

NORGES LANDBRUKSHØGSKOLE  
Institutt for grønnsakdyrking  
Stensiltrykk 180

TAXONOMI  
OG NEDARVING AV EN DEL ØKONOMISK VIKTIGE KARAKTERER  
HOS TOMAT

-En litteraturoversikt-

av

Magnor Hansen

NORGES LANDBRUKSHØGSKOLE  
INSTITUTT FOR HAGEBRUK  
SEKSJON GRØNNSAKER

TAXONOMI  
OG NEDARVING AV EN DEL ØKONOMISK VIKTIGE KARAKTERER  
HOS TOMAT

-En litteraturoversikt-

av

Magnor Hansen

## INNHold

	Side
Innledning .....	3
Taxonomi .....	4
Nedarving av kvantitative karakterer .....	10
Avlingskomponenter .....	10
Fruktstørrelse .....	11
Tidlighet .....	16
Hardførhet .....	18
Smakskomponenter .....	19
Nedarving av kvalitative karakterer .....	22
Nedarving av fargen på fruktkjøttet.....	22
Resistens mot tobakkmosaikkvirus .....	23
Resistens mot fløyelsflekk .....	26
Resistens mot korkrot .....	28
Partenokarpi .....	30
Litteratur .....	32

## INNLEDNING

Hensikten med denne oversikten er å gi en kort innføring i tomatslektens taxonomi og nedarvingen av økonomisk viktige karakterer.

Når en ser bort fra potet er tomat verdens økonomisk viktigste grønnsak. Tomat dyrkes over alt i verden, men på grunn av at dyrkingsmetodene og klimaet varierer, varierer også avlingene enormt. De høyeste avlingene oppnås der dyrkingen foregår i regulert klima. Mens gjennomsnittsavlingene i Norge ligger på ca 20 tonn pr daa, er gjennomsnittsavlingene for hele verden sett under ett bare på vel 2 tonn pr daa (PERSSON 1982).

Tomaten kom til Europa i det 16-århundre og enkelte vil ha det til at det var Columbus som brakte den hit. Mye taler i hvertfall for at veksten kom fra Mexiko, hvor den hadde blitt dyrket en tid. PERSSON (1958) og RICK (1976) har gitt bidrag til kulturtomatens historie.

Det har vært drevet og drives et omfattende foredlingsarbeide med tomat. I tillegg bruker mange plantegenetikere tomat som modellplante i sine studier. Dette har ført til at vi har store kunnskaper om tomatens cytologi og genetik. RICK & BUTLER (1956) har gitt en omfattende oversikt over tomatens cytogenetik. Videre har PERSSON (1958) gitt en oversikt over tomatens botanikk, cytogenetik og foredling.

På grunn av den viktige posisjonen tomaten har i verdensjordbruket, har det vært en stor oppgave for foredlerne å fremstille resistente sorter mot en rekke sykdommer. Resistensskildene har de som oftest funnet i ville Lycopersicon-arter. WALTER (1967) har skrevet en oversikt over resistens mot viktige sykdommer i tomat.

I dag er en fortsatt opptatt av å forbedre tomatsortementet. I Norge, der den overveiende delen av dyrkingen foregår i regulert klima, er en opptatt av å få sorter som gir en stor og tidlig avling av god kvalitet. Dessuten er en opptatt av at sortene skal ha resistens mot sykdommer. Dyrking på friland kan bare foregå på de klimatiske beste stedene her til lands. Ved å få inn genetisk variasjon fra populasjoner av L. hirsutum, som stammer fra høytliggende områder i Andesfjellene, bør det være mulig flytte den marginale dyrkingsgrensen for frilandstomat. En er også interessert i å dyrke hardføre sorter, som krever mindre energi, i veksthus.

#### TAXONOMI

Lycopersicon Mill. er en liten slekt i Søtvierfamilien, som står svært nær slekten Solanum L. De botaniske karakterer som skiller Lycopersicon og Solanum er følgende (PERSSON 1958): "Pollenknappene hos Lycopersicon åpner seg etter langsgående spalter og ender i en steril topp. Dessuten er pollenknappene festet i hverandre ved hjelp av hår, slik at de danner en sylinder rundt arret. Hos Solanum derimot blir pollenet avgitt gjennom terminale porer. Toppen er ikke steril og, med et par artsunntak, er ikke pollenknappene sammenbundet".

Gensentret til Lycopersicon strekker seg langs vestkysten av Sør-Amerika samtidig som det også omfattes av Galapagosøyene (RICK 1961, D ARCY 1978). Alle Lycopersicon arter har 12 par homologe kromosomer.

I dag er det vanlig å føre 8 hovedarter til Lycopersicon (D ARCY 1978, RICK 1978). Dette er artene L. esculentum Mill., L. pimpinellifolium Mill., L. L. cheesmanii Reley, L. chilense Dun., L. peruvianum (L.) Mill., L. hirsutum Humb. & Bonpl., L. parviflorum Rick, Kesicki, Fobes & Holle og L. chmielewskii Rick, Kesicki, Fobes & Holle (tabell 1).

MULLER (1940) delte Lycopersicon i to underslekter. Underslekten Eulycopersicon C.H. Mull. kjennetegnes ved glatte frukter, som kan være røde eller gule. Frøene er flate, ovale og tydelig silkehåret. Artene innen Eulycopersicon er sjølførere. Artene i underslekten Eriopersicon C.H. Mull. har hårete frukter. Fruktfargen er fra hvit til grønn eller fra hvit til gul, med skifting i purpur eller lavendel i flekker eller striper. Frøene er tydelig rundere enn hos Eulycopersicon og glatte. Men de kan ha en hårdusk i spissen. Artene i Eriopersicon er fremmedførere.

MULLER (1940) fører artene L. esculentum og L. pimpinellifolium til Eulycopersicon, mens han fører L. chilense, L. peruvianum, L. cheesmanii, og L. hirsutum til Eriopersicon.

Artene L. parviflorum og L. chmielewskii er beskrevet av RICK et al. (1976). Disse artene er tidligere ført til L. minutum av CHMIELEWSKI & RICK (1962). L. parviflorum og L. chmielewskii ligner hverandre. De har begge en svært forgreinet vekst og bladverket har en karakteristisk lukt, som minner om brent ost. RICK et al. (1976) beskriver L. chmielewskii som en mye kraftigere og mere robust plante enn L. parviflorum. Internodiellengden på L. chmielewskii oppgis til 8 - 12 cm, mens tilsvarende på L. parviflorum er 3 - 5 cm. Mens diameteren på blomsterkronen hos L. chmielewskii 20 - 25 mm, er den bare 11 - 14 mm hos L. parviflorum. Modne frukter av L. chmielewskii har en gul - grønnaktig farge. Hos L. parviflorum kan de modne fruktene

være fra hvite til lys grønne og forsynt med 2 mørkegrønne (eller purpur) radiale striper. Tiltross for at  $F_1$ -hybrider mellom artene er fertile og at artene er funnet på de samme stedene i Sør-Amerika, har en ikke funnet intermediære typer i naturen. Mens en finner varierende grad av selvbestøving i L. chmielewskii, er arten L. parviflorum en nesten fullstendig fremmedbefruktet. Botanikere er ikke i stand til å plassere disse to artene i noen av de to underslektene Lycopersicon er inndelt i.

Selv om de botaniske skillemerker gjør at arten Solanum pennellii Corr. må føres til slekten Solanum, viser bl.a. hybridiseringstester at arten er i nær slekt med artene i Lycopersicon.

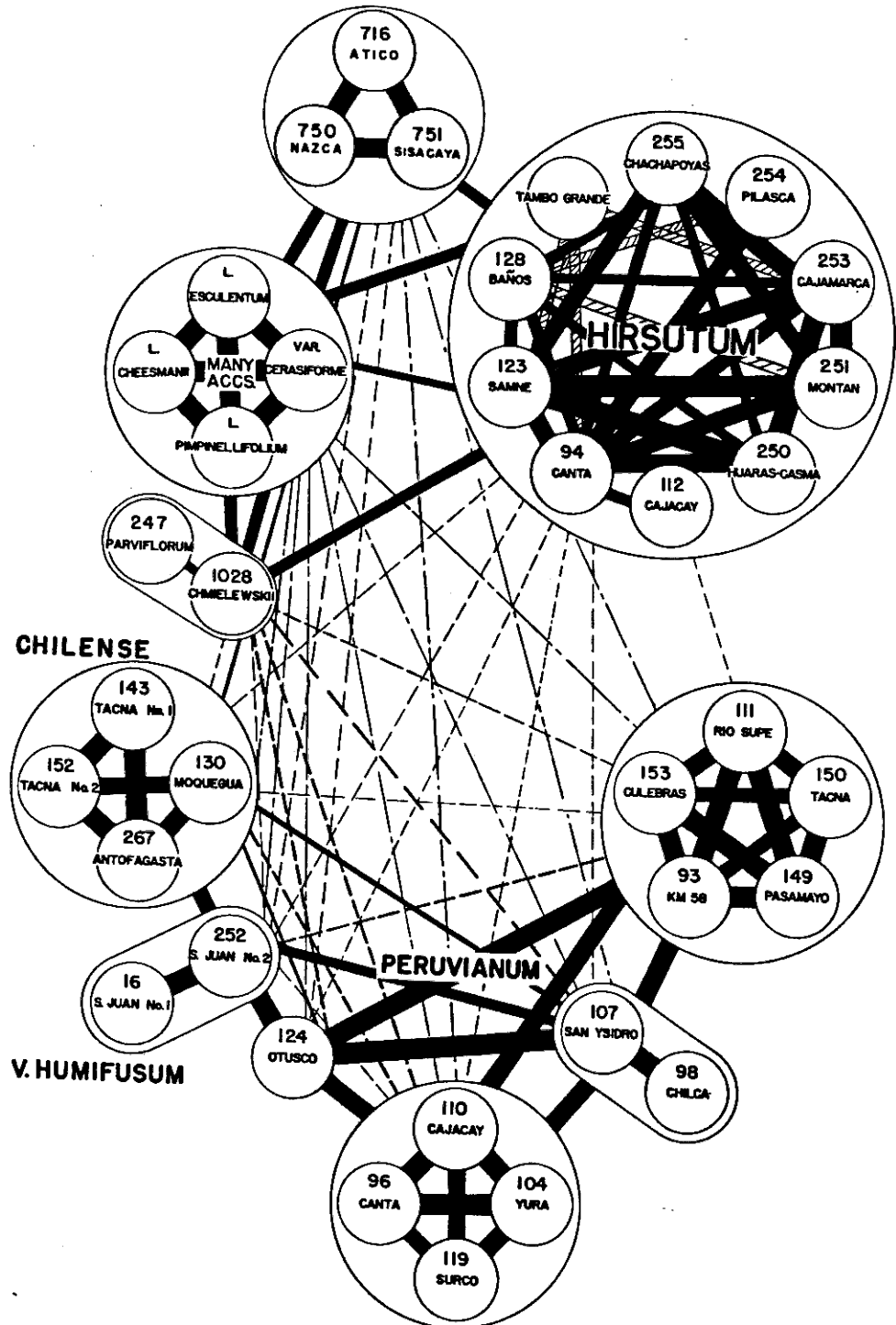
RICK (1963, 1978) har studert krysningsbarrierene mellom alle Lycopersicon-artene og S. pennellii. Hybridiseringstester viser at det er praktisk å dele artene i to hovedgrupper (figur 1). Den ene gruppen (esculentum-gruppen) inneholder artene L. esculentum, L. pimpinellifolium, L. cheesmanii, L. hirsutum, L. parviflorum, L. peruvianum, L. chmielewskii og S. pennellii. Den andre (peruvianum-gruppen) består av L. peruvianum og L. chilense. Figur 1 viser et krysningspolygon mellom Lycopersicon-arter og S. pennellii. En ser at det er små krysningsbarrierer mellom artene som utgjør esculentum-gruppen. Når det derimot gjelder peruvianum-gruppen er forholdene mer kompliserte. Resultatene viser bl.a. at det er sterke krysningsbarrierer mellom L. peruvianum var. humifusum C.H. Mull. og andre medlemmer av L. peruvianum-komplekset, men ved å bruke innsamlingsnummer 124 fra Otusco i Peru som bro har Rick oppnådd hybrider. På den annen side har enkelte innsamlingsnummer av L. peruvianum var. humifusum fungert som bro i bestrebelsene på å oppnå hybrider mellom L. peruvianum-komplekset og L. chilense.

Arter	Utbredelse	Parringssystem	Genetisk variasjon	Økologisk tilpasning	Interessante egenskaper	Mulighet for kryssning med tomat	Andre opplysninger
<u>L. esculentum</u> var. <u>cerasiforme</u>	Ecuador/Peru Arten har også spredd seg til andre tropiske områder	Selvbestøving	Østre Peru-variasjon; andre områder - nok så ensartet	Variasjon under fuktige forhold; ugras i vokseområdene	Fuktighetstoleranse. Resistens mot tørke, rot-sykdommer og bladflekk-sopper	Svært god	Sannsynligvis opphavet til dyrket tomat
<u>L. pimpinellifolium</u>	Ecuador/Peru	Varierende grad av selvbestøving	Forskjeller mellom vokseområdene	Akerugras i lavlandet i Peru. Vanlig på tørre elveleier i Andesfjellene	Bidrar med bedre farge, fruktkvantitet og sykdomsresistens hos vanlig tomat	God	Nært beslektet med <u>L. esculentum</u>
<u>L. cheesmanii</u>	Galapagosøyene	Selvbestøving	Enslartethet innenfor populasjoner; Variasjon mellom populasjoner	Underarten <u>L. f. minor</u> vokser i strandkanten	Salttoleranse	Mulig	Arten har flere undertaxa
<u>L. chmielewskii</u>	Midt Peru Andesfjellene	Fremmedbestøving	Moderat variasjon	Fuktige områder, selv om arten fins på godt drenerte bergfulle områder	Høyt sukkerinnhold	Mulig	Arten er tidligere ført til <u>L. minutum</u>
<u>L. parviflorum</u>	Nord og Midt Peru Sør Ecuador Andesfjellene	Selvbestøving	Forholdsvis ensartet	Godt drenerte bergfulle steder		Mulig	Arten er tidligere ført til <u>L. minutum</u>
<u>L. hirsutum</u>	Fra Midt Peru til Nord Ecuador fra 500-3300 m	Regionale forskjeller av selvbestøving	Regionale forskjeller	Foretrekker fuktige godt drenererte voksesteder	Frosttoleranse Resistens mot insektskader	Bare mulig hvis arten brukes som far	Arten har undertaxa. Sterk luket
<u>L. peruvianum</u>	Peru Nord Chile	Fremmedbestøving	Art med stor variasjon		Nematoderesistent	Bare ved embryokultur	Arten har flere undertaxa
<u>L. chilense</u>	Sør Peru Nord Chile	Fremmedbestøving	Forholdsvis variabel	Foretrekker tørre områder	Tørkeresistent	Bedre enn <u>L. peruvianum</u>	
<u>Solanum pennellii</u>	Peru	Fremmedbestøving	Variabel art	Ørkenaktige områder	Tørkeresistens Absorberer fuktighet gjennom bladene	Mulig	Dårlig utviklet rotsystem

Tabell 1. Vokseområder og viktige egenskaper hos ville Lycopersicon-arter (Esquinas-Alcazar 1981).



S. PENNELLII



Figur 1. Krysningspolygon mellom Lycopersicon arter og arten Solanum pennellii. Alle kombinasjoner som er fullstendig fertile er omgitt av en sirkel. Heltrukne linjer betegner at fertile kryssninger er mulig, og bredden på linjene betegner fertilitetsgraden. Stiplede linjer betyr at det ikke er mulig å krysse gruppene. Linjer som består vekselvis av lange og korte streker betegner at kryssning er mulig via embryokultur. (Rick 1978).

Ved krysning mellom L. esculentum og L. peruvianum viser det seg at det er sterke inkompatibilitetsmekanismer til stede. Problemet ble tidlig observert og studert av SMITH (1944). Han fant at når en pollinerer L. esculentum med L. peruvianum får en fruktutvikling uten at frøutviklingen er normal. Frøet fra modne frukter inneholder ødelagte embryoer. Like etter pollineringen begynte en normal embryoutvikling, men den stoppet opp underveis. Smith fant at hybridembryoet kunne vokse og utvikle seg til en normal plante om det på et tidlig tidspunkt ble dissekert ut og overført til et næringsmedium.

Embryokultur er i dag det viktigste hjelpemidlet for å oppnå hybrider mellom esculentum-gruppen og peruvianum-gruppen, men fortsatt er en nødt å bruke et medlem av esculentum-gruppen som mor. Når en pollinerer L. peruvianum med pollen fra L. esculentum stopper veksten av pollenslangene opp før de er trengt gjennom arret (HOGENBOOM 1972 a). HOGENBOOM (1972 b) er kommet til at årsaken til dette inkompatibilitetsfenomenet er uavhengige dominante alleler. På sterkt innavlet materiale av L. peruvianum har HOGENBOOM (1972 b) oppnådd normal frøutvikling etter pollinering med L. esculentum.

## NEDARVING AV KVANTITATIVE KARAKTERER

### Avlingskomponenter

Avling er en sammensatt karakter. De viktigste komponentene er antall høstede frukter pr plante og gjennomsnittlig vekt pr frukt. I tillegg er en opptatt av å kunne høste størst mulig avling innen et visst tidsrom.

Ved å analysere avlingsresultatene fra avkommet og foreldrene i en 4 x 4 diallel krysning, fant italienerne BARONCELLI et al. (1972) at det var både signifikante additive effekter og dominanseffekter for karakterene vekt av fruktene høstet på de tre første klasene og antall frukter pr plante på de tre første klasene.

I India har MITAL & SINGH (1977, 1978) og SINGH & MITAL (1978) bl.a studert karakterene total høstet avling, tidlig avling og antall frukter i avkommet etter en 10 x 10 diallel krysning. De oppgir ikke hva som legges i begrepet tidlig høstet avling, men en må gå ut fra at det menes høstet avling innen en bestemt dato. For karakteren total avling har de funnet at variasjonskomponentene som uttrykker dominanseffekter (H1 og H2) er signifikante. For karakterene tidlig høstet avling og antall frukter i tidlig avling har de funnet at både variasjonskomponentene som uttrykker dominanseffekter og additive effekter (D) er signifikante.

Ved hjelp av avkommet fra en fullstendig 12 x 12 diallel krysning har CUARTERO & CUBRO (1981, 1982 a, 1982 b og 1982 c) også studert nedarvingen av avlingskomponenter i tomat. Forsøkene, som ble utført i Spania, ble utført i fire miljøer: I veksthus med og uten plasttiltekkning og på friland med og uten plasttiltekkning. I motsetning til Mital & Singh, har de funnet at hovedårsaken til den genetiske variasjonen for karakteren total avling er additive effekter. Resultatene viser dessuten at miljøvariasjonen

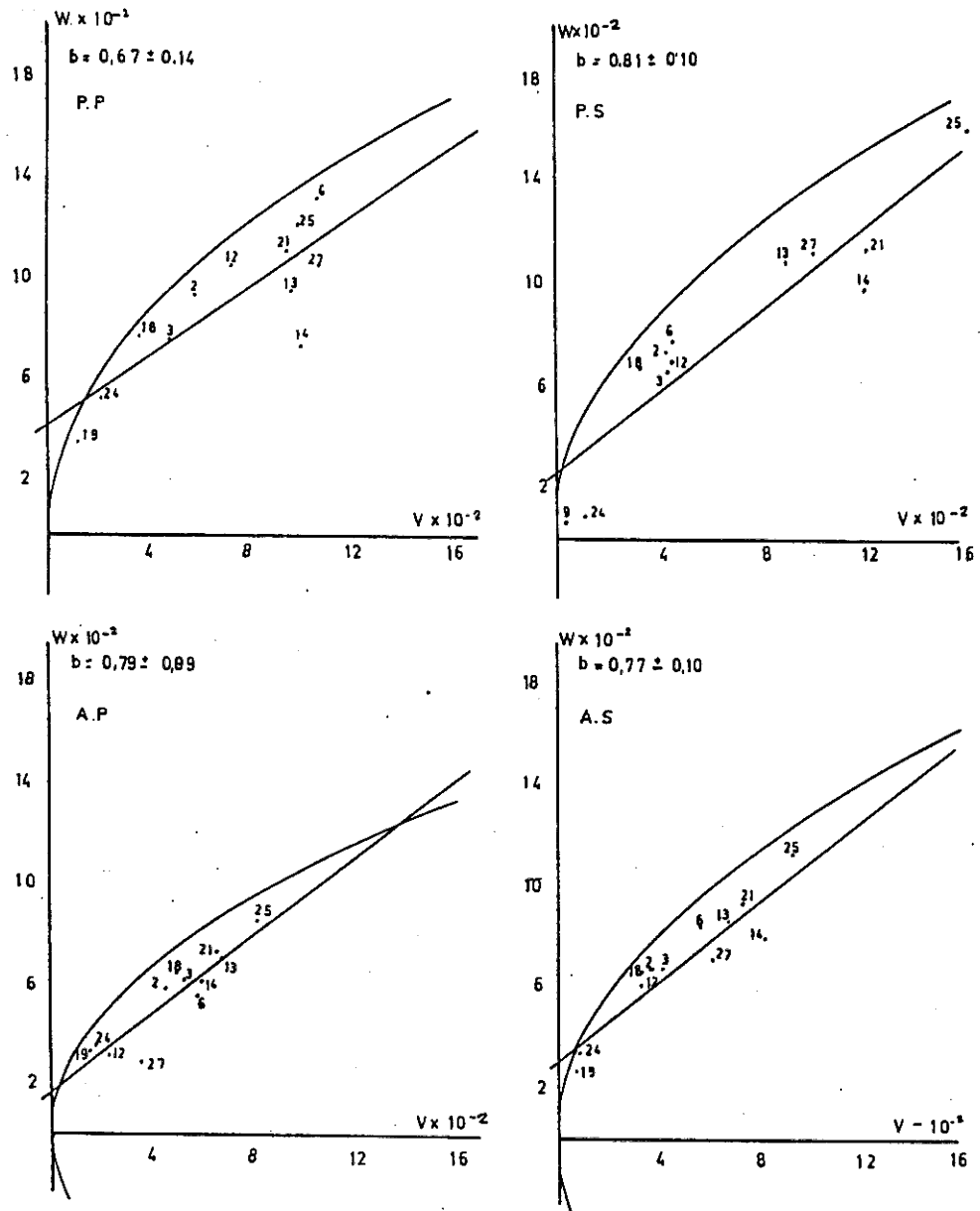
var svært stor for karakteren total avling. For karakteren antall frukter pr klasse ble det observert signifikante additive effekter så vel som signifikante dominansffekter. Cuartero & Cubro har estimert arvbarheten i snever forstand for denne karakteren til 0.67. Det ble også observert både signifikante dominanseffekter og additive effekter for karakteren gjennomsnittlig fruktvekt. Arvbarheten i snever forstand er estimert til 0.69.

### Fruktstørrelse

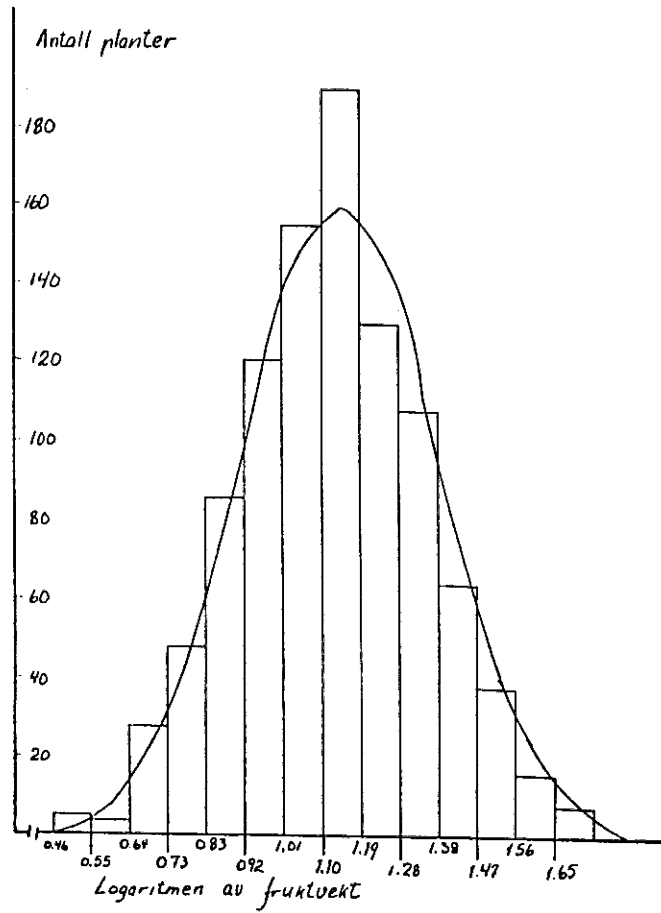
Innen tomat er det en svært stor variasjon i fruktstørrelse. Fruktene varierer fra ca 1 gram hos L. pimpinellifolium-sorten Red Currant til 500 gram hos enkelte bifftomatsorter. Nedarvingsstudier viser at fruktstørrelse nedarves med ufullstendig dominans i retning små frukter, dersom en måler på en lineær skala. Ved å transformere resultatene over på en logaritmisk skala, viser det seg at karakteren nedarves additivt. Dette kan uttrykkes slik:

$$\log F_1 = 1/2 \log P_1 + 1/2 \log P_2$$

Dette ble vist av MAC ARTHUR & BUTLER (1938), som viste at vekten på frukten til  $F_1$  var tilnærmet kvadratroten av produktet av vekten på foreldrefruktene (dvs det geometriske midlet av foreldrene).



Figur 2.  $W_r/V_r$ -grafer for karakteren fruktvekt fra en 12 x 12 diallel kryssning i tomat. Forsøkene har foregått i 4 forskjellige miljøer : PP = Veksthus med plast dekket jord; PS = Veksthus uten plastdekket jord; AP = Friland med plastdekket jord; AS = Friland uten plastdekket jord. Forsøkene er utført i Spania. Tallene langs grafene referer til foreldresortene: 19, 24 = småfruktete sorter; 2, 3, 12, 18 = sorter med middels store fruter; 6, 13, 14, 21, 25, 27 = storfruktete sorter. (Cuartero & Cubero 1972).



Figur 3. Logaritmisk fordeling av karakteren gjennomsnittlig fruktvekt av 1000  $F_2$  planter i tomat. (Etter Butler 1966).

Ved å studere resultatene av  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $BC_1$  og  $BC_2$  fra krysningen Red Currant x Tangerin, kom CHARLES & SMITH (1939) til at vekten av fruktene var godt tilpasset disse formlene:

$$\bar{F}_1 = \sqrt{\bar{P}_1 \cdot \bar{P}_2}$$

$$\bar{F}_2 = \bar{F}_1 (1 + 1/3N (\log \bar{P}_1 - \log \bar{P}_2)^2)$$

$$\bar{BC}_1 = \bar{P}_1 \cdot \bar{F}_1$$

$$\bar{BC}_2 = \sqrt{\bar{P}_2 \cdot \bar{F}_1}$$

$N$  = Antall spaltende alleler

$P_1$  = Foreldre med små frukter

$P_2$  = Foreldre med store frukter

POWERS (1942) kom til at formlene til Charles & Smith bare var brukbare ved krysninger der effekten mellom de motsatte allelene var like store.

BUTLER (1966) krysset den småfruktete sorten Red Currant (1 gram) med en storfruktet sort, Tangerin (160 gram). Midlet av  $F_1$  fruktene var ca 12 gram (ventet geometrisk middel =  $\sqrt{1 \cdot 160} = 12.7$  gram). Ved selvbestøving ble det etablert en  $F_2$  generasjon, som det ble plantet ut 1000 planter av. Gjennomsnittet på  $F_2$  fruktene lå på ca 12 gram, og variasjonen var fra 12 til 45 gram. Fordelt på en logaritmisk skala viste det seg at fruktstørrelsen i  $F_2$  var tilnærmet normalfordelt (figur 3). Fra  $F_2$  ble de ti plantene som ga de største plantene utvalgt, og det ble avlet frem en  $F_3$ -generasjon. Denne seleksjonen fortsatte frem til  $F_6$ . Med unntak av en plante, som i  $F_6$  ga frukter som i gjennomsnitt veide 56.4 gram, var ikke Butler istand til å øke fruktvekten fra  $F_2$  til  $F_6$ . For å forklare dette resultatet brukte Butler en genetisk modell,

der hver av foreldresortene bidro med 12 loci. Red Current inneholdt allelene R0 til R 24, som alle hadde effekt i retning små frukter, mens Tangerin inneholdt allelene T0 - T24, som hadde motsatt effekt. Effekten av allelene var like store, og de virket rent additivt på en logaritmisk skala. Årsaken til at variasjonen ikke ble større i  $F_2$  enn observert, forklares ved at det undersøkte  $F_2$  materialet var for lite. I følge denne modellen er forventningen for frukter mindre enn 3 gram eller frukter større enn 55 gram bare 1.5 promille.

I senere arbeider (BUTLER 1976, 1978) er det vist at fruktstørrelsen hos tomat med to frørom, i stor grad avhenger av antall celler i frøromsveggen og cellestørrelse. I frøromsveggene dannes det få nye celler etter anthesis, - veksten foregår ved celleutvidelse. Butler kom til at antall celler i frøromsveggene nedarves additivt på en logaritmisk skala og er lite påvirket av miljøet. Derimot var karakteren celleutvidelse i stor grad påvirket av miljøfaktorer.

Karakteren fruktstørrelse har vært studert i forbindelse med analyser av avkommet fra en rekke diallele kryssninger i tomat (BARONCELLI et al. 1972, MITAL & SINGH 1978, KUBICKI & MICHALSKA 1978, CUARTERO & CUBERO 1981). Resultatene fra disse forsøkene viser at målt på en lineær skala, nedarves fruktstørrelse med ufullstendig dominans i retning små frukter (figur 3). Dessuten er det påvist både additive og dominanseffekter.

CUARTERO & CUBERO (1982 b) fant at karakteren fruktvekt var sterkt positivt genetisk korrelert med karakteren antall frørom pr frukt. Fruktvekt var dessuten negativt genetisk korrelert med karakteren antall frukter pr klase, og dette er sannsynligvis hovedårsaken til at det ikke ble påvist signifikant genetisk korrelasjon mellom fruktvekt og total avling pr plante. Fruktvekt og tiden frem til første blomstring var derimot positivt genetisk korrelert.



### Tidlighet

Tidlighet er en svært økonomisk viktig karakter. Tomatdyrkere er opptatt av å oppnå moden avling på kortest mulig veksttid. Tidlige sorter krever mindre energi ved dyrking i veksthus. Dessuten er det interesse for tidlige sorter som kan gjøre det mulig å flytte den marginale dyrkingsgrensen for frilandstomat.

Tidlighet er en sammensatt karakter som nedarves kvantitativt. Viktige komponenter er 1) tid fra spiring til første synlige blomst, 2) tid fra første synlige blomst til fruktsetting og 3) tid fra fruktsetting til første modne frukt.

POWERS et al. (1950) fant ingen korrelasjoner mellom første og andre perioden eller mellom første og tredje perioden. Derimot fant GRIFFING (1954) høy korrelasjon mellom den første og de to andre periodene.

I følge RICK & BUTLER (1956) ble transgresive spaltninger i retning tidlighet, tidlig demonstrert.

BURDICK (1954) fant at  $F_1$ -hybrider er omtrent intermediære mellom foreldrene når det gjelder tid fra spiring til første synlige blomst. Derimot var perioden mellom første synlige blomst og første modne frukt kortere enn forventet for  $F_1$ , sammenlignet med foreldregjennomsnittet. Det samme gjalt også perioden mellom første synlige blomst i første blomsterklasse og første synlige blomst i andre blomsterklasse.

CURRENCE (1938) kom til at kromosom 2 inneholder hovedgener som styrer tidlighet. I et krysningsforsøk, der han brukte allelene d, p, o, og s som markørgener, kom han til at gener som styrer tidlighet særlig er knyttet til regionene omkring allelparene  $d/d^+$ ,  $p/p^+$ , og  $s/s^+$ . I et lignende testkrysningsprogram kom også CORBEIL & BUTLER (1964) til at kromosom 2 inneholder hovedgener for tidlighet. I følge resultatene synes det som om segmentet m-d og området rundt

aw har stor effekt på tidlighet. Både Currence og Corbeil & Butler kom til at alleler i o - området ikke hadde særlig innflytelse på tidlighet.

I et forsøk på å estimere genetiske komponenter av karakteren tidlighet krysset CORBEIL & BUTLER (1965) L. esculentum og L. pimpinellifolium. Selv om den statistiske modellen ikke tillot estimering av rene additive effekter, tyder resultatene på tilstedeværelse av både additive og dominanseffekter. Dessuten mente de å ha påvist samspill mellom dominante gener.

Ved forsøk med avkom fra en 4 x 4 diallel krysning kom BARONCELLI et al. (1972) til at det var både signifikante additive og dominanseffekter for karakteren tidlighet (tiden fra spiring til blomstring). MITAL & SINGH (1978) kom til samme resultat etter å ha hatt forsøk med avkom fra en 10 x 10 diallel krysning i to vekstsesonger.

KUBICKI & MICHALSKA (1978) fant også at karakteren tidlighet (tiden fra spiring til første modne frukt) nedarves med ufullstendig dominans. Det samme gjalt evnen til å produsere tidlig avling (modningshastighet på påfølgende frukter etter første frukt). Dessuten fant de en signifikant korrelasjon ( $r = 0.78$ ) mellom karakterene tiden fra spiring til første synlige blomst og tiden fra første synlige blomst til første modne frukt (MICHALSKA & KUBICKI 1978).

CUARTERO & CUBERO (1982 a) har studert nedarvingen av tidlighet ved hjelp av en fullstendig 12 x 12 diallel krysning. I forsøket, som de hadde både i veksthus og på friland, la de vekt på karakterene 1) nødvendig veksttid for produksjon av 1/3 av totalavling, 2) antall dager fra spiring til første synlige blomst og 3) vekt av høstet avling i første 1/3 av høsteperioden. Resultatene viste at miljøet hadde stor innflytelse på disse tidlighetskomponentene. Variansanalysene viste at bare 25 - 30 prosent av variasjonen kunne forklares genetisk. For alle tre karakterene ble det påvist signifikante additive effekter. Bare for karakteren nødvendig veksttid for

produksjon av 1/3 av totalavling ble det påvist signifikante dominanseffekter.  $W_r/V_r$ -grafene tyder derimot også på dominans for karakteren dager fra spiring til første synlige blomst.

Ved studier av samme materialet fant CUARTERO & CUBERO (1982 b) at karakteren tid fra spiring til første synlige blomst var positivt genetisk korrelert med karakterene antall frukter pr klase og vekt av høstet avling i første 1/3 av høstperioden.

### Hardførhet

Vanlig dyrket tomat utvikler seg dårlig ved lave temperaturer. Det arbeides i dag med å overføre hardførhet fra populasjoner av L. hirsutum, som vokser høyt over havet, til vanlig tomat. STEVENS et al (1984) har, i tillegg til L. hirsutum, også krysset vanlig tomat med andre villarter i bestrebelsene på å oppnå kulderesistente sorter. De er kommet til at kulderesistens er en kvantitativ karakter som nedarves med ufullstendig dominans i retning kulderesistens.

PATTERSON et al. (1978) har studert evnen til å tåle lave temperaturer i L. esculentum-sorten Rutgers og i ville populasjoner av L. hirsutum. Kulderesistensen ble fastslått ved å utsette frøplanter for 0°C i en bestemt tidsperiode.

Det viste seg at populasjoner av L. hirsutum, som stammet fra de største høydene over havet i Andesfjellene, hadde størst evne til å overleve en slik behandling. Kulderesistensen avtok lineært, ettersom finnestedet for populasjonene nærmet seg Stillehavet. Sorten Rutgers tålte behandlingen dårlig, og lignet i så måte de populasjonene av L. hirsutum, som stammet fra lavlandet. Det viste seg at klorofyllutvikling og spirehastighet hos L. hirsutum var korrelert med evnen å overleve ved 0°C på frøplantestadiet.

Når frøplanter av L. hirsutum, som var innsamlet i stor høyde over havet, ble dyrket ved nattetemperaturer på 0° C (16 timer) og dagtemperaturer 20° C (8 timer) utviklet plantene seg utover frøbladstadiet (PATTERSON & PAYNE 1983). Frøplanter av L. esculentum, som fikk denne behandlingen, var ikke istand til å vokse. Artene ble krysset, og planter selektert fra andre tilbakekrysningsgenerasjon til L. esculentum, utviklet seg derimot utover frøbladstadiet ved behandlingen. Resultatene viser at kulderesistens kan overføres til tomat fra L. hirsutum.

Derimot viste det seg at artshybridene ikke hadde beholdt L. hirsutums evne til rask spiring ved lave temperaturer. Dette tyder på at det ikke er de samme alleler som styrer karakterene spirehastighet og vegetativ vekst ved lave temperaturer.

#### Smakskomponenter

Smak er en svært sammensatt karakter. Smaksfremtoningen er et resultat av et samspill mellom en rekke forbindelser som sukker, organiske syrer, salter og flyktige forbindelser (alkoholer, aldehyder etc.). Miljøforhold som dyrkningsmetoder, klima og høstetidspunkt virker også modifierende på smakskomponentene. BISOGNI et al (1976) fant at tomater, som var høstet før fullmodning og ettermodnet i romtemperatur, hadde en dårligere smaks kvalitet enn tomater som var høstet fullmodne. Dessuten varierer smaksoppfatningen fra individ til individ.

Til tross for dette har det lenge vært antatt at sukker og organiske syrer er viktige komponenter av smaken på modne tomatfrukter. I følge undersøkelser av DE BRUYN et al. (1971) utgjør sukkerinnholdet gjennomsnittlig 3 prosent av friskvekten av fruktene. I vanlig tomat består sukkeret av

omtrent like deler glukose og fruktose. Sukrose, som er det viktigste sukkeret i L. hirsutum og L. peruvianum, er det lite av i fruktene i vanlig tomat. De viktigste syrene er sitronsyre og eplesyre. Dessuten influerer utvilsomt sammensetningen av aminosyresinnholdet på smaken (DE BRUYN et al. 1971).

De Bruyn et al. konkluderer med at høyt sukkerinnhold og høyt syreinnhold har positiv effekt på smaken av fruktene. Samtidig kom de til at smaksintensiteten var sterkere korrelert med syreinnholdet enn med sukkerinnholdet.

SIMANDLE et al (1966) har sammenlignet kjemisk sammensetning og spisekvalitet av 6 tomatsorter. Ved hjelp av et smakspanel og kjemiske analyser kom de til at avgitte poeng for smak var signifikant korrelert med karakterene tørrstoffinnhold, pH og forholdet tørrstoffinnhold/titrerbart syreinnhold.

STEVENS et al (1979) fant at det var stor sammenheng mellom helhetsinntrykket av smak på den ene siden og tørrstoffinnhold og innhold av titrerbare syrer.

LOWER & THOMPSON (1967) har studert nedarvingen av syreinnhold og tørrstoffinnhold i modne tomatfrukter. De kom til at karakteren syreinnhold (pH og innhold av titrerbare syrer) ble nedarvet kvantitativt. Samtidig mente de å ha observert et hovedgen som spaltet i retning høyt syreinnhold. Hovedkomponenten av den genetiske variasjonen var additiv. Arvbarheten i sneverforstand ble estimert til henholdsvis 0.37 og 0.64 for pH og titrerbart syreinnhold. De fant også at tørrstoffinnhold var en kvantitativ karakter der den additive delen av den genetiske variasjonen var størst. De estimerte arvbarheten i snever forstand til 0.75.

Ved hjelp av en tørrstoffanalyse av fruktene i avkommet fra en 8 x 8 diallel krysning kom STONER & THOMPSON (1966) også til at karakteren tørrstoffinnhold nedarves med ufullstendig dominans. Resultatene indikerer at det er dominans i retning høyt tørrstoffinnhold. I tillegg mente

de å ha påvist et ikke allelisk samspill, som var årsaken til de observerte transgresive spaltningene i retning høyt tørrstoffinnhold.

DASKALOFF & KONSTATINOVA (1981) har studert nedarvingen av karakterene totalt syreinnhold, tørrstoffinnhold og innhold av reduserbart sukker i fruktene av avkommet av en 6 x 6 diallel krysning. Ved den statistiske behandlingen av resultatene har de lagt hovedvekten på forløpet til  $W_r/V_r$ -grafene. Resultatene indikerer at totalt syreinnhold nedarves med høg grad av dominans i retning høyt syreinnhold. Tørrstoffinnhold synes å bli nedarvet med ufullstendig dominans i retning høyt tørrstoffinnhold. Karakteren innhold av reduserbart sukker synes å nedarves med høg grad av dominans i retning høyt innhold.

## NEDARVING AV KVALITATIVE KARAKTERER

### Nedarving av fargen på fruktkjøttet

Fargen på fruktkjøttet blir bestemt av det totale karoteninnholdet og forholdet mellom forskjellige karotener i fruktkjøttet. En rekke allelpar er involvert i karotensyntesen og dermed i nedarvingen av fargen på fruktkjøttet.

Det har lenge vært kjent at allelparene  $r^+/r$  og  $t^+/t$ , der  $r^+$  og  $t^+$  utøver full dominans, er viktige i karotensyntesen (MAC ARTHUR 1934, LE ROSEN et al. 1941). Karoteninnholdet og fargen på fruktkjøttet i genotypene som fremkommer av disse allelparene er undersøkt av TOMES et al. (1954) og JENKINS & MACKINNEY (1953).

Tomat med normalt rødt fruktkjøtt har genotypen  $r^+r^+t^+t^+$ . Årsaken til den røde fargen er at ca 90 prosent av karoteninnholdet i fruktkjøttet er lykopen. Genotypen  $rrt^+t^+$  er derimot svært karotenfattig, og dette kommer til uttrykk ved at fruktkjøttet i modne frukter er gult. Ved genkonstitusjonen  $r^+r^+tt$  fremkommer en type med rød-oransje fruktkjøtt, nemlig den såkalte tangerin-typen. Typen kjennetegnes ved at den inneholder en blanding av forskjellige karotener, der de viktigste er zeta-karoten, prolykopen og protetrahydrolykopen.

LINCOLN & PORTER (1950) overførte allelet B fra L. hirsutum til vanlig tomat. Dette allelet, som også påvirker karotensyntesen, ble oppfattet som ufullstendig dominant. Tomater med genotypen  $r^+r^+t^+t^+BB$  har oransje fruktkjøtt. Årsaken er at 90 prosent av karoteninnholdet består av beta-karoten. Derfor har denne typen fått navnet beta-oransje.

TOMES et al. (1954) slo fast at også genet B utøver full dominans. Den intermediære fremtoningen, som fremkommer i

visse kryssninger, beror på et samspill mellom B og et modifierende allelpar  $I^B/i^B$ . Dersom  $I^B$  opptrer i enten homozygot eller heterozygot tilstand, blir virkningen av allelet B delvis undertrykket.

JENKINS & MACKINNEY (1955) beskrev det recessive genet apricot (at), som også deltar i biosyntesen av karotener. Øyensynlig ligner effekten av apricot-genet på effekten av allelet for gul kjøttfarge (r). På samme måte som rr, reduserer atat lykopeninnholdet i kombinasjon med  $t^+t^+$ .

I et spaltende krysningsavkom, der det bl.a. inngikk et tomatmateriale fra Filipinene, fant BUTLER (1962) enkeltindivider med mørkerødt fruktkjøtt. Karotenanalyser av denne tomattypen, som har fått navner crimson, viser at lykopeninnholdet er høyere enn i vanlig rød tomat. Dessuten inneholder den betydelig mindre beta-karoten, slik at forholdet lykopen/beta-karoten er det doble av hva det er i vanlig rød tomat (THOMPSON et al. 1963, THOMPSON et al. 1965). Arsaken til crimsontypen er et recessivt allel. Fordi dette allelet er i samme locus som allelet som koder for gyllengule kronblad, og, har crimson-allelet fått betegnelsen og<sup>C</sup> (THOMPSON et al. 1967).

#### Resistens mot tobakkmosaikkvirus

PORTE et al. (1939) fant at planter av arten L. hirsutum var symptomløse overfor tobakkmosaikkvirus (TMV), selv om viruset kunne påvises i plantevevet. Dette ble opptakten til bruk av L. hirsutum som resistenskilde mot TMV i tomat. Det ble laget hybrider mellom resistente L. hirsutum-planter og tomat, men resistensen viste seg å være dårligere enn i L. hirsutum (DOOLITTLE & PORTE 1949).



KIKUTA & FRAZIER (1947), som også observerte intermediære TMV-symptomer i hybrider mellom L. esculentum og L. hirsutum, antydte at resistens mot TMV ble nedarvet med ufullstendig dominans.

WATSON et al (1954), som også arbeidet med krysningsavkom mellom TMV-resistente L. hirsutum-planter og TMV-mottakelige L. esculentum-planter, mener at resistensen kan forklares med to dominante resistensgener, som er til stede i L. hirsutum.

Etter at det ble oppdaget at L. chilense hadde resistens mot TMV, ble også denne arten forsøkt som resistenskilde (HOLMES 1939). Senere studier viste at L. chilense ble angrepet når smittepresset ble stort. Hybrider med tomat viste symptomer som var intermediære mellom L. chilense og vanlig tomat (HOLMES 1943 a, b).

I et foredlingsprogram, som tok til på Hawaii i 1941 (FRAZIER et al. 1946), var resistens mot TMV et av foredlingsmålene. En rekke villarter ble krysset sammen, og L. hirsutum og L. chilense var med bl.a. som resistenskilder mot TMV. I en rapport fra prosjektet (FRAZIER & DENNET 1949) ble det meldt om lovende kilder for TMV-resistens. Resistensen syntes å bli nedarvet som noen få dominante hovedgener og i tillegg var mulige modifiserende gener.

HOLMES (1952, 1954) brukte TMV-resistente linjer fra Hawaii-prosjektet som resistenskilder. Han tilbakekrysset linjene til mottakelige tomatsorter, og kom ved hjelp av spaltingstallene, til at resistensen skyldtes et enkelt dominant gen. Holmes fant videre at når han innavlet resistente linjer, spaltet de i forholdet 2 resistente: 1 mottakelig. Han mente årsaken var at de resistente plantene var heterozygote for resistensgenet, og at etter innavl døde plantene som var homozygote på et tidlig stadium. Resistensgenet fikk senere benevnelsen Tm-1 (CLAIBERG 1960).

Fra Hawaii materialet er det isolert et annet resistensgen (SOOST 1958, 1959) som CLAIBERG et al. (1960) har gitt benevnelsen Tm-2. Dette genet er nært koplet med genet nv (netted-virescent), som i homozygot recessiv tilstand fører til gule og forkrøplede blad (CLAIBERG 1961).

CLAIBERG (1960) fant at Tm-2 utøver en sterkere resistens enn Tm-1.

SMITH (1962) rapporterte at han hadde oppnådd en linje der koplingen mellom Tm-2 og nv var brutt, men ved selvbestøving spaltet denne linjen i 2 resistente: 1 mottakelig, samtidig at planter med genotypen nv/nv forekom i opptil 2 prosent av avkommet. Smith mente årsaken er et recessivt letalgen som er introdusert i Tm-2nv komplekset. Letalgenet fører til at embryoer med genotypen Tm-2/Tm-2/nv/nv blir eliminert. Årsaken til forekomsten av opptil 2 prosent nv/nv-planter er tilfeller der koplingen mellom letalgenet og nv er brutt.

Senere rapporterte også DAVIS & WEBB (1966) at de hadde brutt koplingen mellom Tm-2 og nv, men undersøkelser viste at de hadde arbeidet med Tm-1 i stedet for Tm-2 (SCHROEDER & PROVVIDENTI 1969).

Derimot isolerte LATERROT & PECAUT (1969) genet Tm-2 fra L. peruvianum, og i dette tilfellet var det ikke koplet med noe nv allel.

Fra L. peruvianum er det overført et ytterligere dominant resistensgen til L. esculentum (ALEXANDER 1963). Dette genet har fått betegnelsen Tm-2<sup>a</sup> (SCHROEDER et al 1967). ALEXANDER (1971) smittet F<sub>2</sub>-planter, som spaltet for Tm-2<sup>a</sup>-allelet, med 4 forskjellige TMV-linjer. Han fant, at ved temperaturer på 15 - 16 °C, ble bare planter som var homozygot recessive for genet Tm-2<sup>a</sup> angrepet. Når temperaturen derimot var 27 - 28 °C utøvde genet ikke full dominans. Det var da mulig å se symptomer på heterozygote planter, selv om symptomene var svakere enn på de homozygot recessive plantene.

SCHROEDER et al. (1967) fant at selv planter som var homozygote for allelet Tm-2<sup>a</sup>, fikk tydelige TMV-symptomer når de etter inokulering stod ved svært høye temperaturer (35 - 40<sup>o</sup>).

KWAJE et al. (1979) studerte induuerte TMV-symptomer på plantemateriale som innholdt allelene Tm-2 og Tm-2<sup>a</sup>. Resultatene viste at genotyper med begge allelene var sterkest overfor viruset. Da allene tilhører samme locus, vil dette si planter med genotypen Tm-2/Tm-2<sup>a</sup>.

#### Resistens mot fløyelsflekk

Arbeidet med å fremstille tomatsorter som er resistente mot Cladosporium fulvum tok til for omtrent 50 år siden. Det kom rapporter fra Ohio om at det var funnet et enkelt dominant resistensgen i L. pimpinellifolium (ALEXANDER 1934).

Canadieren LANGFORD (1937) beskrev resistensgenene Cf-1, Cf-2 og Cf-3. Han fant at sorten Stirling Castle, som inneholder allelet Cf-1, var resistent overfor enkelte inoculum av fløyelsflekk, men mottakelig overfor andre. Dermed var det demonstrert at soppen var spesialisert i fysiologiske raser, og dette har preget foredlingsarbeidet frem til i dag.

Det viste seg videre at genotyper som inneholdt allelet Cf-2 i svært mange tilfeller var utsatt for klorose på bladene. Langford fant at Cf-2 måtte være tilstede sammen med et uavhengig allel, Ne, for at klorosen skulle unngås.

Sorten Vetomold (Cf-2) kom i 1939 og V 121 (Cf-3) kom i 1941, men det gikk ikke lang tid før begge sortene var angrepet av nye raser (KOOISTRA 1964).

Det ble satt i gang arbeide med å finne resistens mot fløyelsflekk i andre arter enn L. pimpinellifolium, bl.a. L. hirsutum og L. peruvianum.

I 1954 kom sorten Vagabond fra Ontario, som i tillegg til tidligere resistensgener hadde allelet Cf-4 fra L. hirsutum (DAY 1966). Sorter med resistensgenet Cf-4 holdt stand frem til at Canadierne BAYLEY & KERR (1964) rapporterte om en ny rase.

Frem til 1967 var det funnet minst 11 fysiologiske raser av C. fulvum, mens en hadde isolert 6 resistensgener i Lycopersicon-arter (WALTER 1967).

KERR et al. (1971) rapporterte om et nytt resistensgen (Cf-5). Nye raser av soppen oppstår stadig. HUBBELING (1978) rapporterer om to nye raser i Nederland. Den ene bryter ned den resistensen som genet Cf-5 utøver, mens den andre angriper genotyper med alle resistensgenene fra Cf-2 til Cf-5.

I dag er isolert hele 24 resistensgener (KANWAR et al. 1980 a, b). Ennå er det ikke oppstått fysiologiske raser som bryter ned alle resistensgenene.

BOKEMA (1981) rapporterer om en ny rase i Nederland som angriper planter innholdende allelene Cf-2, Cf-4, Cf-5 og Cf-9, men ved å gå gjennom materiale innholdende de sist isolerte resistensgener, fant han hele 13 resistensskilder mot rasen.

I Bulgaria har de søkt etter resistens mot fløyelsflekk i arten Solanum pennellii (STAMOVA & YORDANOVA 1981, STAMOVA et al. 1984). Hittil synes det som om de resistensgenene de har funnet ikke er forskjellige fra alleler som tidligere er isolert.

### Resistens mot korkrot

Korkrot, som forårsakes av soppen Pyrenochaeta lycopersici, gjør stor skade på tomat både i veksthus og på friland. Sykdommen kan kontrolleres ved hjelp av jorddesinfeksjon eller ved dyrking i sterile dyrkingsmedia. Dessuten kan en pode vanlig tomat på resistente grunnstammer.

Det har vært arbeidet med å finne resistente planter, som er egnet som grunnstammer. BRAVENBOER & PET (1963) fant mange arter i Søtvierfamilien som var resistente mot korkrot, men bl.a. podingsincompatibilitet gjorde at ingen egnet seg som grunnstammer for vanlig tomat. Derimot ble det funnet at tomat vokste bra på grunnstammer som var artshybrider mellom L. hirsutum og L. esculentum.

Resistens mot korkrot i L. hirsutum nedarves med sterk dominans (SMITH & PROCTOR 1965), slik at hybrider med tomat beholder resistensen.

Forsøk utført av SMITH & PROCTOR (1965) viste at samme tomatsorten ga fra tre til fire ganger større avling på korkrotsmittet jord, når den var podet på korkrotresistente grunnstammer av konstitusjonen L. esculentum x L. hirsutum f. glabratum, sammenlignet med avling oppnådd på egne røtter. På usmittet jord ble det ikke observert avlingsforskjeller mellom podet og upodet.

I Nederland har de vært opptatt med å finne nye resistensilder mot korkrot. I 1957 tok de til med et arbeide, der de krysset en resistent linje av arten L. peruvianum f. glandulosum med vanlig tomat. I krysningene brukte de en kromosomfordoblet linje av L. p. f. glandulosum. Dette førte til en større frekvens hybridfrø, enn ved bruk av pollen fra diploide planter (SZTEYN 1962, 1965). Resultatet ble sterile triploide hybrider, som måtte stiklingsformeres. Hybridene ble forsøkt tilbakekrysset til vanlig tomat og L. p. f. glandulosum. Av fem fertile enkeltplanter, som ble

oppnådd i tilbakekrysningen til L. p. f. glandulosum, var det en som hadde mange felles trekk med vanlig tomat.

Denne enkeltplanten ble brukt som resistenskilde i det videre arbeidet, og HOGENBOOM (1970) brukte en linje, som stammer fra denne resistenskilden i sine studier av nedarvingen av resistens mot korkrot. Hogenboom krysset den resistente linjen med mottakelige sorter og dyrket  $F_1$ ,  $F_2$  og foreldrene på korkrotsmitten jord. Mens  $F_1$  hybridene viste en nærmest kontinuerlig variasjon angående resistens, syntes  $F_2$  å gruppere seg i to grupper som hver lignet den ene av foreldrene. Hogenboom konkluderer med at resistens mot korkrot oppnådd fra L. p. f. glandulosum styres av et enkelt gen som viser liten dominans. I heterozygot tilstand er genets evne til å uttrykke seg svært påvirket av miljøet.

Arten L. hirsutum f. glabratum brukes som resistenskilde mot korkrot i England (EBBEN & SMITH 1978). I tillegg har de testet et stort materiale av L. hirsutum og L. peruvianum og de har funnet en rekke linjer av begge artene som har sterk resistens mot korkrot (SMITH 1977). På grunn av at de mener det ikke er forskjell i resistensen i de to artene, foretrekker de L. h. f. glabratum som resistenskilde. Årsaken er at den er lettere å krysse med vanlig tomat.

SMITH (1977) er kommet til at resistens mot korkrot i L. h. f. glabratum skyldes et enkelt gen som er ufullstendig dominant. Smith hevder videre at resistensgenet virker mindre effektivt i Lycopersicon-arter tilhørende underslekten Eulycopersicon enn i arter av underslekten Eriopersicon, og at dette er en av årsakene til at det er ufullstendig dominant i vanlig tomat.

I Florida har VOLIN & MCMILLAN (1977) studert nedarvingen av resistens mot korkrot. Uten at de oppgir bakgrunnen, har de funnet tre planteintroduksjoner som har resistens mot sykdommen (P.I. 260397, P.I. 262906 og P.I. 203231).

Planteintroduksjonene ble krysset med den mottakelige sorten Florida 908, og nedarvingsstudiene er basert på resultatene fra dyrking av  $F_1$ ,  $F_2$  og foreldrene på sterkt smittet jord. De kom også til at resistensen ble nedarvet med ufullstendig dominans, men konkluderer at resistens mot korkrot skyldes flere resistensgener.

### Partenokarpi

I 1975 oppdaget SORESSI & SALAMINI (1975) en mutant som satte frukter uten frø. De fant at årsaken var et enkelt ressesivt gen, pat (parthenocarpic fruit). Dette gent er nært koplet til genet sca (korte støvbærere).

Linjene Montfavet 191 (PECAUT & PHILOUZE 1978) og 77/59 (PHILOUZE & MAISONNEUVE 1978 a) og den sovjetiske sorten Severianin (PHILOUZE & MAISONNEUVE 1978 b) har også evnen til å sette partenokarpe frukter. Philouze & Maisonneuve fant at årsaken til at Montfavet 191 satte partenokarpe frukter var at den var homozygot recessiv for allelet pat.

Det viste seg at årsaken til at sorten Severianin er partenokarp også kan tilskrives et enkelt recessivt gen, men dette er forskjellig fra pat. Philouze & Maisonneuve har gitt dette genet symbolet pat-2.  $F_1$  -hybrider mellom 75/59 og Montfavet 191 og mellom 75/59 og Severianin viste seg ikke å være partenokarpe. Dermed kan evnen til å sette frukt uten frø i linjen 75/59 hverken tilskrives pat eller pat-2.

Med henblikk på å studere hvordan locuset pat-2/pat-2 påvirker andre agronomiske karakterer har PHILOUZE (1981, 1984) tilbakekrysset allelpåret til sortene Apedice, Monalbo og Porphyre. I foreløpige resultater fra dette arbeidet (PHILOUZE 1984) er ikke tilbakekrysningene gjort i tilstrekkelig antall generasjoner til at linjene kan regnes som

fullstendig isogene. Resultatene viser at den partenokarpe versjonen av Apedice har svakere vekstkraft enn den ikke partenokarpe. For Monalbo kan det derimot ikke påvises forskjeller mellom +/+ og pat-2/pat-2. Andre undersøkte karakterer var, antall dager til første synlige blomst, avling pr plante, antall blomster pr plante og gjennomsnittlig fruktvekt. Philouze konkluderer generelt, at med unntak av karakteren hyppighet av frøfrie frukter, syne ikke locuset pat-2/pat-2 å virke særlig modifierende på de undersøkte karakterene.

I en nylig undersøkelse fant LIN et al. (1984) at partenokarpi hos sorten Severianin var fakultativ. Det viste seg nemlig at miljøforholdene er avgjørende for om sorten skal sette frøfrie frukter eller ikke. I et frilandsforsøk to påfølgende somrer i Illinois, som karakteriseres med høye dagtemperaturer og kjølige nattetemperaturer, satte sorten praktisk talt 100 prosent partenokarpe frukter. Derimot var bare vel 30 prosent av fruktene partenokarpe i veksthusforsøk gjort i vinterhalvåret.

Lin et al. er kommet til at miljøforhold som generelt er ufordelaktige for normal pollinering gjør at Severianin setter partenokarpe frukter. PHILOUZE (1984) kom også til at vibrering av plantene i blomstringstiden fører til at genotypen pat-2/pat-2 setter fertile frukter.



LITTERATUR

- ALEXANDER, L. J., 1963: Transfer of a dominant type of resistance to the four known Ohio pathogenic strains of tobacco mosaic virus (TMV) from Lycopersicon peruvianum to L. esculentum. *Phytopathology* 53: 896 (Abstr.)
- ALEXANDER, L.J., 1971: Host-pathogen dynamics of tobacco mosaic virus on tomato. *Phytopathology* 61:611-617.
- BARONCELLI, S., A. MAGGIOTTO, G. SOLDATINI, & M. BUIATTI, 1972: Genetic analysis of a tomato diallel cross. *Z. Pflanzenzuchtg.* 68: 149-154.
- BISOONI, C.A., G. ARMBUSTER & P.E BRECHT, 1976: Quality comparisons of room ripened and field ripened tomato fruits. *J. Food Sci.* 41:333-338.
- BOUKEMA, J.W., 1981: Races of Cladosporium fulvum Cke (Fulvia fulva) and genes for resistance in the tomato (Lycopersicon Mill.). Proceedings of the meeting of the Eucarpia Tomato Working Group 1981. 18-21 May, 287-292. Avignon-France.
- BRAVENBOER, L & PET, G., 1963: Control of soil-borne diseases in tomato by grafting on resistant rotstocks. Proceedings from XVI<sup>st</sup> International Horticultural Congress 1962 II: 317-324.
- BURDICK, A.B., 1954: Genetics of heterosis for earliness in the tomato. *Genetics* 39:488-505.
- BUTLER, L., 1962: Crimson, a new fruit color. *Tomato genetics coop. Rpt.* 12:17-18.
- BUTLER, L., 1966: The inheritance of fruit size in F<sub>2</sub> -selections of the tomato. *Genet. Agr.* 20:266-244.

BUTLER, L., 1976: The inheritance of some quantitative characters in the tomato. *Genet. Agr.* 30: 261-274.

BUTLER, L., 1978: The effect of different environments on fruit size in the tomato. *Can. J. Genet. Cytol.* 20:441 (Abstr.)

CHARLES, D.R., and H.H. SMITH, 1939: Distinguishing between two types of gene action in quantitative inheritance. *Genetics* 24:34-48.

CHMIELEWSKI, T. & C.M. RICK, 1962: *Lycopersicon minutum*. Tomato genetics coop. Rept. 12:21-22.

CLAYBERG, C.D. 1960: Relative resistance of Tm-1 and Tm-2 to tobacco mosaic virus. Tomato genetics coop. Rept. 10:13-14.

CORBEIL, R.R. & L. BUTLER, 1964: The role of chromosome 2 in the genetics of maturation time in the tomato. *Can. J. Genet. Cytol* 6:446-452.

CORBEIL, R.R. & L. BUTLER, 1965: A genetic analysis of time to maturity in a cross between species of the genus Lycopersicon. *Can. J. Genet. Cytol.* 7:341-348.

CUARTERO, J. & J.I. CUBERO, 1981: Genetics of four economically important characters in tomato (Lycopersicon esculentum Mill.) *Z. Pflanzenzuchtg.* 87:330-338.

CUARTERO, J. & J.I. CUBERO, 1982a: Genetics of earliness in tomato. *Genet. Agr.* 36:119-128.

CUARTERO, J. & J.I. CUBERO, 1982b: Phenotypic, genotypic and environmental correlation in tomato (Lycopersicon esculentum). *Euphytica* 31:151-159.

CUARTERO, J. & J.I. CUBERO, 1982c: Genotype-environment interaction in tomato. *Theor. Appl. Genet.* 61:273-277.

- CURRENCE, T.M., 1938: The relation of the first chromosome pair to date of fruit ripening in the tomato (Lycopersicum esculentum). Genetics 23:1-11.
- D ARCY, W.G., 1978: The classification of the Solanaceae. In "The Biology and Taxonomy of the Solanaceae". (Ed. Haukes, J.G., Lester, R.N. & Skelding, A.D.) 3-48. Academic Press, London.
- DASKALOFF, C. & M. KONSTANTINOVA, 1981: The inheritance of some quantitative characters determining tomato fruit quality in view of developing high quality lines and cultivares. Proceedings of the meeting of the Eucarpia Tomato Working Group 1981. 18-21 May:121-128. Avignon-France.
- DAVIS, D.W. & R.E. WEBB, 1966: First generation crosses between a new virescence-free tobacco mosaic resistant tomato line and susceptible commercial varieties. Proc. Am. Soc. Hort. Sci., 88:557-63.
- DE BRUYN, J.W., F. GARRETSEN & L. KOOISTRA, 1971: Variation in taste and chemical composition of the tomato (Lycopersicon esculentum). Euphytica 20:214-227.
- DOOLITTLE, S.P. & PORTE, W.S., 1949: Resistance of Lycopersicon hirsutum x L. esculentum hybrids to infection with tobacco mosaic virus by handling and pruning. Phytopathology 39:503 (Abstr.)
- EBBEN, M.H. & J.W. SMITH, 1978: Tolerance of Tomatoes to Pyrenochaeta lycopersici: Comparison of a Tolerant Line with a Susceptible Cultivar in Infested Soils. Pl. Path., 27:91-96.
- ESQUINAS-ALCAZAR, J.T., 1981: Genetic resources of tomatoes and wild relatives - a global report -. International board for plant genetic resources. IBPGR SECRETARIAT Rome, 1981, 65 pp.

- FRAZIER, W.A., & R.K. DENNETT, 1949: Tomato lines of Lycopersicon esculentum type resistant to tobacco mosaic virus. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 54:265-271.
- FRAZIER, W.A., K. KIKUTA, J.S. MCFARLANE & J.W. HENDRIX, 1946: Tomato improvement in Hawaii. Proc. Am. Soc. hort. Sci., 47:277-284.
- GRIFFING, B., 1954: Contributions of genotypic and environmental effects to earliness of tomato fruiting. In "Statistics and Mathematics in Biology" (Kempthorne et al., eds.), pp. 523-536. Iowa State College Press, Ames, Iowa.
- HOGENBOOM, N.G., 1970: Inheritance of resistance to corky root in tomato (Lycopersicon esculentum Mill.) Euphytica 19:413-425.
- HOGENBOOM, N.G., 1972a: Breaking breeding barriers in Lycopersicon. 4. Breakdown of unilateral incompatibility between L. peruvianum (L.) Mill. and L. esculentum Mill. Euphytica, 21:397-404.
- HOGENBOOM, N.G., 1972b: Breaking breeding barriers in Lycopersicon. 5. The inheritance of the unilateral incompatibility between L. peruvianum (L.) Mill. and L. esculentum Mill. and the genetics of its breakdown. Euphytica, 21:405-414.
- HOLMES, F.O., 1939: The Chilean tomato, Lycopersicon chilense, as a possible source of disease resistance. Phytopathology 29:215-216.
- HOLMES, F.O., 1943: A tendency to escape tobacco-mosaic disease in derivatives from a hybrid tomato. Phytopathology 33:691-697.
- HOLMES, F.O., 1943a: Derivatives of tomato that tend to escape tobacco-mosaic disease. Phytopathology 33:19 (Abstr.)

HOLMES, F.O., 1952: Inheritance of resistance to tobacco-mosaic disease in tomato. *Phytopathology* 42:467 (Abstr.)

HOLMES, F.O. 1954: Inheritance of resistance to infection by tobacco-mosaic virus in tomato. *Phytopathology* 44:640-642.

HUBBELING, N., 1978: Breakdown of resistance of the Cf-5 gene in tomato by another new race of Fulvia fulva. *Med. Fac. Landbouw. Rijksuniv. Gent.*, 43:891-894.

JENKINS, J.A. & G. MACKINNEY, 1953: Inheritance of carotenoid differences in the tomato hybrid yellow x tangerine. *Genetics* 38:107-116.

JENKIN, J.A. & G. MACKINNEY, 1955: Carotenoids of the Apricot tomato and its hybrids with yellow and tangerine. *Genetics* 40:715-720.

KANWAR, J.S., E.A. KERR & P.M. HARNEY, 1980a: Linkage of Cf-1 to Cf-11 genes for resistance to tomato leaf mold, Cladosporium fulvum Cke. *Tomato genetics coop. Rept.* 30:20-21.

KANWAR, J.S., E.A. KERR & P.M. HARNEY, 1980b: Linkage of Cf-12 to Cf-24 genes for resistance to tomato leaf mold, Cladosporium fulvum Cke- *Tomato genetics coop. Rept.* 30:22-23.

KERR, E.A., Z.A. PATRICK & D.L. BAILEY, 1971: New genes for resistance to leaf mold - Cladosporium fulvum. *Tomato genetics coop. Rept.* 21:19-20.

KIKUTA, K. & W.A. FRAZIER, 1947: Preliminary report on breeding tomatoes for resistance to tobacco mosaic virus. *Proc. Am. Soc. hort. Sci.* 49:256-262.

KUBICKI, B. & A.M. MICHALSKA, 1978: Transgression of early yield in hybrids of early forms of tomato (Lycopersicon esculentum Mill.). *Genetica Polonica* 19:291-307.

KWAJE, S.L., R.J. YONG & O.E. SCHUBERT, 1979: Variation of tobacco mosaic virus resistance in tomato breeding lines. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 104:887-890.

LATERROT, H. & P. PECAUT, 1969: Gene Tm-2: new source. *Tomato genetics coop. Rept.* 19:13-14.

LEROSEN, A.L., F.W. WENT & L. ZECHMEISTER, 1941: Relation between genes and carotenoids of the tomato. *Proc. Natl. Acad. Sci. (U. S.)* 27:236-242.

LIN, S., W.L. GEORGE & W.E. SPLITTSTOESSERN, 1984: Expression and inheritance of parthenocarpy in Severianin tomato. *The Journal of Heredity* 75:62-66.

LINCOLN, R.E. & J.W. PORTER, 1950: Inheritance of beta-carotene in tomatoes. *Genetics* 35:206-211.

LOWER, R.L. & A.E. THOMPSON, 1967: Inheritance of acidity and solids content of small-fruited tomatoes. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.* 91:486-494.

MACARTHUR, J.W., 1934: Linkage groups in the tomato. *J. Genet.* 29:123-133.

MACARTHUR, J.W. & L. BUTLER, 1938: Size inheritance and geometric growth processes in the tomato fruit. *Genetics* 23:253-268.

MICHOLSKA, A.M. & B. KUBICKI, 1978: Correlations between earliness and other characters in tomato (Lycopersicon esculentum Mill.) *Genetica Polonica* 19:309-320.

MITAL, R.K. & H.N. SINGH, 1977: Genetics of fruit characteristics in tomato. *Indian J. agri. Res.* 11:109-112.

MITAL, R.K. & H.N. SINGH, 1978: Genetics of yield and its components in tomato. Indian J. agric. Sci. 48:159-162.

MULLER, C.H., 1940: A revision of the genus Lycopersicon. Miscellaneous Publications. United States Department of Agriculture, 382, 29 pp.

PATTERSON, B.D., & L.A. PAYNE, 1983: Screening for Chilling resistance in Tomato Seedlings. HortScience 18:340-341.

PATTERSON, B.D., R. PAULL, & R.M. SMILLIE, 1978: Chilling Resistance in Lycopersicon hirsutum Humb. & Bonpl., Wild Tomato with a Wide Altitudinal Distribution. Aust. J. Plant Physiol., 5:609-17.

PECAUT, P. & J. PHILOUZE, 1978: A sha-pat line obtained by natural mutation. Tomato genetics coop. Rept. 28:12.

PERSSON, A.R., 1958: En oversikt over tomatens botanikk, cytogenetikk og foredling. Stensiltrykk nr. 3. Institutt for grønnsakdyrking, Norges landbrukshøgskole.

PERSSON, A.R., 1982: Innsatsen bak utviklingen av tomatsortimentet. Seminar - fra fortid til framtid - 8. og 9. des. 1982: 20-34. Stensiltrykk nr. 154. Institutt for grønnsakdyrking, Norges landbrukshøgskole.

PHILOUZE, J., 1981: Progress of works regarding the utilization in breeding of the ability to natural parthenocarpy of the tomato variety Severianin. Proceedings of the meeting of the Eucarpia Tomato Working Group 1981, 18-21 May: 203-210. Avignon-France.

PHILOUZE, J., 1984: Comparisons between nearly isogenic parthenocarpic and normal tomato lines or hybrids. Proceedings of the meeting of the Eucarpia Working Group 1984, 22-24 May: 22-25. Wageningen.

PHILOUZE, J. & B. MAISONNEUVE, 1978a: Heredity of the natural ability to set parthenocarpic fruits in a German line. Tomato genetics coop. Rept. 28:12.

PHILOUZE, J. & B. MAISONNEUVE, 1978b: Heredity of the natural ability to set parthenocarpic fruits in the soviet variety Severianin. Tomato genetics coop. Rept. 28:12-13.

POWERS, L., 1942: The nature of the series on environmental variances and the estimation of the genetic variances and the geometric means in crosses involving species of Lycopersicon. Genetics 27:561-575.

POWERS, L., L.F. LOCKE & J.C. GARRETT, 1950: Partitioning method of analysis applied to quantitative characters of tomato crosses. U.S. Dept. Agr. Tech. Bull. 998:1-56.

PORTE, W.S., S.P. DOOLITTLE & F.L. WELLMAN, 1939: Hybridization of a mosaic-tolerant, wilt-resistant Lycopersicon hirsutum with Lycopersicon esculentum. Phytopathology 29:757-759.

RICK, C.M., 1961: Biosystematic studies on Galapagos tomatoes. Occasional Papers of the California Academy of Sciences, 44:59-77.

RICK, C.M., 1963: Barriers to interbreeding in Lycopersicon peruvianum. Evolution 17:216-232.

RICK, C.M., 1976: Tomato. In "Evolution of Crop plants": 268-273. Ed. N.W. Simmonds. Longman London and New York, 1976.

RICK, C.M., 1978: Biosystematic studies in Lycopersicon and closely related species of Solanum. In "The Biology and Taxonomy of the Solanaceae". (Ed. Hawkes, J.G., Lester, R.N. & Skelding, A.D.) 667-678. Academic Press London.



RICK, C.M. & L. BUTLER, 1956: Cytogenetics of the tomato. *Advances in Genetics* 8:267-382.

RICK, C.M., E. KESICKI, J.F. FOBES & M. HOLLE, 1976: Genetics and biosystematic studies on two new sibling species of Lycopersicon from Interandean Peru. *Theor. Appl. Genet.* 47:55-68.

SCHROEDER, W.T. & R. PROVVIDENTI, 1969: Identification of the TMV resistance in four tomato lines. *Tomato genetics coop. Rept.* 19:25.

SCHROEDER, W.T., R. PROVVIDENTI & R.W. ROBINSON, 1967: Incubation temperature and virus strains important in evaluating tomato genotypes for tobacco mosaic virus reactions. *Tomato genetics coop. Rept.* 17:47-49.

SIMANDLE, P.A., J.L. BROGDON, J.P. SWEENEY, E.O. MOBLEY & D.W. DAVIS, 1966: Quality of six tomato varieties as affected by some compositional factors. *P. Amer. Soc. Hort. Sci.* 89:532-538.

SINGH, H.N. & R.K. MITAL, 1978: Combining ability in tomato. *Indian J. Genet. Pl. Breed.* 38:348-354.

SMITH, P.G., 1944: Embryoculture of a tomato species hybrid. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 44:413-416.

SMITH, P.G., 1962: Linkage with the Tm-2 gene. *Tomato genetic coop. Rept.* 12:44.

SMITH, J.W., 1977: Lycopersicon hirsutum as a source of genetic variation for the cultivated tomato. Interspecific hybridization in plant breeding. *Proceeding 8th Eucarpia Congress, Madrid*, 119-128.

SMITH, J.W.M. & P. PROCTOR, 1965: Use of disease resistant rootstocks for tomato crops. *Expl. Hort.* 12:6-20.

SOOST, R.K., 1958: Tobacco mosaic resistance. Tomato genetics coop. Rept. 8:35-36.

SOOST, R.K., 1959: Tobacco mosaic resistance. Tomato genetics coop. Rept. 9:46.

SORESSI, G.P. & F. SALAMINI, 1975: A monomendelian gene inducing parthenocarpic fruits. Tomato genetics coop. Rept. 25:22.

STAMOVA, L. & M. JORDANOV, 1981: Resistance to Cladosporium fulvum in Solanum pennellii Corell. Proceedings of the meeting of the Eucarpia Tomato Working Group 1981. 18-21 May, 285-286. Avignon-France.

STAMOVA, L., M. JORDANOV & S. STAMOVA, 1984: Genes for resistance to Cladosporium fulvum Cke. (Fulvia fulva) in Solanum pennellii Corell. Proceedings of the meeting of the Eucarpia Tomato Working Group 1984, 22-24 May: 75-77. Wageningen.

STEVENS, M., A. Kader, & M. ALBRIGHT, 1979: Potential for Increasing Tomato Flavor via Increased Sugar and Acid Content. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 104:40-42.

STEVENS, M.A., S. WOLF & D. YAKOR, 1984: Introgression of cold tolerance from high altitude wild tomato species into processing cultivars. Proceedings of the meeting of Eucarpia Tomato Working Group. 22-24 May 1984:51-56. Wageningen.

STONER, A.K. & A.E. THOMPSON, 1966: A diallel analysis of solids in tomatoes. Euphytica 15:377-382.

SZTEYN, K., 1962: Interspecific crosses in the genus Lycopersicum I. Backcrosses to Lycopersicum glandulosum. Euphytica 11:149-156.

SZTEYN, K., 1965: Interspecific crosses in the genus Lycopersicum. II. Advantage of using tetraploid tomatoes as pistillate parents in interspecific crosses. *Euphytica* 14:209-216.

THOMPSON, A.E., M.L. TOMES, J.P. MCCOLLUM, & E.V. WANN, 1963: Pigment analysis of crimson. *Tomato genetics coop. Rept.* 13:28-29.

THOMPSON, A.E., M.L. TOMES, H.T. ERICKSON, E.V. WANN & R.J. ARMSTRONG, 1967: Inheritance of crimson fruit color in tomatoes. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 91:495-504.

THOMPSON, A.E., M.L. TOMES & E.V. WANN, 1965: Characterization of crimson tomato fruit color. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 86:610-616.

TOMES, M.L., F.W. QUACKENBUSH & M. MCQUISTAN, 1954: Modification and dominance of the gene governing formation of high concentrations of beta-carotene in the tomato. *Genetics* 39:810-817.

VOLIN, R.B. & R.T. MCMILLAN, 1978: Inheritance of resistance to Pyrenochaeta lycopersici in tomato. *Euphytica* 27:75-79.

WALTER, J.M., 1967: Hereditary resistance to disease in tomato. *Annu. Rev. Phytopath.* 5:131-162.

WATSON, R.D., E.C. HEINRICH & W.R. HARVEY, 1954: The inheritance of resistance to tobacco mosaic virus in an interspecific tomato cross. *Res. Bull. Idaho agric. Exp. Sta.* 27:1-20.