然與群內單株果實數（All FRN）、單株花朵數（All FLN）的相關性緊密，但與其他花序上花朵數或果實數性狀的相關性較低。此外，在本季度中，單株果實數計算的是授粉之後子房膨大並形成小果的數量，而收穫果實數則是實際果實成熟後收穫的數量，兩者之間的弱相關顯示有不同數量的果實到實驗結束前都未能成熟，被留在植株上，這些果實可能是因為在成熟前植株就因為病害而枯萎死亡，或者是因為果實過小而被判定為無法採收。在後續的季度中，在植株枯萎時仍留在植株上的未成熟果實，無論大小都將算入採收的果實數目中並算入產量，即收穫果實數會等於單株果實數。



在 2021SM，根據性狀間的相關性，14 種性狀被分成 5 個類群（圖十一）。從每個類群聚集的性狀種類來看，這 5 個類群分別對應：（1）綠肩（2）花朵與花序數（3）果實數、結果率與果實收穫性狀（4）果實重量（5）最早開花日期。除了第二類群中的單株花朵數、單株正常花序數與第三類群的性狀間有弱相關以外，在不同類群的性狀之間多互為獨立。對於大部分性狀，與群內其他性狀的正相關性明顯較群外高，但與 2021SP 相似，在第二類群中的單株正常花序數與其他花序上花朵數性狀的相關性較低。此外，在 2021SP 中，果實重量雖然與產量與收穫果實數被分在同一群，但果實重量與其他二者的相關性明顯較低；而在 2021SM 果實重量被獨立分到第四群，這些跡象顯示了果實重量在這兩季中獨立於產量以及收穫果實數。

在 2022SP，根據性狀間的相關性，14 種性狀被分成 6 個類群（圖十二）。從每個類群聚集的性狀種類來看，這 6 個類群分別對應：（1）花朵數（2）最早果實成熟日期（3）綠肩（4）果實數、結果率與果實收穫性狀（5）第一正常花序果實數與結果率（6）果實重量。第五類群中第一正常花序果實數與結果率被分在第四類群的果實性狀之外，可能是因為這兩個性狀與第四類群性狀的相關性較低、以及與最早果實成熟日期的相關性較高。此外，在本季度中存在許多類群之間的負相關性：首先是最早果實成熟日期與產量、果實數與結果率的顯著負相關，顯示早熟品系的產量優於晚熟品系；果實重量與單株花朵數之間的負相關在 2021SP 有觀察到，但在 2021SM 中不顯著。最後，果實重量與產量之間的正相關也是首次在這個季度中表現出顯著性。

在 2022SM，根據性狀間的相關性，43 種性狀被分成 2 個類群（圖十三）。從每個類群聚集的性狀種類來看，這 2 個類群分別對應：（1）果實數、結果率與果實收穫性狀（2）花梗數、花朵數與開花率。在第一個類群中，有許多性狀獨立於大多數性狀之外，例如：綠肩、最早開花日期、果實重量等等，這些性狀的獨立性也



在先前的季度中被觀察到；同時在第一類群中，最強的性狀間相關性發生在第一花序、第一正常花序、花序平均、與正常花序平均之間，其中花序平均與正常花序平均計算出來的果實數、結果率、花梗結果率之間相關性非常高，同時也是與產量與收穫果實數相關性最高的；此外，儘管結果率與花梗結果率都強烈與果實數相關，但比起結果率，在同一個花序單位上的花梗結果率的正相關性往往要來得更大。

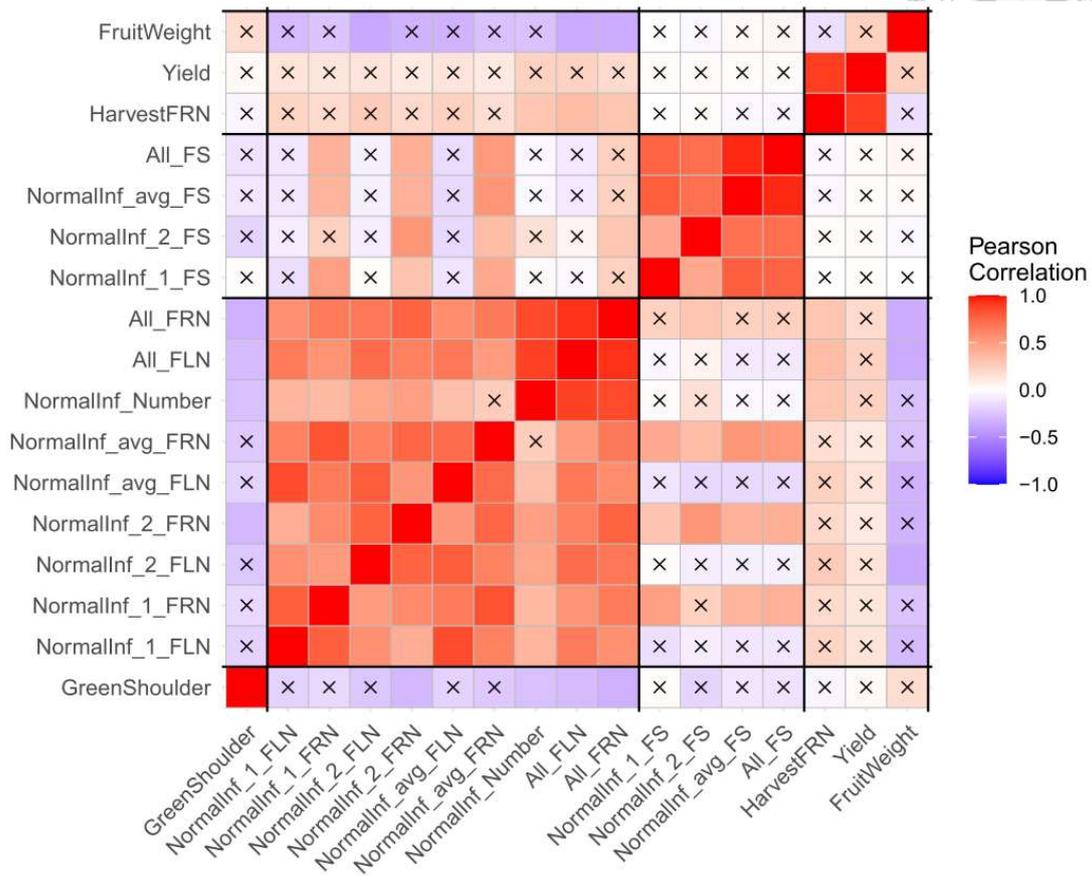
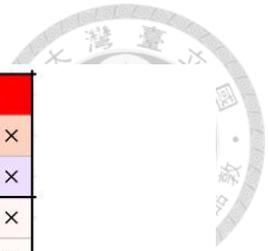
在 2023SP，根據性狀間的相關性，43 種性狀被分成 2 個類群（圖十四）。從每個類群聚集的性狀種類來看，這 2 個類群分別對應：(1) 花梗數、花朵數與開花率 (2) 結果率與果實收穫性狀，至於果實數與花梗結果率則是在兩個類群中均有出現。在第一個類群中，各種絕對花序性狀在圖形上形成了一個顏色較深的方形，顯示這些性狀間有較高的相關性，而同樣類似的還有六個花梗數性狀；此外，多數的開花率與同樣調查方式的花朵數相關，而多數的花梗結果率與同樣調查方式的果實數相關，這一點在 2022SM 中也有發現，顯示果實數是影響花梗結果率的主要因素。

在本次研究中，結果率是果實數對花朵數的比值，而果實重量是產量對收穫果實數的比值，對於這兩個由其他性狀衍生而來的性狀，是否會與其原始性狀有相關性是一個值得討論的問題。由於分群結果代表了性狀間相關性的高低，從全部季度的分群上來說，除了 2021SP 外，花朵數（以及花梗數與開花率）總是自成一群，而結果率、產量、收穫果實數也總是在同一群。果實數在 2021SM、2022SP 與 2022SM 中與結果率、產量在同一群，但在 2021SP 中果實數與花朵數在同一群，在 2023SP 中則是兩群中都包含部分的果實數性狀。基於 2021SM、2022SP 與 2022SM 是本次研究中在生殖生長時期溫度較高的三個季度，這樣的結果可能顯示在高溫下結果率與果實數相關，且兩者獨立於花朵數之外；而在常溫下，花朵數與果實數間存在相關性，雖然結果率與果實數之間的相關性較弱，但仍保持與花朵數之間的獨立

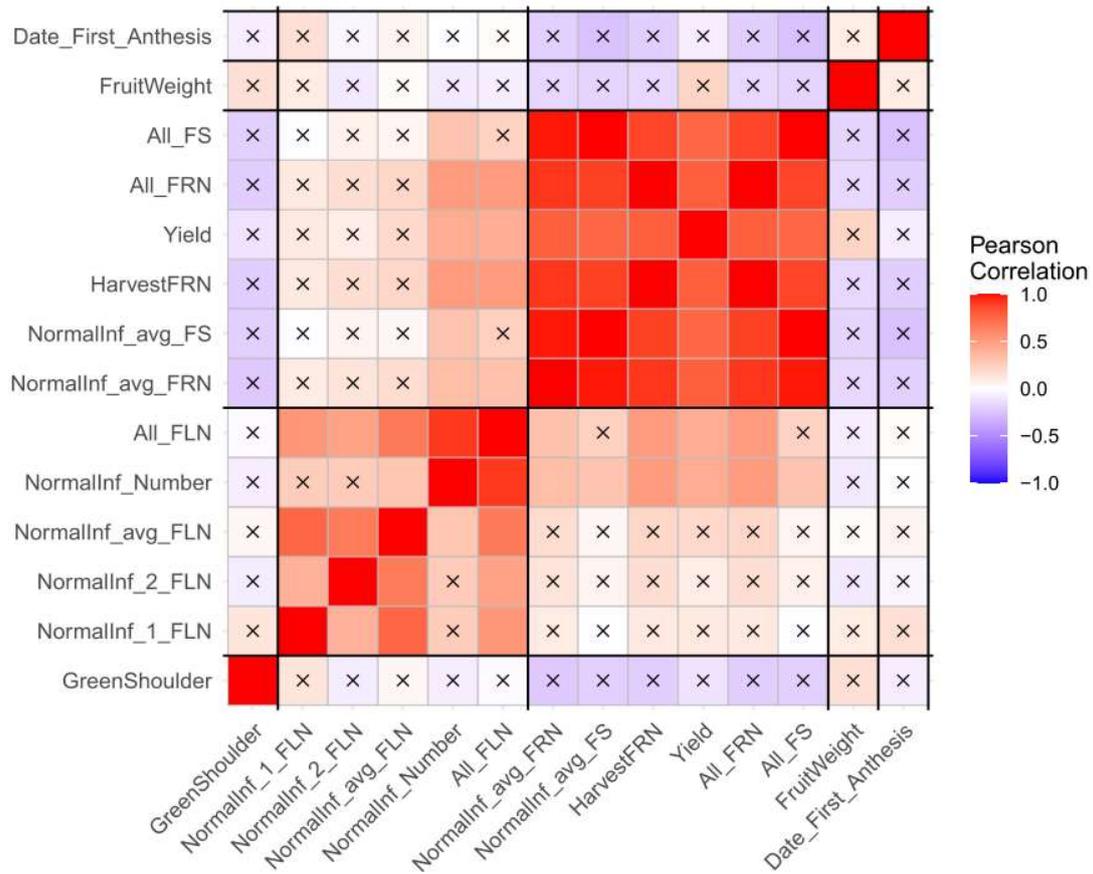


性 (圖十五 a)。至於產量、收穫果實數與果實重量三者間的關係，產量與收穫果實數之間在所有季度中都表現出顯著的正相關，果實重量與收穫果實數之間除了在 2023SP 表現為顯著負相關，在其他季度皆為不顯著。有趣的是，果實重量與產量之間的相關性在 2021SP 與 2021SM 兩個田間季度中表現為獨立，而在 2022SP、2022SM、2023SP 三個溫室季度中表現為顯著正相關 (圖十五 b)。

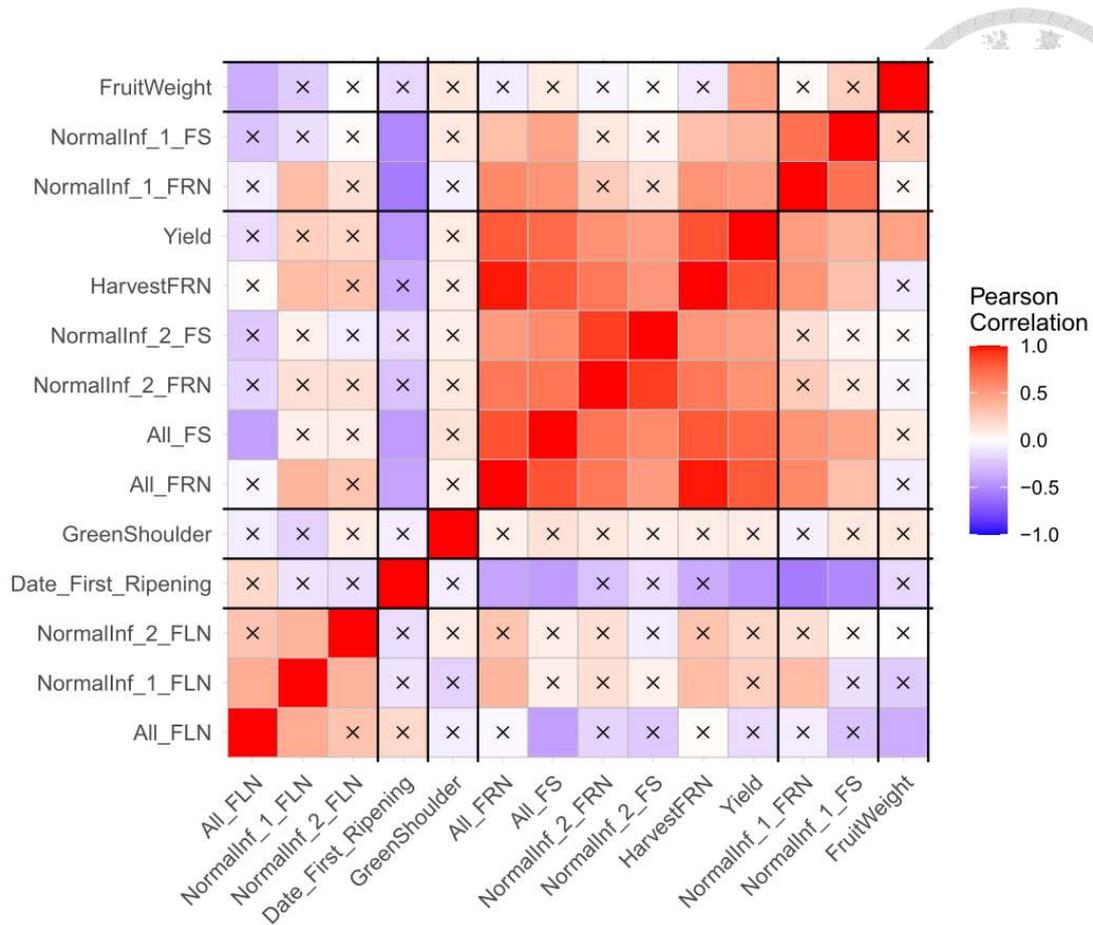
除此之外，我們也發現在 2021SP、2022SP 兩個春季試驗中，單株花朵數與果實重量之間為顯著負相關，但在夏季的 2021SM 與 2022SM，這兩者間的相關性變為不顯著。儘管在 2023SP 的結果不支持，但這仍可能顯示季節會影響單株花朵數與果實重量之間的相關性。



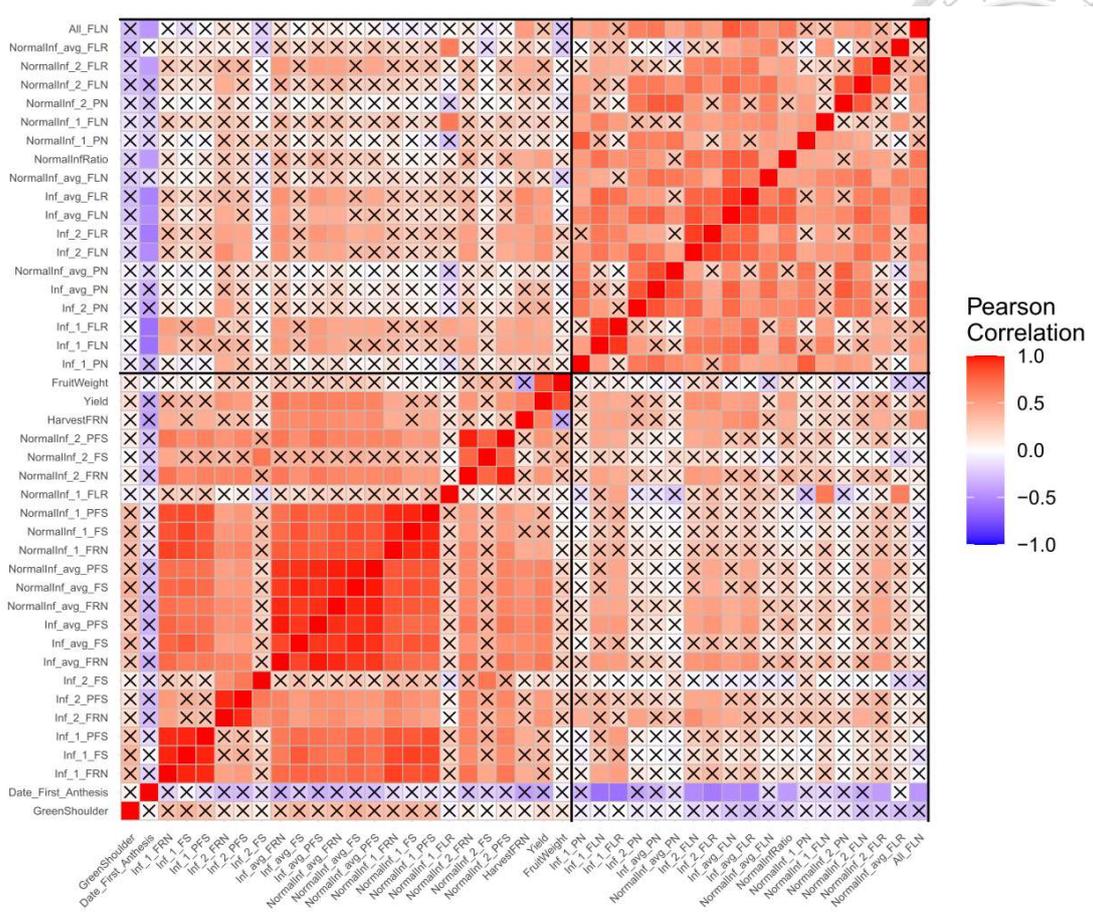
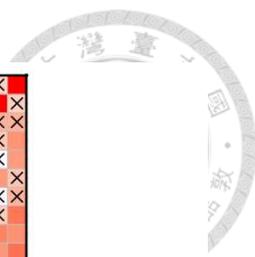
圖十：2021SP 所調查 17 個外表型性狀間相關性矩陣與 K-medoid 分群結果。圖中以顏色深淺代表皮爾森相關係數的高低，紅色為正相關，藍色為負相關。黑色交叉記號代表該項相關係數顯著性不足 (Bonferroni 整體顯著水準 0.05)，黑色框線用來區分出 4 個不同的 K-medoid 分群。



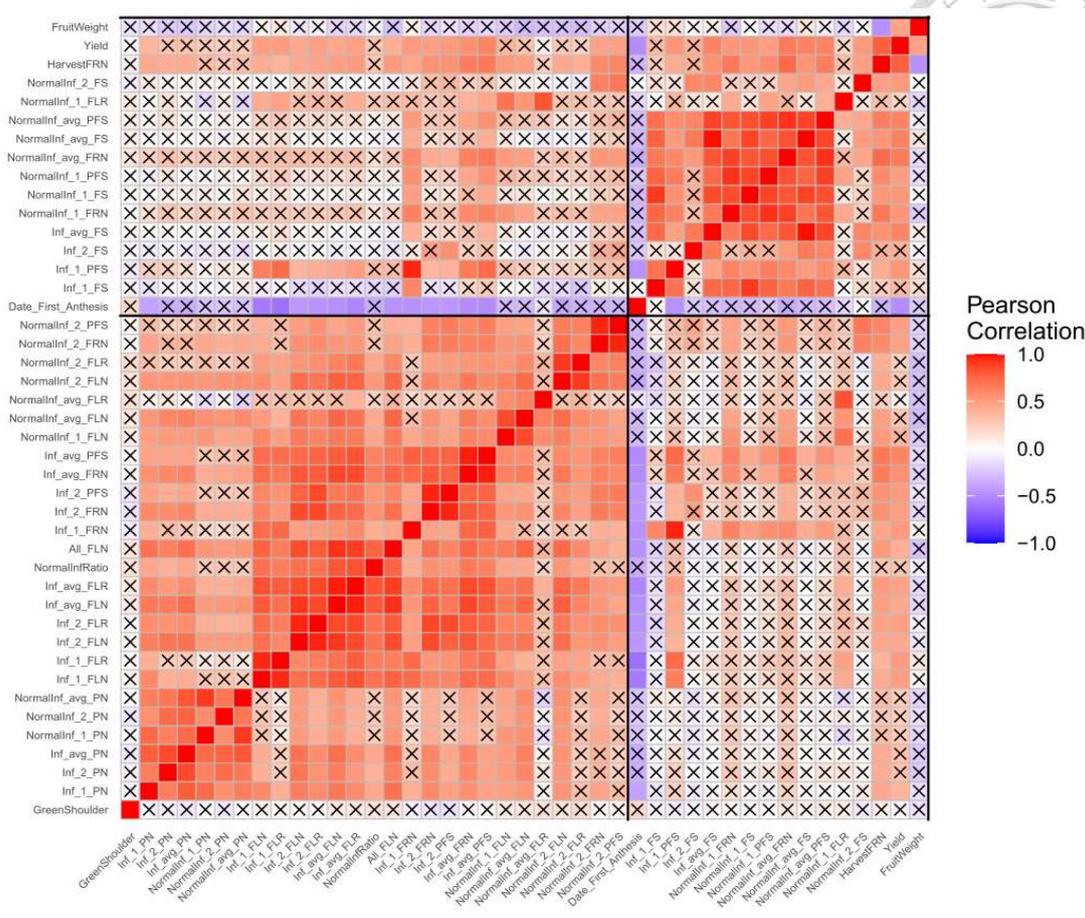
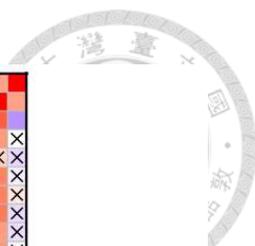
圖十一：2021SM 所調查 14 個外表型性狀間相關性矩陣與 K-medoid 分群結果。圖中以顏色深淺代表皮爾森相關係數的高低，紅色為正相關，藍色為負相關。黑色交叉記號代表該項相關係數顯著性不足 (Bonferroni 整體顯著水準 0.05)，黑色框線用來區分出 5 個不同的 K-medoid 分群。



圖十二：2022SP 所調查 14 個外表型性狀間相關性矩陣與 K-medoid 分群結果。圖中以顏色深淺代表皮爾森相關係數的高低，紅色為正相關，藍色為負相關。黑色交叉記號代表該項相關係數顯著性不足 (Bonferroni 整體顯著水準 0.05)，黑色框線用來區分出 6 個不同的 K-medoid 分群。

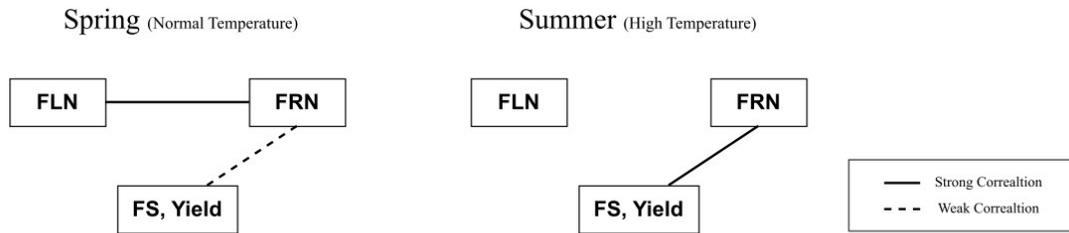


圖十三：2022SM 所調查 43 個外表型性狀間相關性矩陣與 K-medoid 分群結果。圖中以顏色深淺代表皮爾森相關係數的高低，紅色為正相關，藍色為負相關。黑色交叉記號代表該項相關係數顯著性不足 (Bonferroni 整體顯著水準 0.05)，黑色框線用來區分出 2 個不同的 K-medoid 分群。

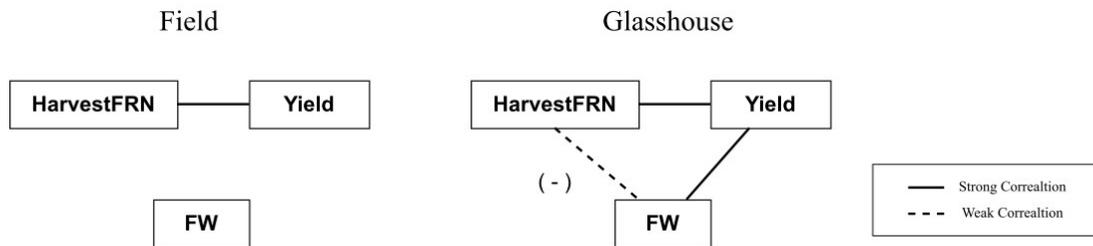


圖十四：2023SP 所調查 43 個外表型性狀間相關性矩陣與 K-medoid 分群結果。圖中以顏色深淺代表皮爾森相關係數的高低，紅色為正相關，藍色為負相關。黑色交叉記號代表該項相關係數顯著性不足 (Bonferroni 整體顯著水準 0.05)，黑色框線用來區分出 2 個不同的 K-medoid 分群。

(a)



(b)



圖十五：(a) 結果率 (b) 果實重量在五個季度中與其構成性狀之相關性歸納。FLN：花朵數；FRN：果實數；FS：結果率；HarvestFRN：收穫果實數；Yield：產量；FW：果實重量。圖中以實線表示性狀間的強相關性，以虛線表示弱相關性，在線旁邊的負號代表負相關，若無標示則為正相關。(a) 的左右兩張小圖分別代表性狀在本次研究中的常溫環境、與高溫環境下的相關性差異；(b) 的左右兩張小圖分別代表性狀在本次研究中的田間環境、與溫室環境下的相關性差異。



二、單一花序上性狀作為選拔指標的探討

對於育種者或農民來說，種植番茄的目的在於收穫果實。在本篇研究中的三個與果實收穫相關的性狀——產量、收穫果實數與果實重量——都需要等到果實成熟、採收後才能測量，且每個果實成熟時間不同，使得調查在全部果實成熟前都要持續進行。而選拔指標的概念乃是利用與目標性狀高度相關的其他性狀作為指標，以達到簡化調查、提高作業效率的目的。若是能夠靠著調查一個花序上的某個選拔指標就能預測後續與果實收穫相關的性狀，就能夠大幅減少進行外表型調查所需的工作量。在本次研究中，分別在每個花序上調查並記錄六種性狀類型，分別是：花梗數、花朵數、果實數、開花率、結果率、以及花梗結果率，而在後續資料整理時，又區分出七種不同花序單位，並將每個花序單位上的每個性狀類型獨立紀錄成一個性狀，其中有四種花序單位是以單一花序為單位，分別為：第一花序、第二花序、第一正常花序、第二正常花序。這四種單位乘上六種性狀類型，共 24 個性狀可望作為單一花序上用來選拔產量、收穫果實數或果實重量的選拔指標。故在本章節中，將探討這三個果實收穫性狀與其他單一花序上性狀間的相關性，並分析出最佳的選拔指標。

由於在 2021SP 到 2022SP 三個季度中只調查了第一正常花序與第二正常花序上的花朵數、果實數與結果率（註：且在 2021SM 中只有花朵數），因此我們先使用全部五個季度中第一正常花序與第二正常花序上的花朵數、果實數與結果率作為指標，並計算這三個指標與產量、收穫果實數與果實重量這三個果實收穫性狀之間在不同花序與不同季度下的相關性，再透過計算使用不同指標間的費雪最小顯著差異（least significant difference）進行相關性高低的多重比較。經統計，在不考慮花序單位與調查季度的情況下，使用果實數或結果率比起使用花朵數較能顯著提升與產量之間的相關性；而在與收穫果實數的相關性上，使用果實數顯著高於使

用結果率或花朵數；至於在與果實重量的相關性上，無論使用哪個指標的相關性都相當接近零且沒有顯著差異，顯示果實重量不適合使用這三個指標進行選拔。



此外，在 2021SP 與 2021SM 兩個田間季度中，無論哪個指標與產量或收穫果實數之間的相關性都顯著較低，顯示在本次研究的田間環境下也不適合使用指標進行選拔。因此，使用花序上果實數在溫室環境下用於選拔產量或收穫果實數似乎是個可行的策略。

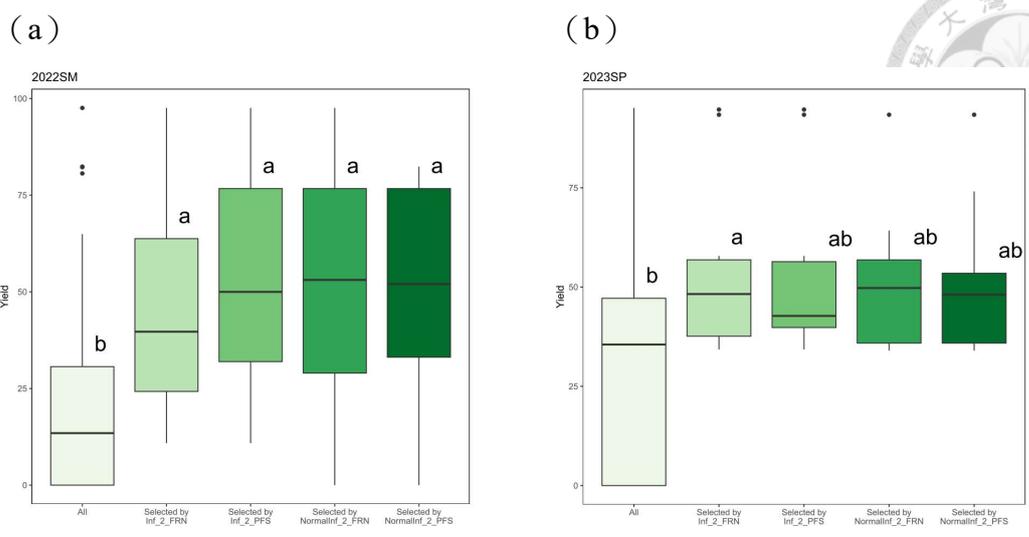
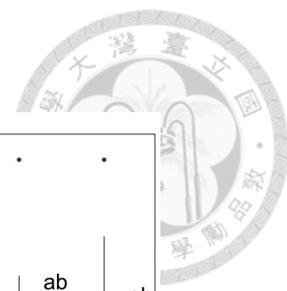
在此基礎上更進一步，配對 T 檢定被用來檢驗三個溫室季度中第一正常花序上的果實數比起第二正常花序上的果實數是否與產量或收穫果實數之間的相關性有顯著差異，但結果顯示無論是使用第一正常花序或是第二正常花序都沒有顯著影響相關性的高低。在三個溫室季度中花序上果實數與產量的皮爾森相關係數平均為 0.39、與收穫果實數為 0.46。

在 2022SM 與 2023SP 中，筆者在四種花序單位（第一花序、第二花序、第一正常花序、第二正常花序）上分別調查六種性狀（花梗數、花朵數、果實數、開花率、結果率、花梗結果率），並對這些性狀與產量和收穫果實數之間的相關性進行多重比較。結果顯示在不考慮花序單位與調查季度的情況下，六種性狀之中的果實數、花梗結果率與花朵數三個性狀無論與產量還是與收穫果實數之間的相關性都是在最高的顯著分群中，這顯示除了果實數，花梗結果率與花朵數可能也適合作為對產量與收穫果實數的指標。為了得知這三個指標是否在不同的花序單位下展現出不同的相關性高低，針對四個不同花序單位下的三個指標、共 12 個性狀的多重比較結果顯示：雖然多數指標之間並沒有顯著差異，但與產量的相關性最高的是第二花序與第二正常花序上的果實數與花梗結果率，兩季度平均的相關係數在 0.50 到 0.52 之間；而與收穫果實數相關性最高的是第一正常花序上的果實數與花梗結

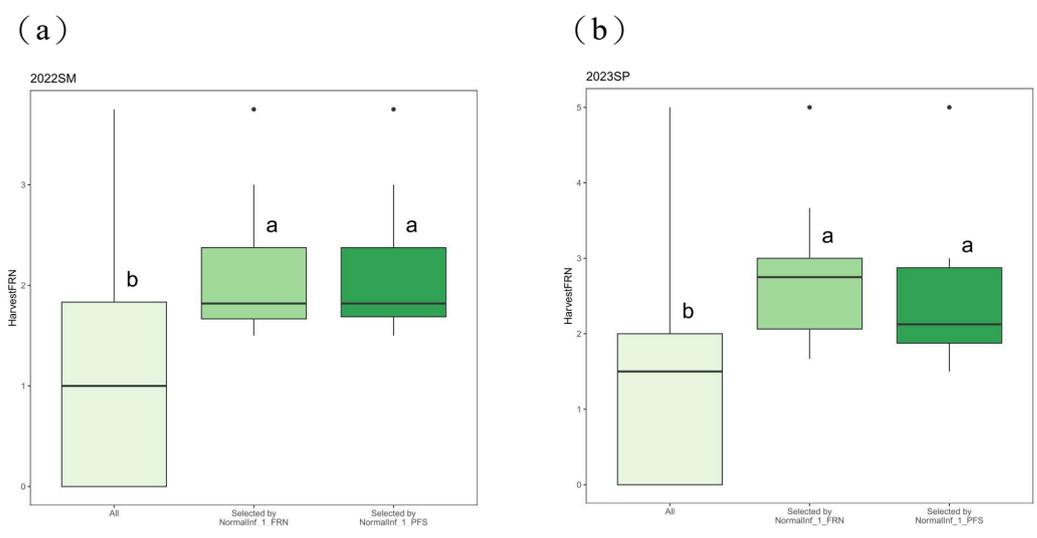


果率，兩季度平均相關係數在 0.52 到 0.55 之間。此外，我們發現到比起同一花序單位上的果實數，使用花梗結果率在兩個季度間的相關性標準差更小，顯示花梗結果率與產量或收穫果實數的相關性可能更穩定、比起果實數更不容易受到環境的影響，適合作為普遍的選拔指標使用。

為了驗證選拔指標的可行性，本研究在 2022SM 與 2023SP 兩個季度中，實際使用第二花序與第二正常花序上的果實數與花梗結果率選拔產量，以及使用第一正常花序上的果實數與花梗結果率選拔收穫果實數，選拔的品系為各指標排名前 10 的品系。經比較，在 2022SM 使用對應的指標選拔，選拔出的 10 個品系比起原始族群在產量或收穫果實數上都有顯著提升；在 2023SP，使用第二花序果實數選拔產量有顯著的提升，而使用無論第一正常花序上的果實數或花梗結果率選拔收穫果實數都有顯著的提升（圖十六、圖十七）。



圖十六：在 (a) 2022SM 與 (b) 2023SP 以四種花序上指標選拔 10 個產量最高品系盒狀圖。縱軸為產量高低。橫軸對應盒狀圖從左至右分別為：選拔前全部品系、以第二花序果實數選拔 10 個品系、以第二花序花梗結果率選拔 10 個品系、以第二正常花序果實數選拔 10 個品系、以及以第二正常花序花梗結果率選拔 10 個品系。圖中的英文字母代表以杜凱式最誠實顯著性差異 (Tukey's HSD) 進行多重比較的分組。



圖十七：在 (a) 2022SM 與 (b) 2023SP 以兩種花序上指標選拔 10 個收穫果實數最高品系盒狀圖。縱軸為收穫果實數高低。橫軸對應盒狀圖從左至右分別為：選拔前全部品系、以第二花序果實數選拔 10 個品系、以第二花序花梗結果率選拔 10 個品系、以第二正常花序果實數選拔 10 個品系、以及以第二正常花序花梗結果率選拔 10 個品系。圖中的英文字母代表以杜凱式最誠實顯著性差異 (Tukey's HSD) 進行多重比較的分組。



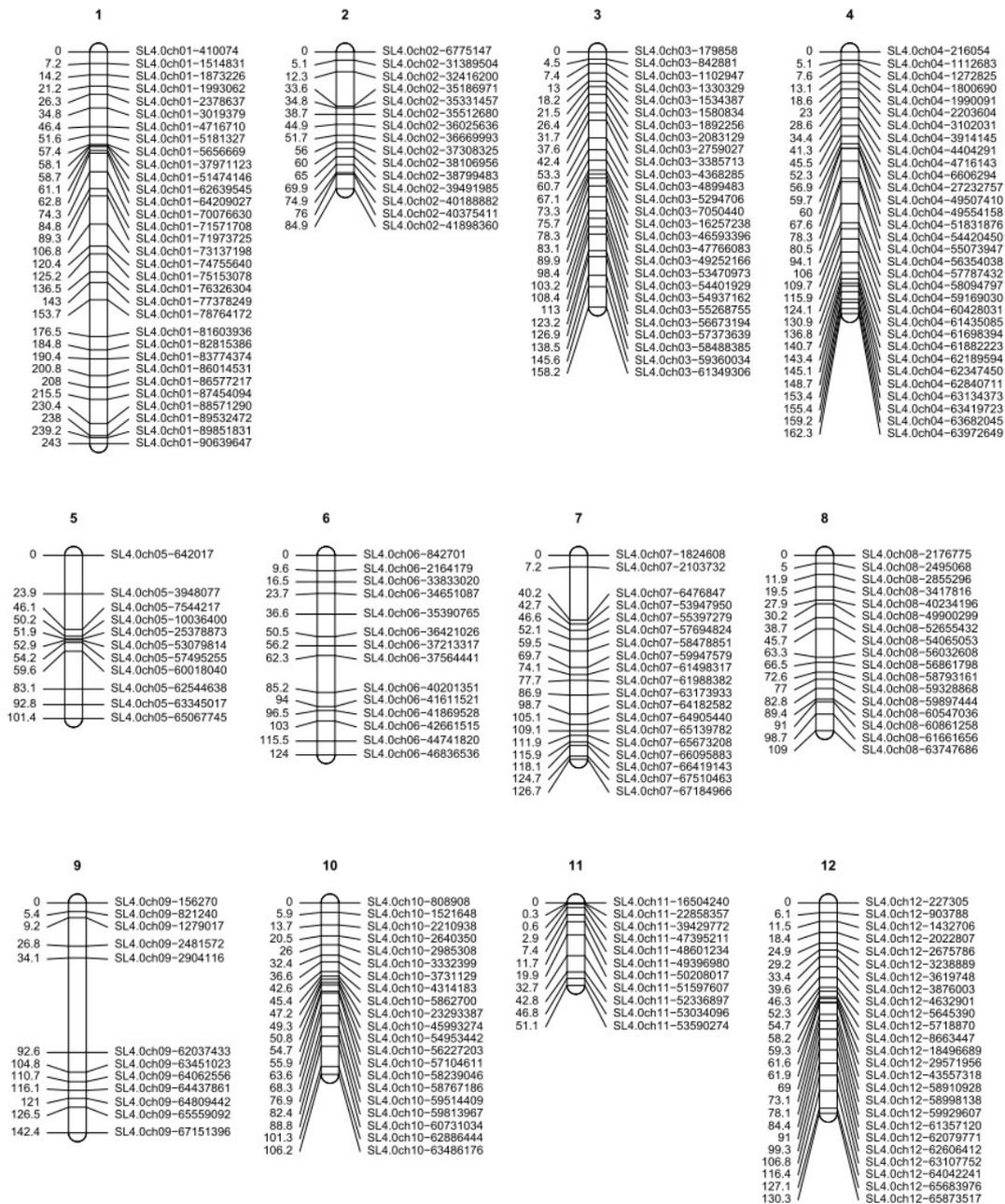
第四節 連鎖圖譜與數量基因座定位

由 236 個分子標誌所建構的連鎖圖譜如（圖十八）所示。在建構連鎖群後，大多數的分子標誌依照定序在 SL4.0 參考基因組上的染色體位置被分在同一個連鎖群中，唯獨五個在 9 號染色體前段的五個分子標誌被分到 11 號染色體的連鎖群上。經過重組率比較，由於這五個分子標誌並沒有顯示出與 11 號染色體上分子標誌更緊密的關係，最終決定將這五個分子標誌移動至與 9 號染色體上其他分子標誌同一連鎖群中，使 12 個連鎖群分別對應 12 條染色體。以下將直接以染色體稱呼對應的連鎖群。經排序，多數染色體上的分子標誌排序符合物理圖譜順序，唯獨 12 號染色體中段有部分標誌排序與物理圖譜不符，最終決定依照物理圖譜順序重新排序。在此連鎖圖譜中，每條染色體上的分子標誌數最少的是 5 號與 11 號染色體（11 個），最多的是 1 號與 4 號染色體（32 個）；長度最長的染色體是 1 號染色體（243cM），最短的是 11 號染色體（51cM）；整個圖譜中平均分子標誌間距大約是 6.9cM，其中 1、5、6、7、9 號染色體的平均間距在這之上；整個圖譜中最大的分子標誌間距出現在 9 號染色體上（58.5cM），經觀察，圖譜上 9 號染色體前段五個分子標誌與其他分子標誌間的距離遙遠，這也可能是前面進行連鎖群分群的時候這五個分子標誌無法與其他分子標誌分在同一群的原因（表五）。

使用簡單區間定位法進行數量基因座定位的結果可參見（表六）與（圖十九~圖廿一）。在全部五季度共 131 個外表型性狀中，有 45 個外表型性狀定位到顯著的基因座，且其中 3 個性狀有定位到兩個在不同染色體上顯著的基因座，共 48 個基因座。在 1 號染色體上，29 個性狀被定位在 51.6cM 至 69cM 之間，相互重疊的信賴區間說明可能為同個基因座，這些性狀包含了大多數的花序上花朵數、花梗數與果實數性狀、2021SP 的花序數與 2022SP 的收穫果實數；這些數量基因座的外表型變方解釋率從 9.7% 至 29.7% 不等，但加性效應皆為正值，顯示來自 Siberia 的等位基因對這些性狀有提升作用。在 2 號染色體上，來自 2022SM 的收穫果實數與花



序平均結果率被定位在 67cM 與 54cM 上，兩個信賴區間在 48cM 到 74cM 之間重疊，顯示可能為同一個基因座，變方解釋率分別為 15.9% 與 14.3%，加性效應為正值。在 3 號染色體上，來自 2021SP 的收穫果實數與產量同時被定位在 146cM 上，兩個信賴區間在 140cM 到 153cM 之間重疊，顯示可能為同一個基因座，變方解釋率分別為 9.1% 與 8.1%，加性效應為負值，顯示來自 Tstar 的等位基因提高了 2021SP 的產量。在 4 號染色體上，來自 2022SM 的開花率被定位在 34cM 上，變方解釋率為 16.6%，加性效應為負值；來自 2021SP 的四個結果率性狀被定位在 119cM 至 160cM 上，相互重疊的信賴區間說明可能為同個基因座，外表型變方解釋率在 8.7% 至 11.2% 之間，加性效應為正值。在 5 號染色體上，來自 2021SP 的第一正常花序結果率被定位在 52cM 上，變方解釋率為 8.9%，加性效應為負值。在 6 號染色體上，來自 2022SM 的果實重量被定位在 8cM 上，變方解釋率為 35.7%，加性效應為正值。在 7 號染色體上，來自 2021SM 的正常花序數與單株花朵數同時被定位在 89cM 上，兩個信賴區間在 82cM 到 104cM 之間重疊，顯示可能為同一個基因座，變方解釋率為 9.0% 與 10.9%，加性效應為正值。在 10 號染色體上，來自全部季度的綠肩被定位在 8cM 至 16cM 上，相互重疊的信賴區間說明可能為同個基因座，變方解釋率從 44.0% 至 67.0% 不等，加性效應為正值。在 12 號染色體上，來自 2021SM 正常花序平均花朵數被定位在 10cM 上，變方解釋率為 8.5%，加性效應為負值。在全部性狀中，來自 2021SP 的第一正常花序結果率、以及來自 2021SM 的正常花序平均花朵數、單株花朵數，這三個性狀各自定位到兩個在不同染色體上的顯著數量性狀基因座。經 *fitqtl* 的分析，這三個性狀在兩個數量性狀基因座之間的交感效應 p-value 都大於 0.05，顯示基因座之間的交互作用不顯著（表六）。



圖十八：由 236 個 SNP 分子標誌所構建的 CLN4220 連鎖圖譜。圖中以 1 到 12 標出全部的連鎖群，每連鎖群左側以 cM 標出遺傳距離，右側則是 Marker 的名稱。

表四：CLN4220 連鎖圖譜各染色體（連鎖群）上分子標誌數目、長度與間距

染色體	分子標誌數	全長 (cM)	平均間距 (cM)	最大間距 (cM)
1	32	243.03462	7.8398266	22.75106
2	15	84.892381	6.0637415	21.295912
3	27	158.16663	6.0833321	12.551642
4	32	162.29393	5.235288	13.536713
5	11	101.40695	10.140695	23.85501
6	14	124.00307	9.5386974	22.907315
7	19	126.69484	7.0386024	32.945836
8	17	108.99322	6.8120764	17.530159
9	12	142.38408	12.944007	58.490954
10	21	106.18481	5.3092407	12.497603
11	11	51.100954	5.1100954	12.804294
12	25	130.28338	5.4284743	10.668103
全部	236	1539.4389	6.872495	

表五：CLN4220 數量性狀基因座定位結果

數量性狀基因座 (季度-性狀)	染色體	位置 (cM)	信賴區間 (cM)	LOD 值	外表型變方解釋力 (%)	加性效應 (性狀值)	交感效應顯著性 (P-value)	最接近分子標誌
2021SP - GreenShoulder	10	13	10-15	26.3	50.1	0.214695		SL4.0ch10-2210938
2021SP - NormalInf 1 FLN	1	62	55-67	7.9	19	0.808126		SL4.0ch01-64209027
2021SP - NormalInf 1 FRN	1	62	54-69	4	10.1	0.504882		SL4.0ch01-64209027
2021SP - NormalInf 1 FS - chr4	4	160	117-162	3.4	8.7	0.050976	0.515354	SL4.0ch04-63682045
2021SP - NormalInf 1 FS - chr5	5	52	40-58	3.5	8.9	-0.04947		SL4.0ch05-25378873
2021SP - NormalInf 2 FLN	1	62	59-70	11.4	26.2	0.79871		SL4.0ch01-64209027
2021SP - NormalInf 2 FRN	1	68	59-75	6.6	16.2	0.616957		SL4.0ch01-64209027
2021SP - NormalInf 2 FS	4	122	113-129	3.4	8.8	0.058479		SL4.0ch04-60428031
2021SP - NormalInf avg FLN	1	62	59-67	11	25.3	0.532136		SL4.0ch01-64209027
2021SP - NormalInf avg FRN	1	62.8	55-72	3.9	9.9	0.270409		SL4.0ch01-64209027
2021SP - NormalInf avg FS	4	120	110-128	4.5	11.2	0.047422		SL4.0ch04-59169030
2021SP - NormalInf Number	1	66	61-72	7.8	18.7	0.721922		SL4.0ch01-64209027
2021SP - HarvestFRN	3	145.6	140-153	3.6	9.1	-0.67908		SL4.0ch03-59360034
2021SP - Yield	3	146	140-157	3.2	8.1	-18.5238		SL4.0ch03-59360034
2021SP - All FLN	1	65	61-69	13.3	29.7	5.563238		SL4.0ch01-64209027
2021SP - All FRN	1	65	59-71	9.4	22.1	3.549793		SL4.0ch01-64209027



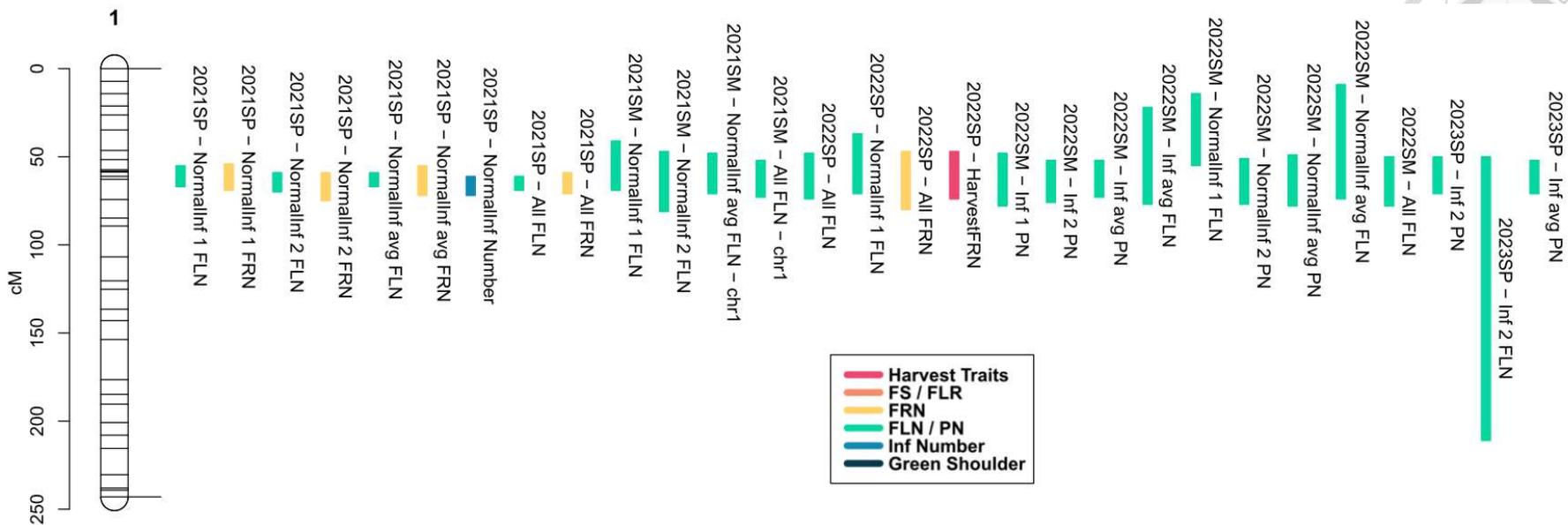
續表五：CLN4220 數量性狀基因座定位結果

數量性狀基因座 (季度-性狀)	染色體	位置 (cM)	信賴區間 (cM)	LOD 值	外表型變方解釋力 (%)	加性效應 (性狀值)	交感效應顯著性 (P-value)	最接近分子標誌
2021SP - All FS	4	119	108-128	3.8	9.7	0.042554		SL4.0ch04-59169030
2021SM - GreenShoulder	10	16	11-19	9.9	45.9	0.275741		SL4.0ch10-2210938
2021SM - NormalInf 1 FLN	1	54	41-69	3.3	9.7	0.614186		SL4.0ch01-5181327
2021SM - NormalInf 2 FLN	1	69	47-81	5	14.3	0.790937		SL4.0ch01-70076630
2021SM - NormalInf avg FLN - chr1	1	54	48-71	6.8	17.9	0.587225	0.081296	SL4.0ch01-5181327
2021SM - NormalInf avg FLN - chr12	12	10	3-18	3.3	8.5	-0.3713		SL4.0ch12-1432706
2021SM - NormalInf Number	7	89	82-104	3.6	9	0.625167		SL4.0ch07-63173933
2021SM - All FLN - chr1	1	62	52-73	5.4	14.9	4.847644	0.18	SL4.0ch01-64209027
2021SM - All FLN - chr7	7	89	82-106	3.6	10.9	4.257716		SL4.0ch07-63173933
2022SP - All FLN	1	60	48-74	3.5	12.8	10.14785		SL4.0ch01-62639545
2022SP - NormalInf 1 FLN	1	61.1	37-71	4.1	14.9	0.815556		SL4.0ch01-62639545
2022SP - GreenShoulder	10	13	10-16	18.8	67	0.411022		SL4.0ch10-2210938
2022SP - All FRN	1	54	47-80	3.6	13	0.754166		SL4.0ch01-5181327
2022SP - HarvestFRN	1	54	47-74	4	14.3	0.770555		SL4.0ch01-5181327
2022SM - GreenShoulder	10	8	3-14	5.8	44	0.317636		SL4.0ch10-1521648
2022SM - Inf 1 PN	1	68	48-78	3.2	15.8	0.425586		SL4.0ch01-64209027

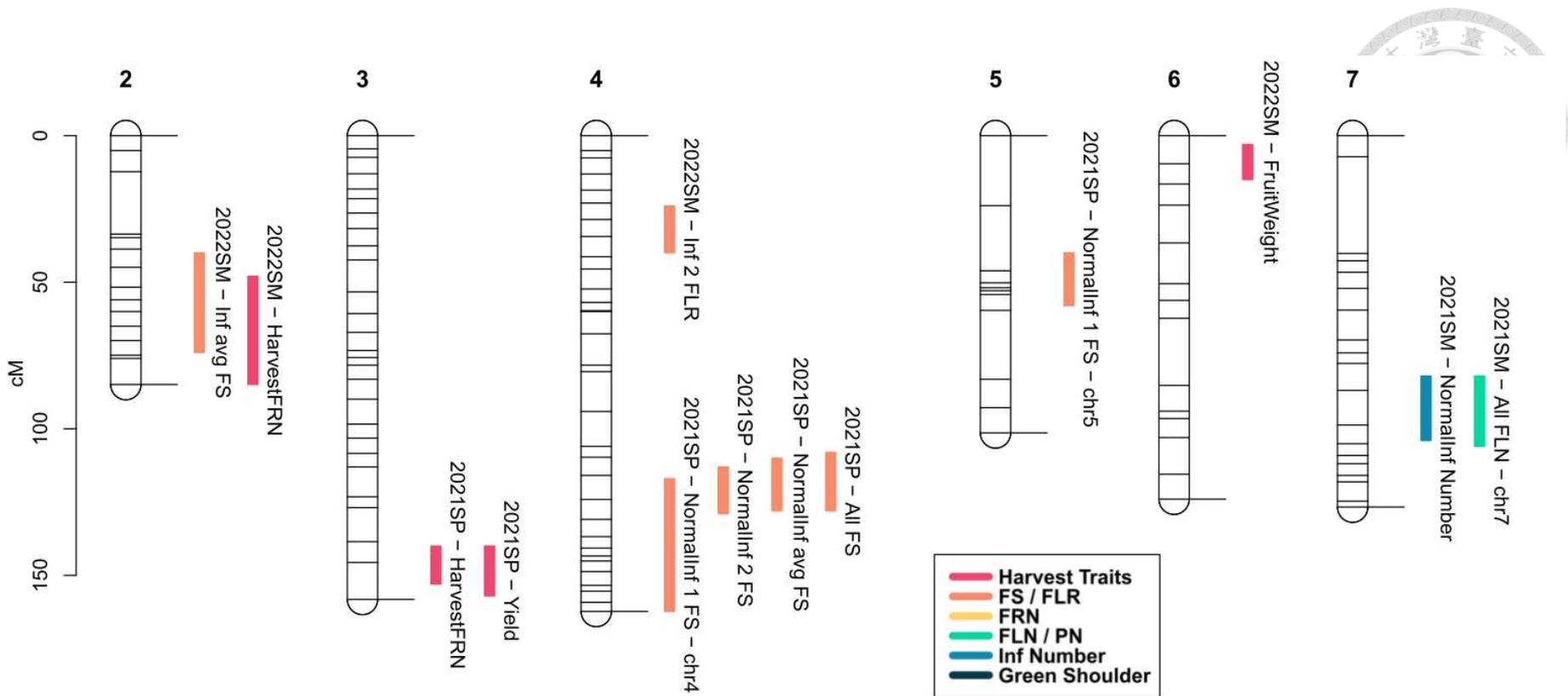


續表五：CLN4220 數量性狀基因座定位結果

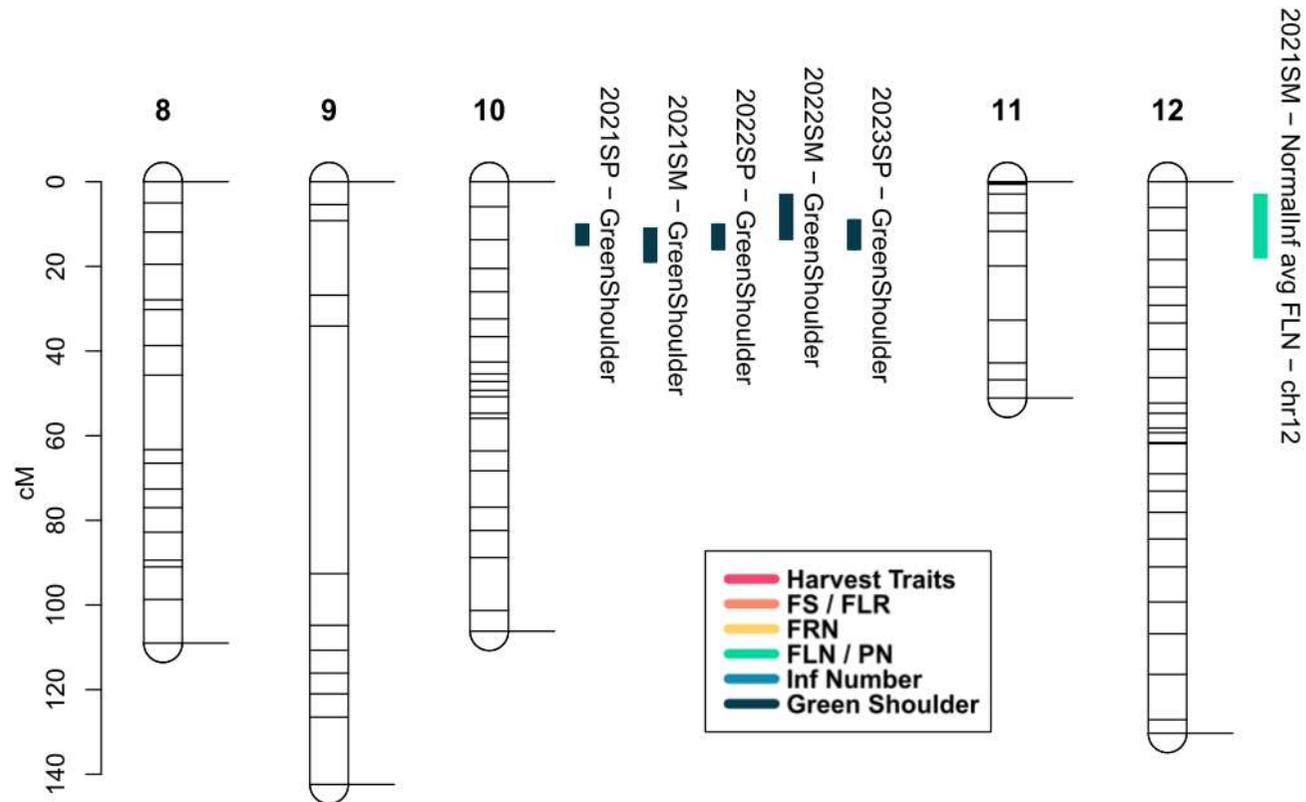
數量性狀基因座 (季度-性狀)	染色體	位置 (cM)	信賴區間 (cM)	LOD 值	外表型變方解釋力 (%)	加性效應 (性狀值)	交感效應顯著性 (P-value)	最接近分子標誌
2022SM - Inf 2 PN	1	65	52-76	3.6	17.4	0.487442		SL4.0ch01-64209027
2022SM - Inf 2 FLR	4	34	24-40	3.4	16.6	-0.10403		SL4.0ch04-3914145
2022SM - Inf avg PN	1	65	52-73	6.1	27.8	0.474574		SL4.0ch01-64209027
2022SM - Inf avg FLN	1	66	22-77	3.9	18.9	0.44363		SL4.0ch01-64209027
2022SM - Inf avg FS	2	54	40-74	2.8	14.3	0.032683		SL4.0ch02-37308325
2022SM - NormalInf 1 FLN	1	51.6	14-55	3.3	16.4	0.31824		SL4.0ch01-5181327
2022SM - NormalInf 2 PN	1	65	51-77	3.9	18.9	0.583649		SL4.0ch01-64209027
2022SM - NormalInf avg PN	1	65	49-78	4	19.5	0.416345		SL4.0ch01-64209027
2022SM - NormalInf avg FLN	1	51.6	9-74	3.3	16.2	0.31938		SL4.0ch01-5181327
2022SM - HarvestFRN	2	67	48-85	3.2	15.9	0.426474		SL4.0ch02-38799483
2022SM - FruitWeight	6	8	3-15	4.9	35.7	8.272924		SL4.0ch06-2164179
2022SM - All FLN	1	68	50-78	5.1	24	9.683785		SL4.0ch01-64209027
2023SP - GreenShoulder	10	13	9-16	16.4	65.5	0.390464		SL4.0ch10-2210938
2023SP - Inf 2 PN	1	56	50-71	4.6	17.5	0.46586		SL4.0ch01-5656669
2023SP - Inf 2 FLN	1	62.8	50-211	3	11.6	0.401629		SL4.0ch01-64209027
2023SP - Inf avg PN	1	62.8	52-71	5	18.7	0.337013		SL4.0ch01-64209027



圖十九：全部五季度中，使用簡單區間定位法定位在第 1 號染色體上之所有性狀。左方縱軸為遺傳距離，以 centimorgan (cM) 表示，染色體上的黑色橫線標示使用的分子標誌的位置。在染色體右方列出所有定位到該條染色體上的性狀基因座，以調查季度加上性狀英文簡寫的方式書寫，關於性狀的英文簡寫可參照表四。在每個性狀基因座文字的左方，以上色條帶標出該基因座對應左方遺傳圖譜的 LOD-1.5 信賴區間位置，條帶的顏色對應不同種類的性狀：紅色對應產量、收穫果實數與果實重量三個果實收穫性狀；橘色對應結果率與開花率兩個比率性狀；黃色對應果實數；綠色對應花朵數與花梗數；藍色對應花序數；深藍色對應綠肩。



圖廿：全部五季度中，使用簡單區間定位法定位在第 2 至第 7 號染色體上之所有性狀。左方縱軸為遺傳距離，以 centimorgan (cM) 表示，染色體上的黑色橫線標示使用的分子標誌的位置。在染色體右方列出所有定位到該條染色體上的性狀基因座，以調查季度加上性狀英文簡寫的方式書寫，關於性狀的英文簡寫可參照表四。在每個性狀基因座文字的左方，以上色條帶標出該基因座對應左方遺傳圖譜的 LOD-1.5 信賴區間位置，條帶的顏色對應不同種類的性狀：紅色對應產量、收穫果實數與果實重量三個果實收穫性狀；橘色對應結果率與開花率兩個比率性狀；黃色對應果實數；綠色對應花朵數與花梗數；藍色對應花序數；深藍色對應綠肩。



圖廿一：全部五季度中，使用簡單區間定位法定位在第 8 至第 12 號染色體上之所有性狀。左方縱軸為遺傳距離，以 centimorgan (cM) 表示，染色體上的黑色橫線標示使用的分子標誌的位置。在染色體右方列出所有定位到該條染色體上的性狀基因座，以調查季度加上性狀英文簡寫的方式書寫，關於性狀的英文簡寫可參照表四。在每個性狀基因座文字的左方，以上色條帶標出該基因座對應左方遺傳圖譜的 LOD-1.5 信賴區間位置，條帶的顏色對應不同種類的性狀：紅色對應產量、收穫果實數與果實重量三個果實收穫性狀；橘色對應結果率與開花率兩個比率性狀；黃色對應果實數；綠色對應花朵數與花梗數；藍色對應花序數；深藍色對應綠肩。

第四章 討論



一、論溫度與設施對外表型的影響

作物的外表型除了受到遺傳所控制，也可能因為環境的不同而有所差異。在七個重點性狀外表型值的變方分析結果中，環境的效應在全部性狀中皆為顯著(表一)，這顯示不同季度的環境對番茄的外表型造成了影響。本研究在不同的種植溫度與種植設施下進行了完整的試驗與外表型調查。若不考慮 2022SP 的預備試驗，本研究分別在常溫田間 (2021SP)、高溫田間 (2021SM)、常溫溫室 (2023SP)、與高溫溫室 (2022SM) 四個環境下進行試驗。相比先前多數文章只在其中二、三個環境下進行研究 (Ayenan et al., 2022; Ro et al., 2021)，本次研究得以獨立探討溫度與設施分別對產量相關性狀的影響。由於溫室封閉的空間以及使用水牆進行降溫的特性，溫室往往比起田間有著更高的濕度。在前人研究中，顯示 60% 以上的相對濕度就可能加劇高溫對產量相關性狀的負面影響，而本次在 2022SM 與 2023SP 大部分日子的平均濕度都在 70% 以上 (Ayenan et al., 2022; Peet et al., 2002)。此外，園藝分場溫室的光照比起田間也可能相對不足。本研究在 2022SM 與 2023SP 觀察到植株的株型比起田間較為細長，以及植株從移植到結果所需的生長時間較長，這些都是在低光照環境下植株常見的變化。此外，在園藝分場溫室中還觀察到了大量花序與花朵的敗育 (附錄圖一、附錄圖二)，此類型的敗育在先前的三個季度中相對少見。在 Kinet 的研究中，所觀察到在長日低光照環境下的花序與花朵敗育形態特徵與我們這次研究中觀察到的相似，故極有可能是園藝分場的光照不足引起花序與花朵的大量敗育 (Kinet, 1977)。而 2022SM 與 2023SP 中花序上的花朵數比起另外三個季度顯著來得低，也從數據上說明花朵敗育可能導致花序上花朵數的減少 (圖七 a)。最後一點，是本次研究發現田間相較溫室的病蟲害來得更嚴重。在 2021SP 與 2021SM，發生了如青枯病、黃化捲葉病等嚴重影響番茄產量的疾病。然



而儘管田間的病蟲害來得更嚴重，在 2021SP 與 2023SP 兩個常溫季度之間，多數產量相關性狀仍顯示田間顯著優於溫室(圖七 a-c, e, f)，雖然無法排除有其他因素，但這可能顯示本次研究中溫室高濕度與低光照對產量的負面影響可能比病蟲害還要嚴重。

對於高溫在田間與溫室中對產量相關性狀的共同影響，本研究結果顯示 2021SM 與 2022SM 的花序上果實數、結果率兩個性狀都顯著低於 2021SP 與 2023SP (圖七 b, c)，顯示無論在溫室或田間，高溫都造成番茄花序上結果數與結果率的下降；與此同時，單株果實數無論在溫室或田間都沒有受到高溫的顯著影響(圖七 d)，可以推論無論在溫室或田間，高溫下的 CLN4220 傾向於產生更多花序，並與降低的結果率達成單株果實數的均衡。在 Van Ploeg & Heuvelink 的回顧文章中提到，高溫下的番茄傾向於將營養生長轉為生殖生長，而在營養生長減緩、光合產能受限的情況下，花朵、果實、營養器官間的互相競爭將導致花朵與果實的敗育(Van Ploeg & Heuvelink, 2005)。此觀點恰好解釋了 CLN4220 在高溫下即便產生更多花序、但單株果實數與產量並沒有因此而提高的現象。然而，部分性狀在不同設施下對溫度的反應並不一致：花序上花朵數、產量與果實重量三個性狀在田間的 2021SP 與 2021SM 之間展現出顯著的差異，但是在溫室的 2022SM 與 2023SP 之間卻沒有(圖七 a, e, f)。在主成分分析的雙標圖上，產量與果實重量的貢獻度與 2021SP 與 2021SM 被分開的方向相近(圖九)，顯示田間高溫是產量與果實重量的主要變異來源；然而花序上花朵數的貢獻度方向與這兩季度被分開的方向幾乎垂直，反而與這兩季度內品系的主要散布方向接近(圖九)，顯示即便田間高溫同樣造成顯著的花朵數量減少，但主要的變異還是來自重組自交品系間不同的遺傳因子所造成。QTL 定位的結果顯示此遺傳因子可能就是在五個季度中皆定位在 1 號染色體上的花朵數基因座(圖十九)。



番茄的果實產量形成與光合作用以及營養物質的再分配有關，在前人的研究中顯示光照與溫度是影響番茄果實累積產量的兩個重要因素 (Jerca, 2022; Newton et al., 1999)。番茄的產量被認為與植株接收的累積光強度有正相關，在本次常溫的兩次試驗中，光線充足的田間產量顯著高於低光照的溫室，即印證了這個說法；此外在 2022SP 預備試驗中所種植的設施——綠房子智慧溫室——是一間採光良好的新建造溫室，於該季度測得的單株產量顯著高於 2021SP 田間與 2023SP 溫室的產量，更顯示光照對於常溫下溫室番茄生產的重要性。然而，在夏季高溫下，儘管田間與溫室之間在產量上沒有顯著差異；但 2021SM 田間的平均單株產量 (9.4 克) 反而比 2022SM 溫室低光照環境下的平均單株產量來得低 (20.1 克)，顯示在高溫下番茄若能種植在光線充足的溫室中，比起田間更能提高果實的產量。在 Ayenan 等人與 Ro 等人先前發表的研究中，皆指出部分番茄品系在高溫溫室比起高溫田間有較高的產量，但部分品系則沒有顯著差異；此外，在 Ayenan 等人與 Bineau 等人的研究顯示有部分品系在高溫溫室中出現果實重量的下降，但在 Ro 等人的研究中則顯示高溫溫室中有部分品系的果實尺寸高於高溫田間 (Ayenan et al., 2022; Bineau et al., 2021; Ro et al., 2021)。因此，在高溫下溫室的番茄比起高溫田間有較高的產量是本篇研究與先前研究中都同意的事實，這可能是由於溫室起到遮陰的作用，在夏季光照過強的環境下反而比起田間更適合番茄的栽培 (El-Bassiony et al., 2014)；但果實重量在高溫溫室中顯著高於高溫田間，仍不能排除是因為 CLN4220 自身獨特的遺傳性質、或是田間較為嚴重的病蟲害所導致，無法斷定是溫室造成果實重量的增加。

二、論花朵與果實相關性

本研究也對於季度間與每季度內的性狀相關性進行了分析。在不同季度間，最強的相關性發生在結果率與花序上果實數、以及產量與單株果實數之間，顯示在不同個體與環境下，這兩組性狀間總是高度相關 (圖八)。透過對五個季度性狀相



關性的群集分析，顯示結果率與花序上果實數的關係在高溫環境下被更進一步強化（圖十五 a）。過去林等人的研究發現台灣夏季高溫溫室下的果實數與結果率密切相關（Lin et al., 2010），顯示高溫下結果率的降低反映在植株結果能力的降低，而非開花能力的提升上。此外，在本次研究的常溫環境下，花朵數與果實數的正相關性明顯，但在高溫下兩者的相關性降低（圖十五 a），在過去 Bineau 等人的研究中也觀察到類似現象（Bineau et al., 2021）。對於這個現象，本研究給出的觀點如下：在常溫的環境下，番茄的營養生長與生殖生長間維持在良好的平衡，生殖生長所需的營養由等比例增長的營養生長所提供，在營養供給充足的情況下，開較多花的植株自然能結出更多果實，是為花朵數與果實數之間的高相關性；但在高溫環境下，受限的營養生長僅能供應有限數量的果實發育，此時花朵數的增加並不能換來果實數量的增加，故兩者的相關性降低。

三、論 QTL 定位結果

本次研究最終定位到 48 個基因座，信賴區間涵蓋 12 條染色體上 10 個互不重疊的區段。在所有性狀中，綠肩（Green Shoulder）為番茄果實上半部外果皮因葉綠素堆積造成的深綠色斑塊，因著果實顏色易於觀察與遺傳率高的特性，在本次研究中被用來驗證 QTL 定位的結果。番茄 10 號染色體上的 *U* 基因 (*Uniform ripening* / *SIGLK2*) 被認為是控制番茄果實綠肩的主要基因（Powell et al., 2012）。全基因體定序的序列顯示 Siberia 相較 Tstar 在 *U* 基因第二個外顯子（Exon）上有一個鹼基的缺失，導致框移突變使終止密碼子提前出現，可能轉譯出失去作用的蛋白質，表現出明顯的綠肩外表型。Siberia 是有明顯綠肩的，而 Tstar 沒有（表三）；QTL 定位的結果也顯示五個季度綠肩的加性效應為正值，代表來自 Siberia 的等位基因加強了綠肩的表現（表六）。在每季的數量基因座定位結果中，綠肩都被定位在 10 號染色體上相近的位置（圖廿一），信賴區間在 10 號染色體上 11-14 cM 處重疊，其

中最接近的分子標誌 SL4.0ch10-2210938 與 *U* 在 ITAG3.2 基因體組註解上的位置接近(2280793-2285511)。此結果除了顯示 *U* 是 CLN4220 中影響綠肩的主要基因，也顯示本次研究的 QTL 定位結果是可信的。



在全部定位到的基因座中與花朵數相關的基因座占了一半，共 24 個基因座，其中 22 個都定位在 1 號染色體的同一區段上（圖十九）。花序上花朵數的廣義遺傳率經估算為 0.659，是七個重點性狀中除了綠肩以外的最高者（表二），顯示花朵數主要受遺傳因子所控制，受環境因子的影響較小。而我們所定位到 1 號染色體上 22 個基因座分別來自五個不同季度，也反映了花朵數高遺傳率的特性。在每個季度外表型相關性的群集分析結果中，顯示在常溫下花朵數與果實數的相關性緊密（圖十五），而在本次定位到的果實數基因座也都與花朵數位於同樣 1 號染色體上此區段，且定位到的季度分別是 2021SP 與 2022SP 兩個春季常溫季度（圖十九）。此外，2021SP 的單株正常花序數也被定位在此區段，此性狀在該季度中與單株花朵數、單株果實數的相關性緊密（圖十）。相關性緊密的性狀之間通常暗示了背後由共同的遺傳因子所操控，從這些性狀的高相關性與 QTL 定位在相近位置的結果，顯示 1 號染色體上 51.6cM 至 69cM 之間可能存在一個多效性基因座，該基因座在不同環境下與花朵數相關，並且在常溫下也與果實數、花序數相關。在 Xu 等人 2017 年的 QTL 定位結果中，控制花朵數與花序數的基因座也座落在 1 號染色體上相近位置，極有可能與本次定位到同一個基因座；此外在該篇研究中推測此基因座無論在高溫或常溫下都是控制花朵數量的重要因子，在本篇研究中觀察到花朵數的高遺傳率、以及此基因座在每個季度中都被定位到的結果證實了這個觀點（Xu et al., 2017a）。最後，這些性狀的加性效應皆為正值，顯示來自 Siberia 的等位基因增加了花朵數與果實數（表六）。然而在此基因座上並未定位到任何的收穫性狀：如產量、果實重量、收穫果實數等，也與本研究發現花朵數與收穫性狀之間的弱相關性相符（圖八、圖十至圖十四）。



除了 1 號染色體的花朵數基因座與 10 號染色體的綠肩基因座外，本研究也在 2、3、4、5、6、7 與 12 號染色體上定位到各種產量相關性狀的基因座。唯獨這些基因座都只在特定季度才被定位到，並沒有在兩個以上的季度共同定位到，這顯示多數本次研究定位到的基因座具有環境的專一性，也驗證了變方分析中多數性狀遺傳與環境交感效應顯著的結果（表一）。其中 2021SP 的產量與收穫果實數定位在 3 號染色體 140-157cM 上，與其最接近的分子標誌是 SL4.0ch03-59360034，加性效應為負，顯示來自 Tstar 的等位基因使產量與收穫果實數增加（表六）。在 Bineau 等人的研究中，在常溫與高溫下多次定位到花梗數、果實數與結果率的基因座位於 3 號染色體上 53-65Mbp 處，與本研究定位到分子標誌的位置接近(Bineau et al., 2021)，有可能是同一個基因座。此外，2022SM 的果實重量定位在 6 號染色體 3-15cM 上，其外表型變方解釋力高達 35.7%，顯示其為該季度影響果實重量的重要遺傳因子；該基因座的加性效應為正值，顯示來自 Siberia 的等位基因使果實重量增加（表六）。此基因座在前人研究中未曾被定位到（Bineau et al., 2021; Pereira et al., 2021），且在先前對番瓜果實大小的研究中未曾有發現在 6 號染色體上的重要基因（Van der Knaap et al., 2014），可能為 CLN4220 在高溫溫室下特有的 QTL，但仍需後續研究確認。

四、論溫室選拔指標

在本研究中，我們嘗試使用不同花序單位，調查各種花序上性狀，並探討這些性狀作為收穫性狀選拔指標的可能性。從結果上來說，我們的研究顯示在田間要使用花序上性狀作為選拔產量、收穫果實數的指標是比較困難的，因為在田間這些性狀與產量或收穫果實數之間的相關性較低。此外，果實重量與各種花序上性狀之



間的相關性無論在哪個季度下都偏低，因此也不適合以選拔指標進行選拔。在尋找最理想選拔指標的過程中，除了要考慮選拔指標與目標性狀間的相關性是否足夠，還要考慮該指標是否比起目標性狀有較高的遺傳率及進行調查的簡易性與方便性（Ceccarelli et al., 1991）。事實上，在 2022SM 與 2023SP 與產量、收穫果實數相關性最高的性狀幾乎都是植株前十花序中花序平均與正常花序平均上的果實數、結果率或花梗結果率，而非來自單一花序上的性狀。每個花序的形成或多或少都受到當時的環境與植株狀態所影響，即便都選擇同樣位置的花序進行調查，也可能形成取樣誤差，因此調查多個花序並計算花序平均上的選拔指標外表型值能有效減少這樣的誤差，與目標性狀的相關性也會提升。但這樣的方法雖然獲得了較高的相關性，但比起調查單一花序需要花費數倍的時間，使其作為選拔指標的方便性下降。我們建議，可以在每個植株上隨機取 2~3 個花序並計算花序平均上的果實數與結果率作為選拔指標，便可同時兼顧相關性與方便性。最後，如果只想調查一個花序上的某個性狀作為選拔指標，無論從全部季度或是單從 2022SM 與 2023SP 兩個季度來看，單一花序上的果實數在統計上有著與產量與收穫果實數較高的相關性，適合用來當作這兩個性狀的選拔指標。至於該選用哪一個花序進行調查，我們在 2022SM 與 2023SP 兩個季度中的結果顯示，在產量上最適合使用第二花序或第二正常花序上的花梗結果率或果實數，而在收穫果實數上最適合使用第一正常花序上的花梗結果率或果實數；其中花梗結果率在兩季度間展現出比果實數更穩定的正相關性，可能更適合在不同環境下用來當作選拔指標。然而，本研究所分析關於使用哪種指標、哪個花序、以及花梗結果率作為指標的可能性，都只是針對 CLN4220 這個族群、在本研究有限的環境下進行的研究結果，後續還需要在其他環境下、使用不同品種的試驗來佐證。

第五章 結論

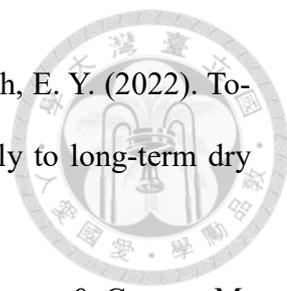


本研究分別在田間與溫室種植番茄重組自交族群 CLN4220。在總共五個季度的試驗中，我們觀察到夏季 LTMH 在不同設施中對番茄花朵與果實外表型的影響，並進行了產量相關性狀的 QTL 定位。無論在田間或溫室，LTMH 都造成花序上果實數量與結果率的下降。而 LTMH 造成花序上花朵數、產量與果實重量的降低則只有在田間觀察到。本次使用的其中一個溫室——園藝分場溫室——是一個低光照的溫室環境，儘管這樣的環境可能會造成溫室中花序上花朵數量與產量的下降，但在夏季 LTMH 下，溫室中的平均產量仍略高於田間。在全部五個季度中，結果率與花序上果實數、以及產量與單株果實數之間呈高度正相關；而 LTMH 則可能造成結果率與果實數的相關性更緊密，以及花朵數與果實數之間的相關性降低。QTL 定位的結果顯示在 1 號染色體 51.6cM 至 69cM 處存在一個與花朵數相關的基因座，此基因座在各種環境下皆是控制花朵數量的重要因子；此外在 2、3、4、5、6、7 與 12 號染色體上也定位到各種產量相關性狀的基因座。本研究的結果展示了番茄重組自交族群 CLN4220 產量相關性狀在不同栽培設施下對高溫的反應，並發現許多與這些性狀相關的遺傳因子，這些都是後續進行番茄耐熱育種研究時重要的參考資料。

參考文獻



- 李牧忱。2023 年。番茄品種 Siberia 在熱逆境下維持花粉數目及花粉活性之遺傳因子的研究。國立臺灣大學農藝學研究所學位論文。
- 洪瑛穗, 周明燕, 郭宏遠, 劉明宗, & 李美娟. (2019). 番茄生產, 抗病育種及品種育成概況. 種苗科技專訊, (105), 2-5.
- Adams, S. R., Cockshull, K. E., & Cave, C. R. J. (2001). Effect of temperature on the growth and development of tomato fruits. *Annals of botany*, 88(5), 869-877.
- Agarwal, M., Shrivastava, N., & Padh, H. (2008). Advances in molecular marker techniques and their applications in plant sciences. *Plant cell reports*, 27, 617-631.
- Ali, O. A., O'Rourke, S. M., Amish, S. J., Meek, M. H., Luikart, G., Jeffres, C., & Miller, M. R. (2016). RAD capture (Rapture): flexible and efficient sequence-based genotyping. *Genetics*, 202(2), 389-400.
- Alsamir, M., Mahmood, T., Trethowan, R., & Ahmad, N. (2021). An overview of heat stress in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Saudi journal of biological sciences*, 28(3), 1654-1663.
- Ayenan, M. A. T., Danquah, A., Agre, P. A., Hanson, P., Asante, I. K., & Danquah, E. Y. (2021). Genomic and phenotypic diversity of cultivated and wild tomatoes with varying levels of heat tolerance. *Genes*, 12(4), 503.
- Ayenan, M. A. T., Danquah, A., Hanson, P., Ampomah-Dwamena, C., Sodedji, F. A. K., Asante, I. K., & Danquah, E. Y. (2019). Accelerating breeding for heat tolerance in tomato (*Solanum lycopersicum* L.): an integrated approach. *Agronomy*, 9(11), 720.

- 
- Ayenan, M. A. T., Danquah, A., Hanson, P., Asante, I. K., & Danquah, E. Y. (2022). Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) genotypes respond differently to long-term dry and humid heat stress. *Horticulturae*, 8(2), 118.
- Bineau, E., Diouf, I., Carretero, Y., Duboscq, R., Bitton, F., Djari, A., ... & Causse, M. (2021). Genetic diversity of tomato response to heat stress at the QTL and transcriptome levels. *The Plant Journal*, 107(4), 1213-1227.
- Brown, D., & Vision, T. (2000). MapPop 1.0: software for selective mapping and bin mapping. Computer program available from [http://www. bio. unc. edu/faculty/vision/lab/mappop/](http://www.bio.unc.edu/faculty/vision/lab/mappop/). [Accessed 29 June 2008].
- Cammarano, D., Jamshidi, S., Hoogenboom, G., Ruane, A. C., Niyogi, D., & Ronga, D. (2022). Processing tomato production is expected to decrease by 2050 due to the projected increase in temperature. *Nature Food*, 3(6), 437-444.
- Ceccarelli, S., Acevedo, E., & Grando, S. (1991). Breeding for yield stability in unpredictable environments: single traits, interaction between traits, and architecture of genotypes. *Euphytica*, 56, 169-185.
- Collard, B. C., Jahufer, M. Z. Z., Brouwer, J. B., & Pang, E. C. K. (2005). An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: the basic concepts. *Euphytica*, 142, 169-196.
- Cullis, B. R., Smith, A. B., & Coombes, N. E. (2006). On the design of early generation variety trials with correlated data. *Journal of agricultural, biological, and environmental statistics*, 11, 381-393.
- El-Bassiony, A. M., Fawzy, Z. F., Riad, G. S., & Ghoname, A. A. (2014). Mitigation of high temperature stress on growth, yield and fruit quality of tomato plants by different shading level. *Middle East Journal of Applied Sciences*, 4(4), 1034-1040.

FAOSTAT. (2021). Value of Agricultural Production. URL <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QV>

IPCC, 2023: Summary for Policymakers. In: Climate Change 2023: Synthesis Report. A Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 36 pages. (in press).

Jerca, O. I., Drăghici, E. M., Cîmpeanu, S. M., Teodorescu, R. I., Țiu, J., Postamentel, M., & Bădulescu, L. (2022). The Combined Effect of Temperature and Light Variation on some Quality Parameters in Cherry Tomatoes. *Scientific Papers. Series B. Horticulture*, 66(2).

Jones Jr, J. B. (2007). *Tomato plant culture: in the field, greenhouse, and home garden*. CRC press.

Kinet, J. M. (1977). Effect of light conditions on the development of the inflorescence in tomato. *Scientia Horticulturae*, 6(1), 15-26.

Lee, K., Rajametov, S. N., Jeong, H. B., Cho, M. C., Lee, O. J., Kim, S. G., ... & Chae, W. B. (2022). Comprehensive understanding of selecting traits for heat tolerance during vegetative and reproductive growth stages in tomato. *Agronomy*, 12(4), 834.

Lin, K. H., Yeh, W. L., Chen, H. M., & Lo, H. F. (2010). Quantitative trait loci influencing fruit-related characteristics of tomato grown in high-temperature conditions. *Euphytica*, 174, 119-135.

Lohar, D. P., & Peat, W. E. (1998). Floral characteristics of heat-tolerant and heat-sensitive tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cultivars at high temperature. *Scientia horticulturae*, 73(1), 53-60.

Lozano-Isla, F. (2021). inti: Tools and statistical procedures in plant science. R Package Version 0.1, 3.

Mammadov, J., Aggarwal, R., Buyyarapu, R., & Kumpatla, S. (2012). SNP markers and their impact on plant breeding. *International journal of plant genomics*, 2012.

Mariotti, L., Picciarelli, P., Lombardi, L., & Ceccarelli, N. (2011). Fruit-set and early fruit growth in tomato are associated with increases in indoleacetic acid, cytokinin, and bioactive gibberellin contents. *Journal of Plant Growth Regulation*, 30, 405-415.

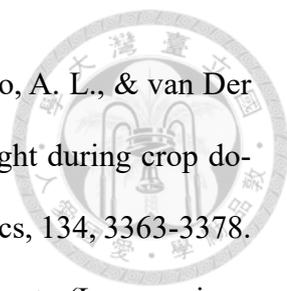
Mesihovic, A., Iannacone, R., Firon, N., & Fragkostefanakis, S. (2016). Heat stress regimes for the investigation of pollen thermotolerance in crop plants. *Plant reproduction*, 29, 93-105.

Newton, P., Sahraoui, R., & Economakis, C. (1999, February). The influence of air temperature on truss weight of tomatoes. In *III International Workshop on Models for Plant Growth and Control of the Shoot and Root Environments in Greenhouses* 507 (pp. 43-50).

Nyquist, W. E., & Baker, R. J. (1991). Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. *Critical reviews in plant sciences*, 10(3), 235-322.

Peet, M., Sato, S., Clément, C., & Pressman, E. (2002, August). Heat stress increases sensitivity of pollen, fruit and seed production in tomatoes (*Lycopersicon esculentum* Mill.) to non-optimal vapor pressure deficits. In *XXVI International Horticultural Congress: Environmental Stress and Horticulture Crops* 618 (pp. 209-215).

Peet, M., Willits, D. H., & Gardner, R. (1997). Response of ovule development and post-pollen production processes in male-sterile tomatoes to chronic, sub-acute high temperature stress. *Journal of experimental botany*, 48(1), 101-111.

- 
- Pereira, L., Zhang, L., Sapkota, M., Ramos, A., Razifard, H., Caicedo, A. L., & van Der Knaap, E. (2021). Unraveling the genetics of tomato fruit weight during crop domestication and diversification. *Theoretical and Applied Genetics*, 134, 3363-3378.
- Picken, A. J. F. (1984). A review of pollination and fruit set in the tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Journal of Horticultural Science*, 59(1), 1-13.
- Powell, A. L., Nguyen, C. V., Hill, T., Cheng, K. L., Figueroa-Balderas, R., Aktas, H., ... & Bennett, A. B. (2012). Uniform ripening encodes a Golden 2-like transcription factor regulating tomato fruit chloroplast development. *Science*, 336(6089), 1711-1715.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ro, S., Chea, L., Ngoun, S., Stewart, Z. P., Roern, S., Theam, P., ... & Prasad, P. V. (2021). Response of tomato genotypes under different high temperatures in field and greenhouse conditions. *Plants*, 10(3), 449.
- Sato, S., Kamiyama, M., Iwata, T., Makita, N., Furukawa, H., & Ikeda, H. (2006). Moderate increase of mean daily temperature adversely affects fruit set of *Lycopersicon esculentum* by disrupting specific physiological processes in male reproductive development. *Annals of botany*, 97(5), 731-738.
- Sato, S., Peet, M. M., & Thomas, J. F. (2000). Physiological factors limit fruit set of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) under chronic, mild heat stress. *Plant, cell & environment*, 23(7), 719-726.
- Schmidt, P., Hartung, J., Rath, J., & Piepho, H. P. (2019). Estimating broad-sense heritability with unbalanced data from agricultural cultivar trials. *Crop Science*, 59(2), 525-536.

Shamshiri, R. R., Jones, J. W., Thorp, K. R., Ahmad, D., Man, H. C., & Taheri, S. (2018).

Review of optimum temperature, humidity, and vapour pressure deficit for microclimate evaluation and control in greenhouse cultivation of tomato: a review. *International agrophysics*, 32(2), 287-302.

Silva, R. S., Kumar, L., Shabani, F., & Picanço, M. C. (2017). Assessing the impact of global warming on worldwide open field tomato cultivation through CSIRO-Mk3.0 global climate model. *The Journal of Agricultural Science*, 155(3), 407-420.

Van der Knaap, E., Chakrabarti, M., Chu, Y. H., Clevenger, J. P., Illa-Berenguer, E., Huang, Z., ... & Wu, S. (2014). What lies beyond the eye: the molecular mechanisms regulating tomato fruit weight and shape. *Frontiers in Plant Science*, 5, 227.

Van Ploeg, D., & Heuvelink, E. (2005). Influence of sub-optimal temperature on tomato growth and yield: a review. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 80(6), 652-659.

Xu, J., Driedonks, N., Rutten, M. J., Vriezen, W. H., de Boer, G. J., & Rieu, I. (2017a). Mapping quantitative trait loci for heat tolerance of reproductive traits in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Molecular Breeding*, 37, 1-9.

Xu, J., Jansma, S. Y., Wolters-Arts, M., de Groot, P. F., Jansen, M. J., & Rieu, I. (2022). Long-term mild heat causes post-mitotic pollen abortion through a local effect on flowers. *Frontiers in Plant Science*, 13.

Xu, J., Wolters-Arts, M., Mariani, C., Huber, H., & Rieu, I. (2017b). Heat stress affects vegetative and reproductive performance and trait correlations in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Euphytica*, 213, 1-12.

附錄



附錄表一：各季度種植品系與自交世代，空格代表該品系在該季度沒有種植。

RIL 代號	2021SP	2021SM	2022SP	2022SM	2023SP
1	F7	F7	F7	F7	F7
2	F7	F7	F7	F7	F7
3	F7	F7	F7		
4	F7	F7	F7		
5	F7	F7	F7		F7
6	F7	F7	F7		
7	F7	F7	F7	F7	F7
8	F7	F7	F7		
9	F7	F7	F7	F7	F7
10	F7	F7	F7	F7	F7
11	F7	F7	F7	F7	F7
12	F7	F7	F7	F7	F7
13	F7	F7	F7		F7
14	F7	F7	F7		
15	F7	F7	F8		
16	F7	F7	F7		
17	F7	F7	F7	F7	F7
18	F7	F7	F7	F7	F7
19	F7	F7	F7		
20	F7	F7	F7		
21	F7	F7	F7		
22	F7	F7	F7		F7
23	F7	F7	F8	F8	
24	F7	F7			
25	F7	F7	F7	F7	F7
26	F7	F7	F7	F7	F7

續附錄表一：各季度種植品系與自交世代，空格代表該品系在該季度沒有種植。

RIL 代號	2021SP	2021SM	2022SP	2022SM	2023SP
27	F7	F7	F7	F7	F7
28	F7	F7			
29	F7	F7	F7		F7
30	F7	F7	F7		
31	F7	F7	F7		
32	F7	F7	F7		F7
33	F7	F7	F7		
34	F7	F7	F7		F7
35	F7	F7	F7		
36	F7	F7	F7		
37	F7	F7	F8		
38	F7	F7	F7		
39	F7	F7			
40	F7	F7			
41	F7	F7	F8		
42	F7	F7	F7		
43	F7	F7	F7	F7	F7
44	F7	F7			
45	F7	F7	F7		F7
46	F7	F7	F7	F7	F7
47	F7	F7	F7		
48	F7	F7	F7	F7	F7
49	F7	F7	F7		
50	F7	F7	F8	F7	F7
51	F7	F7	F7		F7
52	F7	F7		F7	F7
53	F7	F7	F7	F7	F7
54	F7	F7		F7	F7
55	F7	F7	F7	F7	F7

續附錄表一：各季度種植品系與自交世代，空格代表該品系在該季度沒有種植。

RIL 代號	2021SP	2021SM	2022SP	2022SM	2023SP
56	F7	F7	F7	F7	F7
57	F7	F7		F7	F7
58	F7	F7	F7		F7
59	F7	F7	F7	F8	F8
60	F7	F7	F7	F7	F7
61	F7	F7	F7		F7
62		F7			
63	F7	F7			F7
64	F7	F7			F7
65	F7	F7		F7	F7
66	F7	F7	F7		
67	F7	F7		F7	F7
68	F7	F7	F7		
69	F7	F7	F7		
70	F7	F7	F7	F7	F7
71	F7	F7		F7	F7
72	F7	F7	F7		F7
73	F7	F7		F7	F7
74	F7	F7		F7	F7
75	F7	F7		F7	F7
76	F7	F7			
77	F7	F7			
78	F7	F7			F7
79	F7	F7	F7		F7
80	F7	F7		F7	F7
81	F7	F7		F7	F7
82	F7	F7		F7	F7
83	F7	F7			F7
84	F7	F7		F7	F7

續附錄表一：各季度種植品系與自交世代，空格代表該品系在該季度沒有種植。

RIL 代號	2021SP	2021SM	2022SP	2022SM	2023SP
85	F7	F7			
86	F7	F7	F7		
87	F7	F7	F7		F7
88	F7	F7	F7		
89	F7	F7	F8	F8	F8
90	F7	F7		F7	F7
91	F7	F7			
92	F7	F7			
93	F7	F7	F7	F7	F7
94	F7	F7	F7		
95	F7	F7		F7	F7
96	F7	F7	F7	F7	F7
97	F7	F7	F7		
98	F7	F7	F7	F7	F7
99	F7	F7	F8		F7
100	F7	F7			
101	F7	F7			F8
102	F7	F7	F7		F7
103	F7	F7	F7	F7	F7
104	F7	F7			
105	F7	F7		F7	F7
106	F7	F7		F7	F7
107	F7	F7		F7	F7
108	F7	F7			F7
109	F7	F7	F7	F7	F7
110	F7	F7	F7	F7	F7
111	F7	F7	F7		
112	F7	F7	F7		
113	F7	F7		F8	F7

續附錄表一：各季度種植品系與自交世代，空格代表該品系在該季度沒有種植。

RIL 代號	2021SP	2021SM	2022SP	2022SM	2023SP
114	F7	F7	F7	F7	F7
115	F7	F7			
116	F7	F7		F7	F7
117	F7	F7	F7	F7	F7
118	F7	F7			
119	F7	F7	F7	F7	F7
120	F7	F7	F7	F7	F7
121	F7	F7		F7	F7
122	F7	F7		F7	F7
123		F7	F8		F8
124	F7	F7	F7	F7	F7
125	F7	F7	F7	F7	F7
126	F7	F7	F7	F7	F7
127	F7	F7	F7		
128	F7	F7		F7	F7
129	F7	F7	F7		
130	F7	F7		F7	F7
131	F7	F7			
132	F7	F7	F7		
133	F7	F7	F7	F7	F7
134	F7	F7	F7	F7	F7
135	F7	F7	F7		F7
136	F7	F7	F8		F7
137	F7	F7			
138	F7	F7	F7	F7	F7
139	F7	F7	F7	F7	F7
140	F7	F7	F8		
141	F7	F7		F7	F7
142	F7	F7	F7	F7	F7

續附錄表一：各季度種植品系與自交世代，空格代表該品系在該季度沒有種植。

RIL 代號	2021SP	2021SM	2022SP	2022SM	2023SP
143	F7	F7	F7	F7	F7
144	F7	F7		F7	F7
145	F7	F7	F7	F7	F7
146	F7	F7			
147	F7	F7	F7		
148	F7	F7	F7		
149	F7	F7	F7	F7	F7
150	F7	F7			F8
151	F7	F7	F7	F7	F7
152	F7	F7	F7		
153	F7	F7		F7	F7
154	F7	F7		F7	F7
155	F7	F7	F7	F7	F7
156	F7	F7		F7	F7
157	F7	F7	F7	F7	F7
158	F7	F7	F7		
159	F7	F7	F7		
160	F7	F7	F7	F7	F7
161	F7	F7	F7		
162	F7	F7		F7	F7
163	F7	F7	F7	F7	F7
164	F7	F7	F7	F7	F7
165	F7	F7	F7		
166	F7	F7			
167	F7	F7	F7	F7	F7
168	F7	F7	F8	F7	F7
169	F7	F7	F7		
170	F7	F7	F8		
171	F7	F7	F7		

續附錄表一：各季度種植品系與自交世代，空格代表該品系在該季度沒有種植。

RIL 代號	2021SP	2021SM	2022SP	2022SM	2023SP
172	F7	F7	F7	F7	F7
173	F7	F7	F7		
174	F7	F7	F7	F7	F7
175	F7	F7	F8	F8	F8
176	F7	F7			

附錄表二：除 2021SP 外四季度綠肩 (GreenShoulder) 變方分析表

	DF	SS	MS	F-value	P
G	136	65.249	0.47977	5.6027	<0.001
E	3	0.600	0.20016	2.3347	0.07611
GxE	135	12.791	0.09475	1.1064	0.27451
Residuals	145	12.417	0.08563		



附錄圖一：本次研究觀察到型態異常之花序。這些花序在發生後隨即停止生長、維持小且未成熟的型態，並且花序上的花朵全數敗育，一直維持到植株死亡。



附錄圖二：本次研究觀察到花序上同時存在正常開花的花朵、與無法開花的花苞，且無法開花的狀況會一直維持到植株死亡。圖中紅色的點代表該花序上的花梗數（PN）與花梗位置，綠色的點代表花朵數（FLN）與花朵位置。