

EN OVERSIKT OVER TOMATENS BOTANIKK, CYTOGENETIKK OG FOREDLING.

Ved A.R.Persson.

Innhold.

Sammen drag	s.	1
Innleiing	"	3
I. Botanikk	"	3
Systematikk	"	3
Fylogeni	"	8
Geografi og økologi	"	10
Kultur-tomatens historie	"	11
Anatomi	"	14
II. Cytogenetikk	"	16
Cytologisk teknikk	"	16
Pachyténstudier	"	17
Chiasmata	"	18
Lokaliserte chiasmata i differensierte kromosomer	"	20
Trisomer	"	20
Ulike genom	"	21
Cytogenetikk	"	22
Fastlegging av koplingsgrupper	"	22
Artsspørsmålet i cytogenetisk belysning	"	23
Genetikk	"	24
Alfabetisk liste over arvekarakterer	"	25
Økonomisk viktige karakterer hos tomat	"	34
Fruktform og fruktstørrelse	"	34
Fruktfarge	"	35
Vitamin C	"	37
Tidlighet	"	37
Smakskvalitet	"	37
Avlingskomponenter	"	38
Sjukdomsresistens	"	38
III. Foredlingsmåter i tomat	"	45
Tilbakekryssingsmetoden	"	45
F ₁ -hybrider	"	47
Hæsterile typer	"	48
Kombinasjonsevne	"	49
Summary	"	51
Litteratur	"	52
Illustrasjoner	"	I-IX

Stensiltrykk nr. 3, 1958 (ny serie) fra Institutt for Grønsakdyrking, Norges Landbrukshøgskole, Vollebekk.

Mimeogr. no. 3, 1958 (New series) from Department of Vegetable Crops, The Agricultural College of Norway, Vollebekk.

Director: Dr. A.H. Bremer.

EN OVERSIKT OVER TOMATENS BOTANIKK, CYTOGENETIKK OG FOREDLING.

(A survey on the Botany, the Cytogenetics, and the Breeding of the Tomato).
(Summary p. 58.)

Ved Arnulf R. Persson.

Sammendrag.

En alminnelig oversikt over tomatens botaniske, cytologiske og genetiske forhold er gitt. Tournefort etablerte Lycopersicon som en sjelstendig slekt i 1694. - Botaniske nøkkelkarakterer som skiller Lycopersicon og Solanum, er følgende: Pollenknappene hos Lycopersicon åpner seg ved langsgående spalter. De ender i en steril topp. Pollenknappene hos Solanum avgir sitt pollen fra terminale porer. De har ikke sterile ender. - Lycopersicon er delt i to underslekter: Eulycopersicon og Eriopersicon. Eulycopersicon har raue eller gule frukter som egner seg til mat. De viser tendens mot ettårig-
het. Plantene er sjøfrøere. De har ingen klar fotoperiodisk reaksjon. L. pimpinellifolium er her oppført som en underart av L. esculentum. Arter innen Eriopersicon har håret fruktemne og frukt. Fruktfargen er kvit til grønn eller kvit til gul, med skiftning til purpur eller lavendel i flekker eller striper. Frukten er ikke brukelig til mat. Plantene er fremmedfrøere og syner kortdagstendens. - Fylogenen til Lycopersicon er vurdert på morfologisk og cytotaxonomisk grunnlag. - Slekten geografiske utbreiing og den sterke begrensing når det gjelder arter og varieteter, taler for at slekten er av relativ ny dato. Ytterpunktene på det "fylogenetiske tre" synes å være L. esculentum og L. hirsutum. Kryssingsbarrierene mellom artene synes ikke å ha sin grunn i strukturelle kromosomulikheter, men å være av genetisk natur. - Lycopersicon har sin naturlige utbreiing i Sør-Amerika i en kyststripe vest for Andesfjellene i et område fra ekvator til 30° s.b. Den dyrkede tomat er en kulturtype som trolig har oppstått i Mexico.

I kapitlet cytogenetikk er et par måter for framstilling av PMC-preparater beskrevet. Meiotiske studier er diskutert med særlig vekt på pachyténstudier. Trisomers verdi i kromosomkartleggingen er nevnt. Lycopersicon esculentum er en av de plantearter hvor kromosomkartleggingen har nådd lengst. Karakteri-

stikken til haploider, triploider og tetraploider er gitt.

I avsnittet genetikk er bruk av de samme symboler som i Drosophila-nomenklaturen tilrådd. Ca. 150 tomatgener er kjent, og dessuten 120 eller flere arvekarakterer som en ennå ikke har fastslått den arvelige bakgrunn til. En alfabetisk liste over de mest kjente arvekarakterer av monogenetisk natur er satt opp. En analyse av nedarvingen til de viktigste økonomiske karakterer er foretatt. - Fruktformen og fruktstørrelsen er særlig under kontroll av genene O, f og Lc. Det er mange mindre additive gener som virker inn på fruktstørrelsen. Fruktstørrelsens nedarving følger nærmere en geometrisk skala enn en aritmetisk. - Fruktfargen blir bestemt av kjøttets og skinnets pigmentering. Skinnfargen er under kontroll av ett allel-par y/y^+ og kjøttfargen er kontrollert bl.a. av allelparene r/r^+ , t/t^+ og B/B^+ . - Innholdet av vitamin C er en funksjon av miljø og genetisk konstitusjon. Det er en negativ korrelasjon mellom fruktvekt og innhold av vitamin C. - Tidligheten synes å være kontrollert av en rekke faktorer som for den største delen er lokalisert på kromosom 2. Her synes konstitusjonen dpOs å medføre ca. 20 dager tidligere modning enn $d^+p^+O^+s^+$. - Smakskvaliteten er bestemt av en rekke enkeltfaktorer som innhold av ulike sukkerarter, syrer, aromatisk stoff og konsistens, men det er et område som har vært gjenstand for lite eksakt genetisk gransking.

Kjennskapet til den arvelige bakgrunn for sjukdomsresistens i tomat er etter hvert blitt ganske omfattende. Det er særlig L.e.pimpinellifolium og L.peruvianum som har vært kilde for resistens. Samarbeidet mellom forskere som arbeider på dette område, er av stor betydning, skal en nå praktiske resultater på en rasjonell og økonomisk måte. Arvelig kontroll av følgende sykdommer er diskutert: Kransskimmel, Fusarium, Septoria bladflekk, fløyelsflekk, tørråte, korkrot og rotknollål, og av viruskader: TMV-virus og bronsetopp. Vansken med resistensforedling er i første rekke at det er og til stadighet oppstår nye fysiologiske raser slik at en alltid må være forberedt på at et gunstig resultat er av kortvarig verdi. Ved et resistensforedlingsprogram bør en søke å kombinere resistens mot flere sykdommer og også ta med de fysiologiske raser en kan skaffe av hver enkelt sykdom i samme inokulum.

Under foredlingsmåter i tomat er nevnt at tomat prinsipielt er en autogam plante, og de foredlingsmåter som er aktuelle for sjølfrende planter, kommer på tale. Tilbakekryssingsmetoden er av interesse når én eller noen få karakterer ønskes overført fra én type til en annen. Heterosisforedling i tomat synes å være berettiget da det er en tendens til at positive egen-skaper fra begge foreldrene blir forenet i F_1 -hybriden.

Innleiing.

Hensikten med dette arbeid er å gi en alminnelig oversikt over de viktigste resultat en er kommet til under studiet av tomatens botaniske, cytologiske og genetiske forhold, samt gi et utsyn over veger i foredlingsarbeidet. Resultatet av egne undersøkelser og iakttagelser blir særlig omtalt under avsnittet om økonomisk viktige karakterer hos tomat og i samband med foredling.

Tomat er en av de viktigste grønnsaker i verden, fra et økonomisk synspunkt den viktigste om vi holder poteten utenfor grønnsakene. Det er da naturlig at tomat er blitt omfattet med stor interesse av cytologer, genetikere og botanikere. Litteraturen på dette felt, som på så mange andre biologiske områder, har i de seinere år hatt en sterk progressiv auking. Dette arbeid tar ikke sikte på en inngående behandling av alle de resultater som er kommet fram, men det er et forsøk på vurdering av hovedlinjene i granskingene - og noen av de mange interessante forskningsproblem vil bli diskutert mer i detalj. Et viktig skritt til å skaffe en oversikt over granskingsarbeidet når det gjelder tomatens arv, var opprettingen av Tomato Genetics Cooperative i 1950. Medlemmene av denne gruppe gir en oversikt over det arbeid de har i gang i den årlige rapport som sendes ut.

I. Botanikk.

Systematikk.

Lycopersicon (Solanum, Lycopersicum). Botanikeren Anguillaria som omtalte tomat i 1561, hevdet at det var den samme plante som Galen 14 århundre tidligere hadde kalt ulvefersken): Lycopersicon. Tournefort (1694) må gis æren for å ha etablert Lycopersicon som en sjølstendig slekt og sett den klart ut fra Solanum, selv om hans slektsdefinisjon var uholdbar: Lycopersicon - mangecellet frukt, Solanum - encellet. Linné (1753) regnet tomat til slekten Solanum, og denne klassifiseringen holdt seg lenge. Slektsnavnet Lycopersicon ble imidlertid allerede i 1754 publisert på gyluig måte av botanikeren Miller. Når tomat ble alminnelig oppfattet som en sjølstendig slekt, ble Millers navn brukt som author, men med Hill's (1765) feilaktige stavemåte: Lycopersicum. Etter at Druce (1914) pekte på denne feil, er Lycopersicon etter hvert tatt i bruk.

De botaniske nøkkelkarakterer som skiller *Lycopersicon* og *Solanum*, er følgende: Pollenknappene hos *Lycopersicon* åpner seg ved langsgående spalter. De ender i en steril topp. Ved hjelp av hår er pollenknappene festet til hverandre og danner en sylinder som omgir arret. Pollenknappene hos *Solanum* avgir sitt pollen fra terminale porer. Toppen er ikke steril. Med et par artsunntak nær, er det ikke morfologisk sammenbinding mellom pollenknappene hos *Solanum*.

Denne kompakte, koniske pollenknappsyylinder hos *Lycopersicon* gir kanskje en opplysning om hvordan tomat er blitt så greitt skilt fra potet. En kjenner hos tomat en mutasjon dl (dialytic) fig. 1, som fører til at pollenknappene ikke går sammen, men sprer seg ut enkeltvis (Rick, 1947). De frie pollenknappene er en sekundær karakter. Det primære er at hårkledningen er sterkt redusert, også den som binder pollenknappene sammen. Denne mutant setter bare frukt når pollen er ført over til arret ved hjelp av insekter eller andre midler. Rick hevder at det er logisk å sette starten av slekten *Lycopersicon* i samband med den eller de mutasjoner som førte til den sjølpollinerende mekanismen hos *Lycopersicon*. Det er et alminnelig forhold at sjølpollinering vil skynde på differensieringen og føre til en relativt rask fiksering av gener i homozygotisk tilstand. Mot Ricks konklusjon kan det reises den innvending at det bare er arter innen underslekten Eulycopersicon som er typisk sjølførere, og en kan bare tenke seg at en mutasjon av denne typen har spilt en rolle ved utskillelsen av *Eulycopersicon* fra *Solanum*. Om en skal godta Ricks prinsipielle syn, må en se på de blomsterbiologiske forhold hos underslekten Eriopersicon som et nytt evolusjonsskritt. Et forhold som gir en viss støtte for at tomat er en yngre slekt enn potet, er at det ikke forekommer naturlige polyploider i førstnevnte, mens det hos potet er mange polyploidittrinn. Rick (1951) har klart å krysse en *Lycopersicon*-art med en *Solanum*-art.

Underslekter. *Lycopersicon* kan deles i 2 underslekter:
Eulycopersicon og Eriopersicon.

Eulycopersicon omfatter arter med raue eller gule frukter som egner seg til mat. Det er stort sett ettårige planter, men de er ikke autonome årlige. Under optimale vekstkår vil de kunne vokse i flere år: potensiell flerårig. Når det gjelder daglengdereaksjon, viser plantene noe tilbakesatt vekstkraft under kort dag, men det er ingen klar fotoperiodisk reaksjon. Plantene innen *Eulycopersicon* er sjølførere. Frøene er flate, ovale, tydelig silkehåret, spesielt langs periferien.

L.esculentum Mill. er en kulturart. De granskinger som er utført i tomat, har i høgste grad sammenheng med kulturtomaten. I dag har L.esculentum en verdensvid utbreiing i tropisk, subtropisk område og i den tempererte sone. Uten tvil står den dyrkede tomat nær den ville varieteten L.e.galeni, som har frukt i størrelse mellom ripstomat og vanlig tomat.

L.e.galeni Mill. Den har noe finere bladverk og stengelbygning enn hovedarten. Frukten er 2-rummet, rund, 1,5 - 2,5 cm i diameter, rau eller gul. Smaken er noe snerpende og mindre aromatisk enn hos vanlig tomat.

L.e.pyriforme (Dun) C.H.Mull. comb.nov. skiller seg fra hovedarten ved at den raue eller gule frukten er pæreformet. Denne form er kontrollert av ett eller noen få gener. (Se Q under omtalen av arvekarakterene).

L.e.pimpinellifolium (= L.pimpinellifolium (Jusl.) Mill.) har en spinkel, tynn slyngende stengel som er nedliggende på marken. Planten kan bli ca. 6 m lang, men stammen blir sjelden over 4 mm tykk. Blomstene sitter i enkle, ripsliknende klaser, derav navnet ripstomat. Frukten er torummet, heilrund, 1 - 1,5 cm i diameter. Frukten hos pimpinellifolium har en søt smak og skiller seg i smak klart ut fra L.e.galeni. Ripstomat har også en svakere og finere bygget stengel enn kulturtomat. Fruktene er mindre enn hos formen galeni. Klasene er lengre og mer grasiøse.

Til dels er pimpinellifolium ført opp som en egen botanisk art. Det er også en klart definert botanisk enhet fra et morfologisk synspunkt. Når en nå fører den opp som en underart av L.esculentum, har det to årsaker:

1. L.esculentum og L.e.pimpinellifolium krysses like lett med hverandre som andre underarter under L.esculentum. Hybridene er fullstendig fertile.
2. Cytologiske undersøkelser av F_1 hybridene viser at det er en fullstendig homologi mellom kromosomsettene. Det er naturligvis også et vilkår for den gode fertilitet.

Eriopersicon. Artene i underslekten Eriopersicon har håret fruktemne og frukt. Fruktfargen er kvit til grønn eller kvit til gul med skifting til purpur eller lavendel i flekker eller striper. Eriopersicon kommer fra erios som betyr ull og persicon, fersken. Navnet viser til de hårete fruktene. Selv om fruktene i denne underslekt ikke er giftige (kanskje med unntak av L.hirsutum), er de langt mindre spiselige enn de hos Eulycopersicon. Et tegn på at de ikke er matnyttige, er at artene av Eriopersicon ikke opptrer

tilfeldig utenfor det søramerikanske fastlandet. Når det gjelder foto-periodisk reaksjon, viser plantene innen Eriopersicon kortdagstendenser. I Ås, ca. 60° n.b., blomstrer ikke hirsutum før i september-oktober, men under kort dag, tar blomstringen til tidlig på sommeren. På Ås har en observert at blomsterknopper blir dannet tidlig på sommeren hos *L.hirsutum*, men som regel stopper de å vokse og faller av. (*L.glandulosum*^x) viser også tydelig kortdagsreaksjon.) I sammenheng med den sterke fotoperiodiske reaksjon hos *L.hirsutum* kan en peke på at denne art har det mest nordlige vekstområde (nærmest ekvator). En art som *L.peruvianum* med langt sørligere utbredning enn de to nevnte danner blomsteranlegg under lang dag. Luckwill (1943 a) nevner også at normal fruktutvikling synes å ha sammenheng med daglengden, og det var forbundet med store vanskeligheter å få tilstrekkelig frø av arter innen Eriopersicon i Europa. Han fikk bedre resultat om plantene var holdt under 8 timers dag enn 12. Det ser imidlertid ut til at den fotoperiodiske reaksjon hos Eriopersicon er et reversibelt fenomen, som kan endres med ytre vilkår til ulike tider av utviklingen.

Artene innen denne underslekt er flerårige med treaktig rotstokk. De har mange karakterer som kjennetegner xerofyter. De har ofte en kraftig hårkledning, slik at plantene synes kvite eller gråkvite. Ofte gjør kjertelhårene seg så sterkt gjeldende at plantene er sterkt duftende, eller stinkende. De har også spalteåpninger på forhøyninger, omlag 0,05 mm's epidermale forhøyninger hos *L.peruvianum* og 0,25 mm's hos *L.hirsutum*.

Plantene innen Eriopersicon har utviklet mekanismer for fremmedfrøing, som f.eks. sjelinkompatibilitet. Frøene er tykke, avlange i formen, glatte eller hårete bare ved den breie toppen.

L.peruvianum (L.) Mill. (Fig. 5 og 6). Den har flerårig, svak, spinkel stamme, men ikke nedliggende på marken som hos *L.pimpinellifolium*. Begeret er 5-delt, linjært til lansettformet. Spissene er 4-6 mm lange. Kronen er lys oransjegul, 10-13 mm lang, 5-tall, delt halvvegs til basen. Frukten er heilrund eller flattrøkt, 1-2 cm i diameter, 2-rummet, fint håret over det heile, kvit med lavendel langsgående striper. Frøene er tallrike, lansettformete, tykke unntatt ved apex, lys brune, meget fint perforerte.

L.peruvianum var. *dentatum* Dun. (Fig. 6 E). Denne variant er sterkere håret enn hovedarten. Bladene er vanligvis lansettformete. Hovedbladene er spisse, og som regel svært oppdelte. Frukten har lange, framtrødende hår. Den har få frø som varierer i størrelse og form. P.g.a. kryssingsbiologiske forhold har det vært foreslått å føre denne opp som egen art,

x) *L.glandulosum* er en uklar art.

L.chilense (Rick & Lamm, 1955).

L.p.var.humifusum. C.H.Mull.var.nov. Selv om denne varietet med sikkerhet hører til L.peruvianum, så er det tydelig at den står nær L.cheesmanii. Fra cheesmanii og andre former av L.peruvianum kan den skilles ut ved den nesten totale mangel på kjertelhår, den ganske nedliggende stengel, de nesten heilrandete storblad og den mindre hyppige forekomst av små blad.

L.cheesmanii Riley, har en nedliggende eller svakt opprett stengel som er temmelig spinkel, bladene er mellombrutt finnete, avlange eller lansettformete. Blomsterstanden er en enkel klase som er 4-6 cm lang med 4-10 blomster. Den er håret, og det er tett med kjertelhår på stilken. Kronen er klar gul, omlag 12-18 mm i vidde. Den har smale, lansettformete kronblad. Frukten er heilrund, 6-9 mm i diameter, svakt håret og vanligvis glatt ved modning. Frø som hos L.peruvianum.

Lycopersicon cheesmanii f. minor er langt mer vanlig enn den egentlige art. Denne underart skiller seg ut ved at de store bladene er delt ved basen, eller finnete i 2-orden. Den har også tettere og lengre hår enn sjølve arten. Begeret er sterkt tilbakebøyd. L.cheesmanii skiller seg fra de andre artene innen Eriopersicon ved at bladene mangler støtteblad.

L.hirsutum Humb. Bonpl. (Fig. 4). Den har kraftige, rette stengler. De blir seinere noe hengende på grunn av vekten. De temmelig tykke stenglene (8-12 mm) er hårkledd dels av et varig silkelignende dekke og dels av avfallende kjertelhår og lange vanlige hår. Storbladene er smale, ovale i omkrets, dels mellombrutt finnete. Ved basen av stilken sitter det støtteblad. De enkelte blad har segment av tre slag i rekkefølgen: store, små, mellomstore, små, store. Særlig bladenes overflate er sterkt håret, også med kjertelhår. Blomsterklasene er sidestilt, sitter rett overfor eller 2-3 cm under den nærmeste bladbasis. Klasene er todelt. Hver grein har 10-12 blomster. Begerbladspissene er 8-9 mm lange, smalt lansettformete. Utvendig har de lange kjertelhår. Kronen er gul, omlag 3 cm lang, formet som en asjett. Frukten er omlag 1,5 - 2,5 cm i diameter, langhåret, kvit med purpur i langsgående striper. De mørkebrune frøene er glatte unntatt en håret stripe ved toppen. L.hirsutum er sjølinkompatibel.

L.hirsutum f.glabratum C.H.Mull. f.nov. Denne underart er meget lik den foregående, og går over i den. Den er som navnet peker på, en glattere varietet. Stengelen er svakt håret, dels med kjertelhår. Bladene er nesten glatte med unntak av noen spredte, flate hår. Blomstene er noe mindre enn hos den egentlige art.

Fruktene til *L.hirsutum* smaker først søtaktig, men seinere merkes en bitterhet som skyldes solanin. I følge Luckwill (1943 a) er dette påvist ved kjemisk prøving. Dette bl.a. gjør at selv om *L.hirsutum* kan ha mange ønskverdige egenskaper i foredlingsarbeidet, har den ingen direkte verdi her.

L.hirsutum er en særegen art med den utpregete hårkledning og de kraftige, opprette stenglene. Den vokser i høgreliggende områder i Peru og Ecuador. Selv om en også har funnet andre *Lycopersicon*-arter i disse områder, tyder dette snevre vekstområde på en særegen reaksjonsnorm overfor omgivelsene, en spesiell økologisk tilpassing.

L.glandulosum C.H.Mull. sp.nov. er en meget usikker systematisk enhet. Bladene er lange til lansettformete, mellombrutt finnete. Støttebladene ved foten av bladstilken er lik de andre småbladene. Bladene sitter motsatt eller alternativt, 5-6 par småblad. Blomsterstanden består av 2 klaser som sitter på en felles hovedstilk, i sjeldne tilfelle en enkel klase. Begeret er 5-delt nesten til basen, med smale lansettformete spisser. Den lyse gule kronen har et tverrmål på ca. 20 mm, delt halvvegs til basen i brede triangulære, tilbakebøyete spisser. Frukten er 10-12 mm i diameter, kvit med svak lavendel striper. I frøkarakterer minner den om *L.peruvianum*. *L.glandulosum* er meget stabil og viser liten variasjon sjøl under ulike vekstkår. Frukten har en søtbitter smak som trolig skyldes Solanin.

Når en har ofret så meget plass på omtalen av villartene, er det fordi de spiller en vesentlig rolle i resistensforedlingen. Særlig har en i de seinere år arbeidet med typer av *L.hirsutum* og *L.peruvianum*, men av størst verdi har *L.e.pimpinellifolium* vært.

Fylogeni.

En morfologisk vurdering. Luckwill (1943 a) har gjort et interessant forsøk på å vise evolusjonen innen *Lycopersicon* på et morfologisk grunnlag. På fig. 9 er satt opp et fylogenetisk stamtre som delvis er bygd på arbeidet til Luckwill. Han antar at den opprinnelige type av slekten *Lycopersicon* kommer fra *Solanum*, og her igjen fra materiale innen tuberariumseksjonen. En kan peke på stor likhet når det gjelder bladenes morfologi, og plasering og form av blomsterstanden mellom disse to grupper.

Luckwill hevder at flere forhold taler for at slekten *Lycopersicon* har en relativt kort evolusjonshistorie. Slekten viser en sterk begrensning når det gjelder arter og varieteter, likeså når det gjelder den geografiske utbreiing.

En er imidlertid av den oppfatning at Lycopersicon ennå er altfor lite utforsket med omsyn på botaniske varieteter. Særlig synes Galapagos-øyene å romme en rikdom av varieteter som ennå ikke er systematisert.

I følge Luckwill har en ved ontogenetiske studier fått støtte for den oppfatning at urformen for Lycopersicon hadde en enkel bladtype, sannsynligvis ulikefinnet med 5-7 heilrandete småblad uten biblad. En kan tenke seg at ut fra denne opprinnelige type har utviklingen gått i to retninger. Den ene karakterisert ved at plantene har fått en annuell karakter og fruktene er farget med karotinfargestoff ved modning, den andre ved flerårighet, og fruktene får sin modne frukt farge fra klorofyll og antocyan. De har også skilt seg når det gjelder fotoperiodisk reaksjon. Frøingsforholdene har gått i to retninger, sjølføring hos Eulycopersicon og tendens mot fremmedføring hos Eriopersicon.

Etter vårt diagram (fig. 9) er L.e.pimpinellifolium og L.cheesmanii de første viktige skillegreiner på det fylogenetiske "treet". Begge artene har en enkel bladform og udelt klase. - Støttebladene mangler eller er bare svakt utviklet. De mange like karakterer hos disse artene peker sterkt i retning av felles opprinning.

Fra disse to opprinnelige arter er det sannsynlig at det er oppstått typer med forgreinet blomsterklase og mer oppdelte blad. L.e.pimpinellifolium har tidlig gitt opphav til esculentum-komplekset, først de mer primære former galeni (cerasiforme), humboldtii, intermedium og etterhvert fram til våre dagers kulturtomat. Den ytterste grein innen Eriopersicon representeres av L.hirsutum som har forgreinet blomsterstengel, sammensatte blad med støtteblad og med småblad i blomsterklasene.

Enkelte av tomatartene er svært ensartete. Det gjelder f.eks. L.cheesmanii og L.hirsutum, andre er sterkt polymorfiske som L.peruvianum. Det ligger nær å tro at de konstante har nådd en viss økologisk jamvekt, mens en kan tenke seg at de polymorfe er i en meget utpreget evolusjonsperiode. Luckwill (1943 a) uttrykker dette slik: "Their numerous varietal and sub-specific variations may be interpreted as experiments in species formation, the more successful of which, given the proper conditions of isolation, may eventually differentiate sufficiently to warrant their being given full specific rank."

En cytotaxonomisk vurdering. Kromosomorfologiske studier viser at det er god overensstemmelse mellom kromosomkomplementene til de ulike artene.

Dette forhold ved siden av at en ikke har funnet polyploide former av *Lycopersicon* i naturen, støtter oppfatningen at *Lycopersicon* er en ung slekt. Polyploider oppstår relativt lett i kultur i forbindelse med kallas-sår. Polyploider synes likevel å være svært lite konkurransedyktige i høve til diploider, idet de viser tilbakesatt utvikling, svak frøsetting osv.

Innen *Lycopersicon* kan en krysse ulike arter. MacArthur og Chiasson (1947) krysset *L.esculentum* med *L.peruvianum* og *L.hirsutum*, og *L.peruvianum* ble krysset med *L.glandulosum*. Forfatterne hevder at det er ingen alvorlig hindring for å føre over ønskete gener fra noen av de ville artene til kulturtomaten. I enkelte tilfelle må en gripe til slike hjelpemidler som embryokultur. Størst inkompatibilitet har en mellom raufruktete arter på den ene side og *glandulosum* og *peruvianum* på den andre. Vanskelig er også kombinasjonen *peruvianum* x *hirsutum*. Undersøkelser ga ingen støtte for tanken at ulike genom eller større strukturelle kromosomulikheter dannet kryssingsbarrierer. Fra et evolusjonssynspunkt er det interessant å merke seg at normale *hirsutum*-alleler er dominante over de resessive alleler hos *esculentum*, f.eks. når det gjelder karakterene dvergvekst, mangel på antocyan og potetblad. Dominansen til *hirsutum*-allelene synes derfor å være av primær natur.

Geografi og økologi.

Artene innen *Eriopersicon* har sin naturlige utbredning i Sør-Amerika, på en kyststripe vest for Andesfjellene. Dette område strekker seg ifølge Luckwill (1943 a) fra ekvator til 30° s.b. Denne stripe går om lag 15 mil inn i landet, unntatt i Ecuador. *L.e.pimpinellifolium* har en liknende begrenset utbredning: Peru, Ecuador og Galapagosøyene. En enkelt art, *L.cheesmanii*, er bare endemisk på Galapagosøyene. Den dyrkede tomat er en kulturform. En mener at dens nærmeste ville slektning er *L.esculentum galeni*.

Klimaet i Pacific-beltet mellom Valparaiso i Chile i sør og Guayaquil i Ecuador i nord er nokså ensartet. Heile området er praktisk talt en regnløs ørken som bare har en sparsom og xerofytisk vegetasjon når en ser bort fra elvedalene. Sør for breddegraden 20° s.b. i Atacama-ørkenen er jorda meget mineralrik. Nedbøren i Lima er i middel 53 mm pr. år, og lengre sør i Arica er den mindre enn 1 mm. Trass i tørken finner en under vintermånedene, fra mai til november en rik vegetasjon med gras og andre blomstrende planter som avslutter sin vekstsyklus innen sommeren. Det er sjøtåken som ligger over landet om vinteren, som gir fuktighet til denne veksten.

Innenfor disse områder vokser de ville tomatarter på sandrik jord i bratte dalskråninger. Frøene spirer under perioder med kraftig tåke. Varmen og den fuktige luften om vinteren gjør at plantene vokser raskt og setter frukt kontinuerlig fra juni-juli av fram til januar-februar. Med den aukende tørke utover sommermånedene dør de heilt urteaktige slag innen L.esculentum.

Artene innen Eriopersicon har større evne til å stå i mot intens tørke og høy temperatur, og de oppfører seg derfor som flerårige. Disse plantene er treaktige ved basen, og under sommeren visner plantene ned til denne stammen som sender ut urteaktige skudd igjen så snart vekstkåra blir gunstige.

En viktig økologisk detalj fra foredlings synspunkt er at vekstområdet for Lycopersicon vanligvis ikke er utsatt for nattefrost. Da en ikke har funnet noen særlig frostherdighet hos vill tomat, er det trolig at nattefrosten er en klimafaktor som setter en grense for slektens utbreiing.

Kulturtomatens historie.

De kjente plantegeografer de Candolle (1884) og Vavilov (1926 og 1940) ga sine bidrag til å klarlegge kulturtomatens historie. De Candolle analyserte materialet på et arkeologisk, paleontologisk, historisk og lingvistisk grunnlag. Når det var mulig, la de Candolle størst vekt på botaniske og paleontologiske data, fordi han mente disse var mer pålitelige enn historiske og filologiske. Når det gjaldt tomatens historie, fant de Candolle ingen støtte i arkeologi og paleontologi, og det har en forøvrig heller ikke funnet seinere. De Candolle støttet seg sterkt til den geografiske utbreiing til de ville slektninger til kulturtomaten. Han framholdt at den dyrkede form må ha oppstått innenfor det område hvor de ville forfedre til denne form vokser. Med det kjennskap de Candolle hadde til tomatslektens utbreiing, førte dette til en lokalisering av opprinningsstedet til Sør-Amerika, nærmere bestemt Peru. Peru som heimsted for kulturtomaten har støtte i at Peru er et distribuerings-sentrum for slekten Lycopersicon. Herfra brer den seg nordover til Ecuador og sørover til Bolivia og Chile.

Med utgangspunkt i Vavilovs teorier om kulturplantenes opprinnelse har Jenkins (1948) ført sterke argumenter for at Mexico er opprinnelsesstedet for kulturtomaten.

Når det gjelder kulturplantenes opprinnelse, kan en på grunnlag av Vavilovs arbeid skille mellom 3 hovedmåter:

1. Ett sentrum for variasjon. De fleste kulturformer av en vekst sammen med de nærstående ville arter er konsentrert på et relativt lite område, vanligvis i et høgfjellsområde ("Centers of varietal diversity"). Med stigende avstand fra dette sentrum synker den relative mengde av dette slaget og tallet på ulike typer. Mot periferien av utbreiingsområdet vil en altså ha en mindre polyform bestand enn i sentrum.

2. Flere sentra for variasjon. De ulike sentra kan representere uavhengig primær domestikasjon, og de kan være sekundære sentra for variasjon oppstått ved hybridisering av typer fra de primære sentra, typer som har vandret dit ad ulike ruter. Denne vandring foregår ifølge Vavilov vesentlig ved hjelp av mennesket. Dette mønster er typisk for mange av våre gamle kulturplanter.

3. Domestikasjon av plantene langt fra det opprinnelige sentrum for variasjon. Dette kan kjennetegne planter som relativt seint er kommet i dyrking. Også i dette tilfelle skjer spreingen ved menneskets hjelp. Ifølge Jenkins er det sistnevnte et mønster kulturtomaten har fulgt.

Når tomat ble spredt i Europa først på det 16. århundre, ble den bl.a. kalt for "Eple fra Peru", som synes å gi en støtte for at Peru er heimlandet. Imidlertid var ikke dette "Eple fra Peru" opprinnelig svært nøye definert. Det kunne like gjerne være et piggeple som tomat. Et bedre spor synes nettopp ordet tomat å gi. Det er grunn til å tro at det kommer fra tomatl som på det mexikansk-indianske Nahu-språk blir brukt som betegnelse på tomat og enkelte andre vekster. For den dyrkede tomat bruker en mest navnene xitomatl, gitomate eller ptomate i Mexico. - Jenkins peker på at det er god grunn til å tro at tomat er en gammel kulturplante i Mexico. Selv i de tilbakeiggende landsbyer hvor spisevanene er svært konservative, er bruk av tomat så og si til alle måltider vanlig både for fattig og rik. På mattorgene blir ikke bare vanlig tomat, men også kirsebærtomat budt fram til salg.

En annen ting som taler for svært gammel dyrking i Mexico, er at en f.eks. i Vera Cruz-området finner en stor variasjon av former av kulturtomat. Så stor er denne variasjon at den er uten sidestykke andre steder i verden.

Et annet moment er at Mexico ble utforsket før de sør-amerikanske statene, og f.eks. på havna i Vera Cruz var det regelmessig anløp av spanske skip i det 16. århundre. Det var kort etter den spanske erobring at tomaten kom til Europa, da den i europeisk litteratur er omtalt så tidlig som 1544 (Matthiolus).

Om det er mange grunner som taler for at kulturtomaten kom fra Mexico, vet en ikke hvem som brakte den til Europa eller når det fant sted. Det har rett nok vært påstått uten større bevisføring at Christoffer Colombus brakte med tomatfrø da han kom fra Amerika for annen gang.

I sagnet om Hesperiderne hører en om at disse nattens døtre i det ytterste vest hadde en herlig hage med gylne epler, også nevnt som kjærlighetseplene. Da den første gule tomaten ble dyrket i Europa, undret folk seg om ikke dette var de gylne epler (Luckwill 1943 b). Det synes nemlig som om det var den gule fargevariant som først kom til Europa. Tomatene ble derfor gjennom mange hundre år og på mange språk kalt for kjærlighetsepler: "Poma amoris", "Pommes d'amour", "Apples of love", "Liebesapfel". Parallelt med dette holdt også navnet gult eller gyllent eple seg: "Mala aurea", "Pomi d'oro", "Gold apples".

Tomaten kom til Europa sammen med så mange gaver rennessansen brakte. Selv om den ikke ble betraktet som særlig matnyttig, ble den stort sett tatt for spiselig med visse medisinske, legende egenskaper. Således blir det nevnt at tomat kokt i olje og tørket i solen kunne kurere skabb.

En skulle tro at tomaten først ble kjent i Spania, men vi hører om dyrking i Frankrike, Italia og Østerrike før den ble nevnt fra Spania. Det tør ha sammenheng med at det var i Wien at den spanske keiser (Karl den store) og hoff holdt til for det meste, og det var dit sjeldne ting fra den nye verden ble sendt og videre spredt utover.

I England er det nevnt om dyrking i 1576 og merkelig nok i et distrikt som seinere ble verdens største for veksthusproduksjon av tomat: Lea Valley. (Bewley, 1950). Den ble dyrket som en prydblante. I 1822 blir handelsdyrking for London-markedet omtalt. Det blir nevnt omsetning av store tomater på omkring 200 g, men som i form og kvalitet sikkert lå langt etter våre dagers tomat. Allerede før den tid, i det 18. århundre, var det en ganske omfattende dyrking for salg i Italia. I Tyskland tok det lengre tid før tomat ble skattet som nytteplante, delvis også fordi det knyttet seg overtro til bruk av tomat, idet en mente at spising av tomat førte til kjærlighetsgalskap. Det var matkrisen under første verdenskrig som førte til alminnelig dyrking av tomat i Tyskland (Becker-Dillingen, 1950). Tomat var gjennom lengre tid en ganske suspekt plante i Nord-Amerika, mistenkt for å være årsak til mange slags sykdommer, hvorav kreft var den mest ondartete (Shoemaker, 1947). Historien om tomat som kulturplante i Nord-Amerika er bare 100 år gammel, men i dag er det større tomatforbruk i Sambandsstatene enn noe annet sted i verden, nemlig ca. 25 kg pr. individ pr. år.

Anatomi.

Rot. Rotsystemet til de annuelle former er karakterisert ved en ganske godt utviklet hovedrot som følges av en rikdom av trevlerøtter): en mellomform mellom hovedrot og trevlerot. Toårige og flerårige utvikler treaktige rot-kroner som etterhvert blir flere ganger tykkere enn stenglene som går opp fra disse.

Stengel. De ulike arter har svært forskjellige stengler. Alle er urteaktige, men hos enkelte arter med treaktig rotkroner fortsetter denne i liknende treaktig fortykket stamme - opp til de første sidegreinene. L.esculentum og L.hirsutum har meget tykke og robuste sidegreiner. De fleste arter har toårige eller flerårige stengler om ikke frost eller tørke setter en grense for veksten.

Luckwill (1943 a) peker på at en blomsterklase ender den alminnelige tilvekst (fig. 7). Planten er således et sympodium): vekst som består i flere greiner slik utviklet at de danner en sammenhengende stengel. Han mener at et bevis for det er at det første blad over en klase har et sideskudd med meget svak vekst.

Greinbygningen hos de enkelte typer er meget ulike. Noen av de krypende formene har flere nesten ugreinete stengler. Ugreinet er også den opprette L.hirsutum. Noen kulturformer er nesten opprett (semierekt), kortstammet og sterkt greinet. L.pimpinellifolium har en slank, grasiøs stengel som forgreiner seg sterkt.

Blad. Bladene er ulikefinnete. De står i $1/3$ spiralstilling, og blomsterklasene kommer som regel i enden av en slik spiral. Hos Eriopersicon hender det imidlertid ofte at blomsterklasen kommer over hvert annet internodium istedenfor hvert tredje. I de fleste artene er småbladene av varierende størrelse. Et typisk blad består av en midtstilk som bærer 2-4 par hovedblad som kan være nesten sittende eller tydelig stilket, og et endeblad som til vanlig er større enn de andre. Endelig har en 2-4 par mindre blad som alternerer med de store, er gjerne nesten sittende. De store kan være tannete, lappete eller nesten fullstendig delte. Nettopp denne tendens til deling hos de store bladene gir kanskje et holdepunkt for hvordan de sammensatte bladene hos tomat er oppstått, nemlig at utviklingen er gått fra enkle, heile blad ved suksessive delinger til en viss stabil tilstand er nådd. Hos visse arter har bladene ved basen to støtteblad. De er morfologisk sett profyll til sideskuddene. Liknende blad kan forekomme ved basen av blomsterstilkene, og de er viktige for artsskillet innen Eriopersicon.

Hår. Alle Lycopersicon-arter er kledd med hår, men på enkelte organer kan hårene mangle eller være svakt utviklet. Ulike typer hår er gjengitt på fig. 8. En har enkle, encellede hår som er opptil 10 mm i lengde. En annen vanlig type hår er 2-3 mm lange og smalner sterkt mot enden. Mer sjelden har denne type en toppcelle som brer seg ut med 8-10 små, tynne greiner og former en stjerneformet avslutning på det tynne håret. Kjertelhår er også vanlig. Duften kan forøvrig være nokså særpreget for en tomatart. Vanskeligheten med å bruke duften som et taxonomisk kriterium er at den er så egenartet at det er vanskelig å beskrive og å assosiere med noe annet.

Blomst. Blomstene er typisk sidestilt. De er plassert motsatt et blad eller de kommer mellom 2 bladfeste. Stundom fortsetter blomsten med et vegetativt skudd. Den primitive blomsterstand er en klase som er delt flere ganger og med blad ved foten av hvert delingspunkt, som f.eks. hos L.peruvianum. Hos L.e.pimpinellifolium er blomsterstanden redusert til en enkel, bladløs klase. Det har forøvrig enkelte kulturtomatsorter. Det ser imidlertid ut til at det er en potensiell ^(også) tendens til forgreining også hos tomat med enkle klaser. Det ser en bl.a. hos L.e.pimpinellifolium. Undertiden blir klasene hos denne art forgreinete og bladrike. - Tomat har vanligvis 5-tallsblomst. Hos kultur-tomat har en 6-tallsblomst.

Begeret hos Lycopersicon er bare sammenvokset ved basen, endene er smale, lansettformete og ender i en spiss. De er gjerne hårete med kjertelhår. Hos enkelte arter står begerspissene rett ut, og hos noen få er de tydelig tilbakebøyete.

Kronen er sammenvokset, gul, til vanlig regulær og rund. Kronrøret er kort, og kronbladspissene er som regel tilbakebøyete.

Pollenbærerene er like og festet til det meget korte kronrøret, eller ved basen av kronen, om kronrøret er meget kort. De fine trådene er sjelden så meget som 1 mm lange, og stundom er pollenknappene praktisk talt sittende. De langstrakte pollenknappene danner en sylinder som omgir arret. Denne pollenknappsyylinder kan være noe ulike i størrelse og form, men er vanligvis beskrevet som flaskeformet. Hver pollenknapp består av to langstrakte pollen-sekker som slutter i en steril topp. Pollenknappene åpner seg fra toppen og nedover i splitter på innsiden. Fruktemnet er håret eller glatt med 2 eller 3 loci, hos kulturtomat ofte flere. Griffelen når opp til nærmere toppen av pollenknapp-sylindren eller kan strekke seg til inntil 2 mm over den. Arret er hodeformet eller noe avlangt.

Frukt. Alle artene av *Lycopersicon* har kjøttfulle bær med den sentrale åpning inndelt i loci med en radiær inndeling. Hos *L. esculentum* er fruktene glatte, ved modning raue eller gule. Hos de andre artene er modningsfargen grønnkvit med enkelte striper eller flekker av lavendelfarge, særlig på sol-siden. Hos de kvitfruktete artene er bærene håret i ulik utstrekning. Hos de ville artene er fruktene runde og mindre enn 3 cm i diameter. Hos kultur-tomat har en stor variasjon i størrelse, form og tall loci.

Frø. Hos *L. cheesmanii* er det vanligvis 8-10 frø i hvert bær. I de øvrige artene er middelfrøtallet langt større, hos *L. esculentum* gjerne 100 eller flere frø i frukten. Frøet er omgitt av en kappe av en gelé aktig masse. Hos *L. esculentum* og *L. e. pimpinellifolium* er frøene flate, ovale i form, tydelig håret med silkehår, særlig langs periferien, og fargen etter tørking er lys brun. Hos de kvitfruktete artene er frøet tykkere, ovalt til lansettformet i omkrets. Fargen er lys eller mørk brun. Det synes å være en viss korrelasjon mellom fruktstørrelse og frøstørrelse når en sammenlikner de ulike arter.

II. Cytogenetikk.

Cytologisk teknikk. Kromosomene hos *Lycopersicon* er relativt små, og det kreves en ganske nøyaktig fargeteknikk, skal en få gode preparat. For mitotiske studier er "oxi-chinolin-metoden" god: 4 timer før fiksering blir rot- eller skuddspisser behandlet i 0.002 mol. av denne; fiksering i 1 del konsentrert eddiksyre : 3 deler absolutt alkohol. Farging med acetoorcein eller acetokarmin. Karmin har gjennomgående gitt bedre resultater enn orcein.

Meiosis.

For meiotiske studier er flere metoder blitt foreslått. Ved de siste årenes pachyténstudier har en med stort hell brukt følgende framgangsmåte (Barton 1950):

Vanlig fiksering i konsentrert eddiksyre og absolutt alkohol i forholdet 1:3. En har funnet det ønskelig å fjerne beger- og kronblad før fiksering. Fikseringen varer i 24 til 48 timer i romtemperatur, eller i 20 min. ved 60° C. Så blir materialet (i prøveglass) skylt i destillert vatn med mange skiftinger i 10-15 min. Etterpå lar en materialet stå 15-20 min. i 4 % jernalun. Derpå igjen skylning flere ganger i destillert vatn (15-20 min.) Eddik-karmin fargeveske blir laget på vanlig måte: tilsetting av 0,5-4 g karmin i 100 cc 45-60 % eddiksyre. Preparatet overføres til et objekt-glass med en dråpe fargevæske på. En finfordeler preparatet

f.eks. med et benskaft, varmer det svakt under en spritflamme. Dekkglasset legges på, og preparatet blir spredt ut til et encellet lag ved et trykk på dekkglasset. Om en starter med for sterk farging og farger av med 45 % eddiksyre mens preparatet ennå er varmt, har en fått den beste virkning.

Etter forfatterens oppfatning er det vanskelig å finne første metafase i friske, rasktvoksende planter. En får inntrykk av at 1. og 2. metafase følger raskt på hverandre. Det en får lettest, er forstadier som zygotën og pachytën. Det beste resultat har en oppnådd ved å ta materialet meget tidlig om morgenen, og å sørge for at det er en viss gradering i størrelsen. En har også fått godt resultat med fiksering i 1 del konsentrert eddiksyre med mettet oppløsning av jernacetat og 3 deler absolutt alkohol. Fikseringstider fra 12 til 72 timer har gitt like bra resultat, og før farging behandling med følgende oppløsning i 20 min.: 5 deler 45 % eddiksyre, 3 deler 1 % formalin (1 % av 40 % mettet formaldehyd), 2 deler 45 % eddiksyre med mettet oppløsning av jernacetat. Fargingen skjer på objektglasset med mettet oppløsning av karmin i 45 % eddiksyre. Ellers har framgangsmåten vært som beskrevet foran.

Det somatiske kromosomtall i tomat ble først bestemt av Winkler (1909), som gjorde kjent at det haploide tallet var 12. Ifølge Luckwill (1943a) er det samme tallet funnet for alle Lycopersiconarter. Stabiliteten i kromosomtall er ganske forbausende når en tar omsyn til hvor lett en kan få fram polyploider på kunstig måte. Selv om det synes å være riktig at polyploider av Lycopersicon er mindre livskraftige enn diploider i forskjellig henseende, i det minste når det gjelder det umiddelbare produkt etter endring av kromosomtallet, er det konsekvente diploide tallet til de ville arter en pekepinn om at slekten er etter måten ung.

De somatiske kromosomene i Lycopersicon er temmelig små, varierende fra 1,5 til $\frac{3}{4}$ i lengde. P.g.a. størrelsen er det ikke lett å skille de ulike kromosomene når en unntar nucleolus-kromosomparet. De kan bli identifisert ved den sekundære innsnøring og satellitten:

Pachytënstudier.

Som i mange organismer er pachytënkromosomene et langt bedre materiale til å identifisere de enkelte kromosomer. Dette ble først gjort av Lesley og Lesley (1935). Brown (1949) foretok en mye mer detaljert studie av pachytënkromosomene. Kromosomene er på dette stadium delt i regioner som skiller seg i diameter og evne til farging. Dertil synes de ulike regioner å vise ulik opptreden under meiosis med omsyn til paring, lokalisering av

chiasmata og kontraksjon.- Kromosomarmene er delt i to partier. Partiet som er nærmest centromeren, er relativt bredere og farges meget dypt med acetokarmin. P.g.a. sin evne til å farges blir denne sonen kalt den kromatiske sonen. Den andre delen av kromosomene, den akromatiske sonen, er smalere. De akromatiske delene er i blant så svakt farget at det i mange tilfelle er vanskelig å skille dem fra det omliggende cytoplasma. Alle tomatkromosomene har en akromatisk del som dekker minst halvparten av lengden. Det kromatiske parti er av enkelte forskere kalt heterokromatin, det akromatiske for eukromatin. Heitz (1929) definerte heterokromatin som det kromosommateriale som beholdt metafase^estadiets evne til farging lenger under telofase og fikk det tidligere under profase enn resten av komplementet.

De ulike kromatiske soner viser en differensiert opptreden under kvileperioden: noen synes å miste farge, andre klumper seg sammen for å danne et kromo-sentrum. De kromatiske soner har et meget distinkt mønster av tydelige kromomerer, mens det akromatiske område har meget små kromomerer som det er vanskelig å observere. Overgangen mellom det kromatiske og akromatiske område er meget brå. Det akromatiske område ender i små, men tydelige "knobs", eller om en vil, telokromomerer. I sitt pachytën-mønster synes tomatkromosomene nærmest å korrespondere med kromosomene i Agapanthus. Centromeren minner om maisens i det den er avlang og har en akromatisk struktur.

Det kromosom som særmerker seg mest i pachytën, er det som organiserer nucleolus. Det nucleolus-dannende kromosom har en kort arm som er fullstendig kromatisk og en lang arm som består av en kromatisk sone, og en meget lang terminal akromatisk sone. I somatiske delinger ser en at dette kromosom er klart skilt fra resten av kromosomene og danner en liten satellitt. Regionen som er forbundet med nucleolus, kan bli identifisert fordi resten av kromosomene er trengt bort fra nucleolen. Forøvrig har en konstatert at lengden av satellitten varierer (M.M.Lesley 1938).

Chiasmata.

Når det gjelder paringen i zygotën, er den så egenartet at en må forklare den ut fra en ulik opptreden av den kromatiske og den akromatiske regionen. Centromerene viser en slags differensiert opptreden. Centromerene av de ikke homologe kromosomer ble ofte funnet å henge i hop eller ligge opp på hverandre i pachytën, men ikke i seinere stadier.

En har observert paring av centromerene før den tilstøtende kromatiske sone. Derimot synes centromerparingen å være synkronisert med paringen av den akromatiske sone og er fullstendig forsvunnet ved tidlig diakineses.

Brown fant 1,33 chiasmata pr. bivalent, og terminalisasjonskoeffisient var 0,70. I den lange arm hos den nucleolusorganiserende kromosom var bare 30 % av chiasmata terminalisert.

Gottschalk (1951 a, 1951 b, 1951 c) har belyst meiosen hos *Lycopersicon* fra ulike sider. For å identifisere de ulike pachyténkromosomer brukte han følgende hjelpemidler: Kromosomlengden, kromosomenes symmetriforhold, centromerens plass, antall makrokromomerer i heterokromatin (tilsvarende den kromatiske delen etter Browns nomenklatur). Gottschalk fant at kromosomlengden og symmetriforholdet samt tall makrokromomerer kan variere vesentlig. Dette gjør det vanskelig å identifisere de enkelte kromosomer. En viss variasjon vil det nødvendigvis oppstå ved framstilling av squash-preparater. Men variasjonen kan ha sin årsak i at spiraleringen av kromosomene i de tidligere meiotiske stadier ikke blir styrt sentralt, men at kromosomene har et visst selvstyre når det gjelder spiralisasjonshastigheten.

Den individuelle kromosomvariasjon er et interessant kapittel hos tomat. Lesley og Lesley (1935) og Lesley (1938) pekte først på dette med henblikk på SAT-kromosomet. Dette ble ennå mer utdypet i Gottschalks avhandling av 1954. Av 19 sorter som ble gransket, var det ingen som stemte overens når det gjaldt strukturen til kromosom 2. Det var variasjoner med omsyn til satellittlengde og til den sekundære innsnøring, også i tall og fordeling av kromomerene. Selv innen én sort, Mikado, varierte satellitten tydelig i lengde. Ennå mer uventet var en tydelig variasjon mellom celler av det samme PMC-vev. Det viser at lengden av pachyténkromosomene ikke er noen god karakteristikk. Ikke desto mindre har en adoptert mais-systemet og ordnet kromosomene etter lengden på pachyténstadiet (Barton, 1950). Det lengste kromosom er nr. 1, og det nest lengste nr. 2 osv.

Gottschalk (1951 a) induserte kromosommutasjoner ved hjelp av røntgenstråler, og han studerte de nye pachyténkonfigurasjoner. Det viste seg at det bare var kvantitative forskjeller i virkningen av røntgenstråler på den premeiotiske kvilekjerner sammenliknet med effekten på pachyténstadiet. Virkningen er kjennetegnet ved en rekke bruforbindelser i de restituerende kjerner, frekvensen av bruer er større i heterokromatin-regionen enn i eukromatinet. Gottschalk undersøkte også virkningen av etyluretan og aluminiumklorid på pachyténstadiet. Det viste seg at centromerområdet

hadde en høg følsomhet overfor de brukte kjemikalier. En fant forøvrig en vidtgående overensstemmelse mellom virkningen av røntgen og kjemikalier. Mutasjonseffekten av kjemikaliene overstiger mange ganger virkningen av en røntgendose på 500^r (effekten av AlCl₃ har et videre perspektiv da Al er et sporelement hos planter og fins overalt på jordoverflaten. En kan ikke utelukke at Al-forbindelser som blir opptatt i plantene, har samband med utløsning av spontane mutasjoner.)

Lokalisert chiasmata i differensierte kromosomer.

Barton (1951) har søkt å lokalisere chiasmaformasjon og crossing over. Han trakk sine slutninger fra et materiale hvor han hadde oppnådd resiprok translokasjon mellom kromosom nr. 2 og nr. 12, og hvor ingen chiasmata ble funnet i prometafase i den fullstendig kromatiske korte armen til nr. 2. - I diakinesis ble det ikke observert chiasmata i det kromatiske område hverken av den lange eller den korte armen til kromosom 1. Ved studiet av planter som var heterozygote for lang og kort satellitt, fant han til tross for et meget stort materiale at ingen crossing over hadde funnet sted i den fullstendig kromatiske korte armen til nucleolarkromosomet. Etter dette skulle en kunne slutte at genene for denne koplingsgruppe er lokalisert i den lange arm.

Om denne differensiering mellom den kromatiske og akromatiske delen av kromosomet er et generelt fenomen, betyr dette at det er områder av alle kromosomer hvor det ikke kan skje noen utveksling av arveanlegg. Dette område kan dreie seg om ca. 30 % av den samlede kromosomlengden. Derav følger kanskje også at blokker med arvemateriale blir ført fra generasjon til generasjon uten rekombinasjon innen seg sjøl, og den mulige variasjonen som oppstår, er bare gjennom mutasjon. Imidlertid kjenner en ikke den eksakte plasering av noen av genene, og en kan derfor ikke trekke noen sikker slutning av rekkevidden av den differensierte chiasma.

Trisomer.

På samme måten som i Datura (Belling og Blakeslee, 1924), har en i Lycopersicon esculentum fått fram en serie trisomer. Rick og Barton (1952) har framstilt trisomer som lett kunne bli klassifisert i 12 grupper morfologisk. Ved pachyténstudier kunne en med sikkerhet fastslå at det var 11 primære trisomer, mens det 12. ikke kunne bli bestemt med sikkerhet. En går som regel ut fra triploider ved framstilling av trisomer. I Ricks og Bartons

materiale var de ulike trisomer funnet i avkommet til en triploid av sorten San Marzano. 45,2 % av avkommet (av 546 pl.) hadde ét ekstrakromosom ifølge rotspisstelling. J.W.Lesley (1928) har vist at i avkommet etter kryssingen triploid x diploid fordelte kromosomtallene seg fra 24 til 27 med den høyeste frekvens ved 25 kromosomer. Den omvendte kryssing, diploid x triploid ga to planter som var diploide. Lesley viste at i PMC i en enkel trisomisk plante er det uparete kromosom ikke konstant i sin opptreden. I diakinesis kan det danne en trivalent eller ligge separert. Det blir ofte hengende etter i den første anafase. Både i første og annen meiotiske deling kan det deles eller det blir utsortert p.g.a. sin spesielle opptreden i delingscyklusen. Trisomer forekommer mer sjelden i ellers normalt diploid materiale. Trisomer vil bli nærmere diskutert som et hjelpemiddel for kromosomkartlegging. Tetrasom ($2n + 2$) er også levedyktig.

Ulike genoms

Haploider. Til tross for at tomatslekten viser en stor konstans når det gjelder kromosomtallet, opptrer det ikke så sjelden i kultur typer med tall genomer ulikt fra det normale tall 2. Lindström og Koos (1931) har analysert effekten av en kvantitativ auking av genomer gjennom å sammenlikne en haploid med et diploide og tetraploide avkom oppstått av denne haploid. I et seinere arbeid har Lindström (1941) vist at haploiden viser en forbausende stabilitet. Etter 14 års vegetativ formering oppsto det ingen diploide sektorer som førte til fertilitet. Bare en somatisk mutant ble observert. Denne førte til et visst inntrykk av planten.

Tetraploider. Lindström forsøkte i sitt tetraploide materiale som skulle være genetisk konstant, å gjøre et utvalg mot auket fertilitet. Lindström behandler resultatet av utvalget i 8 generasjoner med henblikk på auket fertilitet hos tetraploiden. Det opprinnelige $4n$ materialet hadde en meget svak fertilitet i sammenlikning med den diploide foreldreplante. Den diploide hadde 40-80 frø pr. frukt, mens den autotetraploide bare hadde 10. Fruktsettingen var også sparsom. Mens den diploide hadde 4-7 frukt pr. klase, satte den tetraploide mer sporadisk 1 og 2. Etter utvalg i 8 generasjoner fikk en ikke noe holdepunkt for auking i fertilitet i genetisk rein autotetraploid. En cytologisk bakgrunn for den dårlige fertilitet er at en rein autotetraploid vil ha den mest utpregete tendens til kvadrivalent formasjon, og en usymmetrisk fordeling av kromosomene i meiosis.

Etter de erfaringer en har høstet hittil, synes tetraploider å ha mindre ønskelige egenskaper fra et økonomisk synspunkt. Plantene bærer seinere, og fruktene er små. Totalavlinga er låg. En mulig fordel er at de kanskje holder seg friskere utover høsten. Systematisk gransking over hvilke potensielle muligheter tetraploider har i økonomisk kultur, synes ikke å være utført.

De opprinnelige såkalte råtetraploider kan være langt mindre yterike enn de som kan oppstå ved høvelig kryssing og påfølgende seleksjon.

Triploider. En viss frekvens triploider synes også å være vanlig i ellers diploide sorter. Ved en undersøkelse forfatteren gjorde i sorten Dansk eksport med henblikk på å undersøke årsaken til manglende fertilitet hos visse planter, viste det seg at 6 av det totale tall 6834 var triploide (dvs. ca. 1.1 %) etter rotspisstelling. Triploidene utmerket seg ved en kraftigere vekst, mer kjøttfulle blad, en voksgul farge på blomstene som er noe større enn hos diploide.

Cytogenetikk.

I cytogenetikken prøver en å kople de genetiske informasjoner med den materielle cytologiske bakgrunn. Det kan være av stor hjelp i et foredlingsprogram å kjenne den cytologiske basis både for de egenskaper en forsøker å ta vare på og de en forsøker å eliminere. Dertil har de cytogenetiske granskinger i tomat også vært av stor verdi for den teoretiske forståelse av gennatur og genavstand. Tomat er en av de organismer som er best gransket. I den siste oversikt av Tomato Genetics Cooperative (1959) er 75 gener plassert i ulike koplingsgrupper. En del av disse er fastlagt bare ved to-punkts eller ved trisomisk utspalting. Av koplingskartet går det fram at genene synes å være noe ujamnt fordelt på de ulike koplingsgruppene, men det er sannsynlig at dette er mer en tilfeldighet enn et uttrykk for sikker skilnad mellom kromosomene. (Se s. IX.)

Fastlegging av koplingsgrupper.

Ved fastlegging av genplasing bruker en "markerstocks", genfamilier, hvor en god del gener er akkumulert. I hver familie kan en ha merkegener for f.eks. to koplingsgrupper. På grunnlag av utspaltingen i F_2 kan en ved to-punkts eller tre-punkts prøve fastlegge genets plasing.

For fastsetting av de nye koplingsgrupper og for utvidelse av de eldre har en god hjelp i trisomer ($2n + 1$). Hvert enkelt trisom har spesielle karaktertrekk som kan gi opplysning om hvilken koplingsgruppe det ekstra kromosom representerer.

La oss si at vi har funnet en monofaktoriell resessiv mutant. Denne blir kryssset med et trisom for det kromosom vi tror den hører til. Om det holder stikk, vil utspaltingen i F_2 for denne mutant bli avvikende fra 3:1 med et stort overskudd av den dominante typen. Skal en få greie på genplasingen innen koplingsgruppen, må en fortsette med koplingsstudier i det diploide materiale.

Artsspørsmålet i cytogenetisk belysning.

Tidligere er beskrevet de to underslektene innen *Lycopersicon*. Ifølge MacArthur og Chiasson (1947) er det på grunnlag av fertilitetsforhold naturlig å dele *Lycopersicon* i tre grupper:

1. *L.esculentum* og *L.e.pimpinellifolium*.
2. *L.peruvianum* og *L.cheesmanii*.
3. *L.hirsutum*.

Mellom *L.esculentum* og *L.e.pimpinellifolium* kan kryssingene bli utført med den største letthet. Både når det gjelder enkle arvekarakterer og kvantitative karakterer, stemmer kryssingsresultatet med det en kan vente mellom varieteter innen en art.

En har imidlertid fått fram hybrider av arter fra ulike grupper. Her har en ofte det fenomen at kryssingen er mulig bare den ene veg, således har en ikke oppnådd resiproke kombinasjoner av følgende:

L.esc. x *L.peruv.*

L.esc. x *L.hirs.*

En liknende begrensning gjelder også F_1 -hybridene hvor *L.esc.* er med. De kan f.eks. krysses med *L.esc.* når denne er hanplante,

Årsaken til de barrierer som eksisterer, er som tidligere nevnt sannsynligvis av genetisk natur. Det synes ikke å være noen kromosomstrukturelle skilnader. Det er en meget regulær paring i F_1 diploid. Den framtreddende sterilitet en får i F_1 tetraploid og den hyppige multivalentdanningen understreker en forbausende kromosomlikhet som ikke korresponderer med de store fenotypiske forskjeller. De interspesifikke hybrider med det dobbelte kromosomtall har de karakteristiske defektene til autotetraploider eller amfidiploider mellom

arter som har generelt homologe kromosomer. Det ligger derfor nær å klas-
sifisere steriliteten haplontisk eller genetisk. Dvergvekst, mangel på anto-
cyan, potetblad er recessive i interspesifikk kryssing som i intraspesifikk.
En får inntrykk av at dominansen hos hirsutum-allelene mer er en primær
egenskap enn en sekundær bygd opp av modifierende gener. En annen vanskelig-
het som melder seg når en har med underslekten *Eriopersicon*, er den utpregete
sjølinkompatibilitet i denne gruppen. Denne egenskap blir ført over til
hybrider med *L. esculentum* som en dominant egenskap. (Rick og Butler, 1956).

Genetikk.

Nomenklatur.

Med den sterkt aukende aktivitet innenfor tomatgenetikken er det viktig å leg-
ge grunnen for en fast, ensartet nomenklatur. "Tomato Genetics Cooperative"
har stukket opp retningslinjer for en standardnomenklatur, Barton et al, (1955).
En vil nevne et utdrag av de foreslåtte regler.

1. Mutantgenet skal gis et mutantsymbol. Mutantnavnet skal være et adjektiv
eller substantiv eller en kombinasjon av begge og skal gi en diagnostisk be-
skrivelse av mutantgenets fenotype. Initialbokstavene for symbolet skal være
de samme som for navnet. (En har imidlertid ikke funnet grunn til å endre
symbolene c, r, s og y selv om disse skriver seg fra de normale karakterer
(villtypen). Grunnen til disse unntak er at disse gensymbol har vært i almin-
nelig bruk i over 40 år.)

Når en mener at en har oppdaget et nytt gen som kan karakteriseres fenotypisk,
skal oppdageren velge et høvelig navn og symbol. Symbol som er i bruk, skal
aldri med vitende bli brukt for nye karakterer.

2. Om den nye karakter er en "villtype" eller ikke, blir alltid sett i for-
hold til karakterene hos en standardsort. Sorten Marglobe er foreslått som
standard. Bortsett fra visse fruktgenskaper vil f.eks. sorten Potentat også
kunne representere normaltypen (villtypen).

Er en mutant dominant i forhold til normalen, er første bokstav i symbolet
stor bokstav, eksempel: Wooly har symbolet Wo. For en recessiv mutant begyn-
ner symbolet med en liten bokstav, eks. selfpruning har symbolet sp. Det
normale allel til mutantgenet blir betegnet med mutantgensymbolet og merket
"+", eks. Wo⁺ og sp⁺. Er det heilt klart i teksten hvilket normalallel det
gjelder, kan det forenklet betegnes "+".

Blir flere alleler kjent for samme locus, gir en hver enkelt en særskilt betegnelse, f.eks. i d-locus har en d ("Dwarf"), d^x ("extreme dwarf") og d⁺ (normal). Kommer det fram et dominant allel til en recessiv mutant, gir en denne merket D, f.eks. sp^D.

3. Nye mutanter som fenotypisk ikke kan bli atskilt fra tidligere beskrevet mutant, bør beholde navnet og symbolet til den sistnevnte. Eksempel på dette har en i de hansterile mutanter.

4. Translokasjoner er betegnet med T. En tilføyer også mellom hvilke kromosomer translokasjonen har funnet sted. En skiller mellom ulike translokasjoner som berører de samme kromosomer, f.eks. T(1-2)a og T(1-2)b betegner to ulike translokasjoner som berører kromosomene 1 og 2. En tilsvarende betegnelse blir brukt for inversjoner. In(1)a og In(1)b betegner to ulike inversjoner i kromosom 1. "Deficiencies" blir på samme måten betegnet med Df. Primære trisomer blir betegnet etter det ekstra kromosom som er til stede. Således er triplo 1 en primær trisom av kromosom 1.

En alfabetisk liste over arvekarakterer.

Rick og Butler (1956) beskriver 118 gener. De presenterer genene i grupper etter den delen av planten de virker mest iøyenfallende inn på.

1. Gener som virker inn på frøbladkarakterer.
2. Gener som virker inn på vekst.
3. Gener som virker inn på blomstring og klasedanning.
4. Gener som virker inn på fruktkarakterer.
5. Gener som virker inn på sjukdomsresistens.

For den som ønsker en fullstendig oversikt, viser en til dette arbeid. - Av særlig genetisk eksperimentell interesse er karakterer som gjør seg gjeldende på frøbladstadiet eller straks planten har fått de første varige blad, fordi en her kan studere et meget stort materiale på et lite areal og i løpet av kortere tid enn f.eks. når det gjelder blomst- og fruktkarakterer. Om en arbeider med frøbladkarakterer som er sterkt koplet til økonomisk viktige karakterer, f.eks. sjukdomsresistens, kan en viktig del av utvalgsarbeidet allerede bli gjort på frøbladstadiet. Både for å etablere nye koplingsforhold og som undervisningsmateriale ligger bruk av frøbladkarakterer godt til rette. Ved høvelig bruk av frøbladkarakterer (f.eks. anthocyaninless) hos mor-materialet ved framstilling av F₁-hybrider kan en lett få en indeks for forurensinger.

Her gjengis en alfabetisk liste over mer alminnelige arvekarakterer i tomat (utarbeidet i første rekke på grunnlag av oversikten til Rick og Butler (1956)).

a - ^x(anthocyaninless) - stamme og blad er grønne uten antocyanin. Homozygotisk aa-plante har ikke purpur pigment i noen del av planten. I a⁺-planter er pigmentmengden omvendt proporsjonal med veksthastigheten til planten, og bestemmelsen er best å gjøre når plantene ikke vokser for raskt. Koplingsgruppe V. ^{xx})

ad - (Alternaria-defected) - adad-planter er resistent mot Alternaria solani.

ag - (anthocyanin gainer) - antocyanin synes seg bare på frøbladene og undersiden av bladene mens veksten er svak. Kromosom 10, koplingsgruppe VII.

al - (anthocyanin looser) - i alal-planter er stammen purpur når plantene spirer opp fra jorden, men 10 dager til 3 uker seinere forsvinner purpurfargen, og det blir tilbake bare noen purpurflekker i det grønne plantevev. Til slutt blir stammen heilt grønn unntatt ved basen av hypocotylen som undertiden forblir purpur. Kromosom 8.

an - (anantha) - blomstene er sterkt modifisert. S sammensatt blomsterstand. Minner sterkt om ca.

ap - (apetalous flowers) - liten blomsterkrone, eller fullstendig manglende. Pollenproduksjonen sterkt tilbakesatt og pollenet ikke funksjonsdyktig.

as₁ - (asynaptic meiosis) - homologe kromosomer går ikke sammen under meiosis, mutanter har fremtredende pollen- og ovulsterilitet.

as₂ - som foregående.

as₃ - som foregående.

as₄ - som foregående.

as₅ - som foregående.

at - (apricot) - aprikos- eller gulrau kjøttfarge.

aw - (without anthocyanin) - grønn stengel. Kromosom 2.

x) Bokstavene som er brukt til mutantsymboler, er understreket.

xx) For de gener en med sikkerhet kjenner koplingsstilhøve til, er dette oppført, arabiske tall for kromosom, romertall for koplingsgruppe. Se genkart s. IX.

B - virker inn på pigmenteringen av fruktkjøttet, fører til fargeovergangen rau-oransje. Ved rr- eller tt-bakgrunn virker ikke B. Fruktene på B-plantene er karakterisert ved høgt innhold av β -karotin og lågt lycopininnhold.

bk - (beaked fruit) - planter av genotypen bkbk har frukt med en nebbliknende utvekst i griffelenden. Nebbet er sterkest utviklet hos planter med pæreformet frukt. Kromosom 2, koplingsgruppe I.

br - (brachytic) - plantene har kortere internodier enn normale planter. Seks uker gamle brbr-planter er bare halvparten så høge som br⁺-planter. De har også mer utbredt vekst. Den karakteren kom fra sorten Rouge Naine Native. Kromosom 1, koplingsgruppe III.

bu (bushy) - bubu-planter er lik brbr-planter, men har mer utbredt vekst med småbladene spredt lengre fra hverandre på stilken. Kromosom 8.

c - (cut-leaf) - en variant karakterisert med om lag fullstendig heile blad: potetblad. Sorten Immun Prior Beta II har f.eks. denne bladtype. Kromosom 6, koplingsgruppe IV.

ca - (cauliflower) - sterk forgreining av blomsterklasen, steril. Beskrevet av Paddock og Alexander (1952) som en enkel resessiv gen. Forfatteren har selv fått tilsvarende mutasjon i sorten Ailsa Craig.

cb - (cabbage) - planter med store, mørke grønne, kompakte blad, har færre blomster enn vanlig. Kromosom 1, koplingsgruppe III.

Cf₁ (Cfsc) - (Cladosporium fulvum resistance) - den dominante allel gir immunitet mot fløyelsflekk som forårsakes av rasene 1 og 3 av Cladosporium fulvum. Kromosom 1, koplingsgr. III.

Cf₂ (Cfp₁) - (Cladosporium fulvum resistance) - den dominante allel gir resistens mot fysiologiske raser 1, 2, 3 og 4 av Cladosporium fulvum. Kromosom 6, koplingsgr. IV.

Cf₃ (Cfp₂) - (Cladosporium fulvum resistance) - gir resistens mot de fysiologiske raser 1-4 av Cladosporium fulvum. Skiller seg fra Cf₂ i at de angrepne blad blir klorotisk og flekkene blir like på begge sider av bladet. Resistens ikke fullstendig dominant. Koplingsgruppe V.

d - (dwarf) - homozygotisk dd-plante har kortere hypocotyl og bredere kotelon enn vanlig. Internodieavstanden er mindre, stammen er kortere og

tykkere, og småbladene mer sittende og rugosaliknende, mørk grønn farge. Sorten Puck har denne d-gen. Flere russiske sorter har også denne d-gen. Kromosom 1, koplingsgr. II.

d^X - (extreme dwarf) - denne mutant er lik d, men dvergveksten er mer utpreget. Er resessiv både til normal vekst og til d. Bladene har en mørkere grønn farge og er mer sammenkrøllet enn hos d-planter. Kryssingsresultatene har synt at d^X er en rein allel til d. Kromosom 1, koplingsgr. II.

dl - (dialytic) - blomstene til dl er karakterisert ved at pollenknappene ikke er sammenvokset i pollenknappsynderen. Enden på pollenknappene står vanligvis litt fra hverandre, og ved et lett trykk sprer pollenknappene seg raskt utover. Dette genet ble først oppdaget i sorten San Marzano. Om en ikke foretar kunstig pollinering, er fruktsettingen meget tilbakesatt. Epidermale hår mindre og redusert i antall. Karakteren kan bli bestemt på frøplanter på 2-3-bladstadiet ved at de lange og middels lange hår er kortere, mer bøyet og greinet enn vanlig. Grunnen til at pollenknappene sprer seg fra hverandre er at de hår som vanligvis holder dem sammen, er borte. Kromosom 8, koplingsgruppe VI.

dm - (dwarf modifier) - en karakter som bare gjør seg gjeldende i samband med d i form av en forsterkning av dvergkarakteren, men fører ikke til så sterk dvergvekst som d^X . Denne karakter opptrer hos sorten Burbank. Koplingsgruppe IX.

dv - (dwarf virescent) - lys grønn nær vekstpunktet, men får etterhånden normal grønn farge. Veksten tilbakesatt. Kromosom 2, koplingsgruppe I.

e - (entire leaf) - det første varige blad udelt, men sagtakket i motsetning til c. Utvokste blad har mindre antall sideblad enn vanlig, en viss kontraksjon i bladene som viser seg i form av at bladsegmentene sitter tettere enn vanlig og en krølling av hovedbladnerven. Koplingsgruppe XI.

el - (elongation of the fruit) - langstrakt frukt. Denne karakter er funnet i sortene Beefheart og Oxheart. Den blir nedarvet resessivt i visse kryssinger. Genotypen f⁺-el⁺el er vanligvis plommeformet, mens ffe⁺el⁺el-frukt er hjerteformet.

ex - (exerted stigma) - griffelen stikker 1-5 mm opp av pollenknappsynderen eller den krøller seg inne i den. Fruktsettingen er satt sterkt tilbake.

f - (fasciated) - ff fører til auking av tall loci og deformering av frukten, som ofte får et flatt, uformelig boksehanskeutseende. Modifiserende gener synes virke inn på effekten av denne karakter, slik at en ikke alltid får en klar utspalting. Faskiasjonen fører også til at kronen og begeret får flere segment enn vanlig. Koplingsgruppe V.

fl - (fleshy calyx) - planter med denn karakter har tykke, kjøttfulle begerblad. Er særlig tydelig på modne tomater. Begerbladene sterkt tilbakebøyet.

g - (grooved fruits) - frukt dypt furet.

gq - (grotesque) - misdannet frukt, ofte med nesten atskilte sidedannelser.

gs - (green stripes) - grønne striper på umoden frukt, gulaktige på moden frukt.

H - (hairs absent) - mangler de to lengste typene hår (se s. IV) unntatt på hypocotyl og nær vekstpunktet. H syner vanligvis ufullstendig dominans i det HH^+ har intermedier behåring. Utspaltingen i F_2 er således 1 : 2 : 1. Men genetisk bakgrunn spiller sterkt inn spesielt når det gjelder den intermediare typen. Kromosom 10, koplingsgr. VII.

hl - (hairless) - hlhl-planter har absolutt ikke hår så nær som kjertelhår som mangler kloroplast som ellers er til stede. Disse gir et kvitt, knudret utseende. Plantene er svake og blir lett brukket av. Er lett å oppdage på et tidlig tidspunkt fordi også hypocotylen er glatt. Koplingsgr. V.

I - (immunity to Fusarium wilt) - immun mot fysiologisk rase nr. 1 av Fusarium oxysporum f. lycopersici. Dominant I-allel kom fra et materiale hvor L.e.pimpinellifolium var en integrerende del. Koplingsgr. V.

j - (jointless) - blomsterstilkene mangler kambiumskiktet i fruktstilken. Når en plukker frukt på jj-planter, blir begeret tilbake på planten. jj-karakteren korrelerer med bladskudd i blomsterklasen. Dette synes å være en pleiotropisk effekt av samme gen (Rick & Sawant (1956)). Koplingsgr. V.

l - (lutescent) - ll har vekstpunkt og nye blad som er normalt grønne, men de blir gradvis fulgrønne etter hvert og faller av plantene på et relativt tidlig stadium. l_1 - kromosom 8, koplingsgruppe VI. l_2 -kromosom 10, koplingsgr. VII.

lc - (loculi few) - denne karakter synes å kontrollere torummethet, som pæreformet tomat og italiensk pastatomat har. Kromosom 2, koplingsgr. I.

m - (mottled leaves) - en av MacArthurs røntgenmutanter som har frøblad og blad med varierende bladfarge, avlange, gulgrønne sektorer. Overfladisk ser den ut som en mosaikk og nedarves som en enkel recessiv. Kromosom 2, koplingsgr. I.

mc - (macroclyx) - planter som er homozygotiske for mc, har begerblad som er bladliknende og forsterret opp til 6 ganger det normale blad. Kromosom 7, (se fig. 17).

M - modifierende gen for fruktfarge. Accessoriske gener M₁₋₄ kan modifierere fargen hos rau og oransje frukt.

ms_n - (malesterility) - hansterilitet. Hittil er 18 ulike hansterile karakterer beskrevet. Ved klassifiseringen er disse gitt betegnelsen ms₁ - ms₁₈. Mange har stor praktisk interesse ved fremstilling av F₁-hybrider. (Se fig. 18.)

mt - (midget tomato) - lilleputt-tomat. Denne tomattype har mange sideskudd og meget små blad og blomster. Denne heksekostmutant skyldes en enkel resessiv faktor med meget liten livskraft. En vet derfor ikke med sikkerhet hvordan nedarvingsforholdene er. Muligens den samme som vi har kalt miniature hos Dansk eksport. (Se fig. 15 og 18.)

n (nt) - (nipple tips) - utvekst i griffelenden av frukten. Utveksten ikke så særpreget som når den er forårsaket av genet bk. Kromosom 7, koplingsgr. X.

nc - (narrow cotyledon) - denne karakter, smale frøblad, framkom i et røntgenmateriale. Den er karakterisert ved frøblad som bare er halvt så breie som normale, mens lengden er om lag normal. Slike frøplanter gror som regel mer sakte enn normale planter. Koplingsgr. X.

ne - (necrotic) - plantene viser en progressiv "break down" og ødeleggelse av plantevevet. Omfanget av skaden er sterkt avhengig av vekstmiljøet. I sterkt sollys kan plantene fullstendig "brennes" opp unntatt nær vekstpunktet. Denne karakter viser seg bare når plantene har arvekarakteren Cf₂ (resistens mot visse raser av *Cladosporium fulvum*, se s. 41). En har ikke noe klart bilde av hvordan Cf₂ og ne samvirker, men en noenlunde plausibel forklaring er at det eksisterer et mishøve mellom genkomplekset fra *L. esculentum* og Cf₂ når

ne er til stede. Kromosom 2, koplingsgr. I.

O - (ovate) - egg- eller pæreformet frukt. Ufullstendig dominant nedarving. Kromosom 2, koplingsgr. I.

O^{ob} - (oblate) - flatrund frukt, nedarves som en ufullstendig dominant karakter.

O¹ - (oval) - oval fruktform. Denne karakter er alltid knyttet til et lågt tall fruktrom. Er en allel til O. Kromosom 2, koplingsgr. I.

p - (pubescent or peach fruits) - fruktskinnet er håret og bladene dekket med en gråblå dogg. Kromosom 2, koplingsgr. I.

pe - (sticky peel) - tomat med denne karakter har fruktepidermis som er kutinsert på en spesiell måte og er nesten hårløs slik at frukten føles klebrig å ta på. pepe er også korrelert med en bestemt smak. Epidermiscellene har bunter av raue krystaller. Planter med "sticky-peel" har lysere grønne blad enn vanlig og meget hårete stammer. Kromosom 10, koplingsgr. VII.

pi - (pistillate) - bare rudimenter av pollenknappene til stede. Ikke noe pollen blir dannet, også fremtredende oval-sterilitet.

pr - (propellor) - røntgenindusert mutant med frøblad som er meget større enn vanlig, og vedvarende. Hovedvekstpunktet (plumule) er satt tilbake eller stanser heilt i veksten. Fertiliteten er dårlig.

r - (yellow flesh) - gul kjøttfarge, fordi syntesen av lykopen er hemmet. Blomsterkronen til rr-planter er også noe lysere farget som muliggjør klas-eifisering under blomstring. Kromosom 3, koplingsgr. II.

rc - (rolled cotyledons) - indusert mutasjon som fører til oppoverrullede frøblad. De varige bladene vender nedover og vokser sakte.

ri - (ridget) - ujævn bladoverflate. Bladflaten noe redusert i størrelse. Veksthastighet og fertilitet noe redusert.

s - (simple inflorescence) - også her har normal karakteren, enkel blomsterstand, gitt mutanten navn. Hos planter med karakteren ss blir stilkene meget forgreinet så det ofte er så mange som 80 blomster på en enkelt klase. En blomsterklase for hvert sjette internodium istedenfor hvert tredje som for vanlige sorter. Blomsterklasene har en tendens til å vokse sammen med hovedstammen. Kromosom 2, koplingsgr. I.

sp - (selfpruning) - spsp kan føre til to typer planter med sjølstoppende vekst. Det er ikke kjent om disse ulikheter er et resultat av multiple alleler eller modifierende gener. Den ene typen har en blomsterklase i skuddenden, og ny vekst kommer fra sideskuddene. Noen ganger består de nye skudd i bare en blomsterklase og ingen blad. Det kan være ett eller to blad mellom klasene. I den andre typen holder stammetilveksten fram, men blomsterklaser kommer som regel på hvert internodium istedenfor fra hvert tredje. Når det gjelder den normale karakter, tre internodier mellom blomsterklasene, er det et ganske konstant forhold, men det er en viss sorts- og miljøvariasjon. Kromosom 6, koplingsgruppe IV.

st - (sterile) - plantene er sterkt tilbakesatt i veksten og får en purpurfarge. Indusert ved radiumstråler.

t (tangerine) - tt i nærvær av R gir en rik oransje farge. Konstitusjonen rrtt gir her lys oransje farge. (Se forøvrig om fruktfarge s. 35.) Kromosom 10, koplingsgr. VII.

TR_1 - (resistance to Phytophthora infestans) - resistent mot den patogeniske rase $O(T_0)$. Angripes av patogenisk rase $1(T_1)$. Det er også funnet resistens med en annen arvelig bakgrunn, men arveprinsippet har vært vanskelig å formulere klart.

tf (ct) - (trifoliolate) - bladene har vanligvis bare tre segment på en lang stilk. tf virker inn på andre egenskaper. Internodiene er korte, greinene få. Plantene har en stiv, opprett vekst, fertiliteten er sterkt tilbakesatt. Er koplet med karakteren Fw_1 (furrowed), som fører til tykke, mørk grønne, sterkt furete frøblad.

u (uniform fruits) - uu mangler den mørkegrønne kappe som en finner hos de fleste sorter i Norden. Den mørkegrønne kappe modner som regel seinere enn den øvrige del av frukten, derfor er uu-frukt også kalt "uniform ripening". Det fører med seg at "uniform fruit" ofte blir plukket på et tidligere tidspunkt enn de med grønn kappe. Ofte kan fruktsetting hos uu-planter virke større enn den faktisk er, fordi fruktene skiller seg bedre fra lauvverket enn de andre. Kromosom 10, koplingsgr. VII.

ug - (uniform gray-green) - frukt med denne karakter er meget lik uniform frukt. Umodne frukt av ugug er vanligvis eplegrønne i farge i motsetning til gulgrønne hos uu-planter, men sol og skygge virker på disse farger, så det er ofte umulig å skille en uu-plante fra en ugug-plante.

v - (virescent) - frøbladene og de første varige blad er kvite først, men blir etterhvert grønne med lys rand.

Ve - (Verticillium-resistance) - resistensen mot Verticillium albo atrum er under kontroll av denne enkle dominante faktor.

vg - (vegetative) - blomstene er sterkt modifiserte. Beger, blomsterkronen, griffel og pollenknapper kan bli endret på forskjellig måte. Frukt og frøsetting satt sterkt tilbake.

vi - (villous) - hypokotylen og den lågere stengedel med tett hårkledning. Karakteren ikke alltid like distinkt. Kromosom 10, koplingsgr. VII.

w - (wiry) - planter som er homozygotiske for "wiry", har de nederste blad nesten normale, men etterhvert blir bladene mer og mer trådliknende. Plantene ser ut som de lider av "shoestring"-mosaikk. Det er abnormale blomster på "wiry"-planter, og de er fullstendig sterile. En mener at to ulike gener er klassifisert for denne egenskap: w_1 og w_2 . Den siste virker sterkere enn den første. w_1 - koplingsgr. XI.

wf - (white flowers) - blek eller kvit farge på blomsterkronen. Indusert ved røntgenstråler. Kromosom 3, koplingsgr. II.

Wo - (wooly) - alle vegetative deler er sterkt hårete. Den lange hårtype (se s. IV) forekommer i store mengder, mer greinet og stjerneformet, men ikke lengre enn normal. Homozygotisk Wo er lite livskraftig. De har tykkere frøblad enn vanlig og dør som regel kort etter frøbladstadiet. Wo^m er en ny allel hvor genvirkningen ikke er så utpreget. $Wo^m Wo^m$ er livsdyktig og alle tre genotyper kan klassifiseres. Ufullstendig dominant. Kromosom 2, koplingsgr. I.

wt - (wilty leaves) - bladranden ruller seg oppover, men den synes å ha normal saftspenning. Denne karakter varierer meget i de ulike kryssinger, med ulik genbakgrunn. wt kom opprinnelig fra sorten Rouge Naine Native, som gir et utpreget vissent inntrykk. Det er grunn til å tro at også andre arvekarakterer kan føre til et sterkere eller svakere vissent inntrykk. Kromosom 7.

Xa - (xanthophyllic leaves) - denne gule variant er ufullstendig dominant over karakteren for normalt grønne blad. Denne mutant ble først funnet i 1936. Frø av grønne skudd av denne plante ga bare grønne, men frø av variegatgreiner ga en blanding av gul-grønne og grønne frøplanter: gule : grønne, 528 : 274. Homozygotisk Xa er letal, men spirer i varierende proporsjoner etter genetisk bakgrunn og spirevilkår. Ved en god genetisk bakgrunn og ved gode vekstforhold får en utspaltingen 1 : 2 : 1. Kromosom 10, koplingsgr. VII.

y - (yellow skin) - det gule pigment er ikke til stede i epidermis-celle hos y. Her er et tilfelle hvor normal karakteren har gitt mutanten navn. En ser lett denne egenskap om en tar av epidermis og holder den mot lyset.

ys - (yellow seedling) - gule frøplanter som dør tidlig. Røntgenindusert. Kromosom 1, koplingsgr. III.

yv - (yellow virescent) - frøblad og de unge varige blad klart gulgrønne. yvyv-planter har en tendens til å bli normalt grønne med tiden. Kromosom 6, koplingsgr. IV.

Økonomisk viktige karakterer hos tomat.

Fruktform og fruktstørrelse.

I den alfabetiske oversikt over arveanleggene er omtalt flere gener som virker inn på fruktformen, bl.a. O, Lc, f, bk, n. De mest betydelige gener som kontrollerer fruktformen er O, f og Lc.

I tomat er det en meget stor variasjonsbredde for fruktstørrelse. Den synes å bero på 3-5 gener som kontrollerer tall loci, og sannsynligvis mange additive gener som virker inn på størrelsen av de fullt utviklede loci. MacArthur (1941) og MacArthur og Butler (1938) har arbeidet med spørsmålet om nedarving av fruktstørrelsen eller rettere fruktvekten. MacArthur (1941) gjorde en interessant diallell kryssingsserie som gjengis nedenfor.

Tabell 1. Diallell kryssing med henblikk på fruktvekt.

Foreldre	Red Currant	Yellow Cherry	902	Tangerine
Red Currant	<u>R.C.</u> R.C. 0,8 g	<u>Y.Ch.</u> R.C. 1,7 g	<u>902</u> R.C. 7,8 g	<u>Tang.</u> R.C. 10,7 g
Yellow Cherry	<u>R.C.</u> Y.Ch. 1,7 g	<u>Y.Ch.</u> Y.Ch. 3,6 g	<u>902</u> Y.Ch. 14,4 g	<u>Tang.</u> Y.Ch. 19,4 g
902	<u>R.C.</u> 902 7,8 g	<u>Y.Ch.</u> 902 14,4 g	<u>902</u> 902 54,9 g (65,9 g)	<u>Tang.</u> 902 99,8 g
Tangerine	<u>R.C.</u> Tang. 10,7 g	<u>Y.Ch.</u> Tang. 19,4 g	<u>902</u> Tang. 99,8 g	<u>Tang.</u> Tang. 106,8 g

Resultatet av denne diallelle kryssingsserien ga sikker støtte for den oppfatning at fruktstørrelsen nedarves geometrisk.^{x)}

En kan stille opp resultatet slik:

Tabell 2. Observert og ventet fruktvekt etter geometrisk og aritmetisk nedarving.

F ₁ fruktvekt i gram			
F ₁ -hybrider	Observedt	Geometrisk middel	Aritmetisk middel
R.C. x Y.Ch.	1,7	1,7	2,2
R.C. x 902	7,8	7,3	33,3
R.C. x Tang.	10,7	9,2	53,8
Y.Ch. x 902	14,4	15,4	34,7
Y.Ch. x Tang.	19,4	19,6	55,2
902 x Tang.	99,8	83,9	86,3

Bare i F₁ 902 x Tang. avviker fruktvekten meget fra det geometriske middel. Dette er ikke uvanlig ved kryssing hvor begge foreldrene er relativt storfruktete. En kan si at det anatomisk-fysiologiske grunnlaget for fruktstørrelsen er tall meristematiske celler som blir avsatt for fruktanlegget før antesis og cellestrekning etter antesis særlig etter auxinet fra pollenet har virket inn.

Fruktfarge

hos tomat har vært gjenstand for meget omfattende granskinger både på det genetiske og det biokjemiske plan. I denne redegjørelse kan vi bare ta med en elementær oversikt.

Om en klassifiserer tomat etter farge, får en mange grupper: dyp rau, lys rau, oransje, gul, kvit m.fl. De ulike fargenyanser er uttrykk for bestemte kombinasjoner av de anlegg som bestemmer fruktfargen. Dyp rau tomat har rautt fruktkjøtt under gult skinn, lys rau tomat har rautt fruktkjøtt under fargeløst skinn. Mørke gule tomater har gult fruktkjøtt under gult skinn. Sitrongule tomater har gult kjøtt under fargeløst skinn. De tomater som blir klassifisert som kvite, har meget lyst kjøtt under fargeløst skinn.

Skinnfargen er under kontroll av allelene y⁺ -y, F₂ nedarving: 3 gule til 1 fargeløs. +-allelet fører til produksjon av 10 ganger mer alkaliløselig

^{x)} Eksempel på geometrisk og aritmetisk nedarving: Foreldrenes fruktstørrelse 10 og 100 g. Geometrisk: $F_1 = (\sqrt{10 \times 100}) \text{ g} = 31,6 \text{ g}$. Aritmetisk: $F_1 = (10 \text{ g} + 100 \text{ g}) \times 1/2 = 55 \text{ g}$.

pigment i epidermis enn y -allelet, så arveanlegget manifesterer seg vesentlig som en kjemisk effekt. (LeRosen, Went og Zechmeister, 1941). y har også en tendens til å redusere xanthofyll og karotinoid innholdet i kjøttet.

For rau fruktkjøttfarge har en bl.a. allelparene $r^+ - r$ og $t^+ - t$. Tilhøvet mellom disse er vist i følgende tabell:

Tabell 3. Fruktkjøttfarge ved ulike kombinasjoner av allelparene $r^+ - r$ og $t^+ - t$.

	t^+	t
r^+	rau	tangerine
r	gul	gul tangerine

Samspeillet mellom allelparene er særlig blitt undersøkt av MacArthur (1934) og Jenkins og MacKinney (1953). Dominansen hos r^+ og t^+ er fullstendig. Substitusjonen med tt i en ellers rau genotype hadde ingen effekt på det totale karotininhold, men endret tydelig de individuelle komponenter.

På den annen side virker rr inn på det totale karotininhold. I en ellers rau bakgrunn produserer rr bare 5 % av totalmengden av karotinoider som er karakteristisk for rau farge. Noe uventet er at $rrtt$ har 3-4 ganger så stor totalmengde av karotinoider som gul tomat. I en gul bakgrunn (tt) virker rr inn på produksjonen av alle karotinoider, men de individuelle pigmenter blir påvirket ulikt. Generelt kan en derfor si at virkningen av de to loci ikke er additiv, hverken når det gjelder total mengde pigment eller når det gjelder de enkelte pigment.

at virker mye på samme måte som r . rr reduserer lykopen-innholdet til mindre enn 1 % mens β -karotin er redusert til 20-30 %. $atat$ virker likt på lykopen, men modifierer ikke i det heile nivået av β -karotin. (Rick & Butler, 1956).

Lincoln og Porter (1950) har beskrevet genet B som fører til oransjefarging av fruktkjøttet. En slik tomat inneholder vesentlig β -karotin med små mengder lykopen. B er dominant, men dominansforholdet blir undertrykket av et dominant modifierende gen. En tomat med konstitusjonen $r^+r^+t^+t^+BB$ er β -oransje, den lysere typen $RRttbb$ er jubilee-oransje. Tomes et al (1953) har arbeidet med sambandet mellom genetisk konstitusjon og det aktuelle innholdet av pigment. (En må se de ulike pigment-kvaliteter i samband med vitamin A-spørsmålet. En moden tomat med stort innhold β -karotin er dietisk svært verdifull.)

Vitamin C.

Analysen har vist at innholdet av vitamin C vanligvis ligger mellom 20 og 40 mg pr. 100 g frisk vekt. Innholdet er en funksjon av miljø og genetisk konstitusjon. Currence et al (1951) har funnet støtte for den oppfatning at vitamin C er under kontroll av to hovedgener og ett med mindre effekt. C-vitamininnholdet viste seg å være i negativ korrelasjon med fruktvekt og vekt pr. fruktkrom. Derfor synes utsiktene for å høyne innholdet av vitamin C uten at det skal skje på bekostning av fruktvekt, å være mindre lovende. I sin alminnelighet vil forevrig en kryssing mellom 2 arter med høyt C-vitamininnhold være den mest nærliggende mulighet til å auke vitamininnholdet.

Tidlighet.

Tidlighet synes å være under kontroll av en rekke faktorer. Currence (1938) har vist at det er et visst samband mellom kromosom 2 og tidlig avling. Tidligheten ble sett i relasjon til allelene d^+d , p^+p , O^+O og s^+s . Kromosom 2 hadde en virkning på tidligheten på ca. 19 dager ($d^+p^+O^+s^+$ i sammenlikning med $dpos$). Differensen som var knyttet til d^+d -regionen, var om lag 8 dager (se fig. 14). Ved p^+p -regionen om lag 5 dager. For O^+O -regionen var det ingen sikker forbindelse. s^+s -regionen ga skilnader som varierte fra 4-8 dager. Samspillet mellom disse tidlighetsfaktorer var av en slik natur at tidlighetsgenene viste tendens til å redusere effekten av andre tidlighetsgener. Virkningen av de ulike deler av kromosomene sto ikke i samband med crossing-over-lengdene. Ved gjentatt tilbakekryssing og seleksjon for tidlighet ble det mulig å velge ut tidlige typer i $ddppOOss$. Det viser at tidlighetsfaktorene ikke bare er knyttet til de nevnte arveanlegg. Som en kunne regne med, var ikke tetraploider som var homozygotiske for tidlighetsgenene, tidligere enn de diploide. Ifølge Rick & Butler (1956) var ikke arbeidet til Currence kritisk nok til at en kan utelukke pleiotropisk effekt av de nevnte kjente gener på kromosom 2.

Smakskvalitet

hos tomat er bestemt av mange enkeltfaktorer som ulike sukkerarter, ulike syrer, aromatisk stoff og konsistens. Det er et område som har vært gjenstand for lite eksakt gransking. Skal en komme dette spørsmålet nærmere fra genetisk synsvinkel, er den første oppgave å analysere de faktorer som virker inn på smaken. De ulike sukkerarter og syrer har ikke likeverdig smakseffekt. En kan tenke på den meget sterkere søt smak av sakkarose sammenliknet med glukose. Likeså har f.eks. eple- og vinsyre ulik effekt. Sengbusch og Weiss-flog (1933) har undersøkt totalsukkeret og totalsyren i ulike biotyper av tomat. Analysene ga støtte for oppfatningen at multiple gener kontrollerer

disse innholdsstoff. Ved bruk av *L.e.pimpinellifolium* som en av foreldresortene har det vært mulig å få fram kulturtomat som har stort innhold av totalsyre og totalsukker. Det synes ikke å være noen uheldig korrelativ forbindelse mellom fruktvekt og sukkerinnhold, heller ikke mellom syre og fruktvekt. Sukker- og syreinnhold er svakt korrelativt bundet. Om en sammenlikner sukker- og syreinnhold i tomat med enkelte vanlige fruktslag, finner en at tomatens innhold av sukker står noe tilbake for de oppførte slag.

Tabell 4. Sukker- og syreinnhold i tomat sammenliknet med eple, appelsin og vindrue^{x)}

Slag	Sukker Refr. verdier			Syre Filtreringsverdier		
	X	Min.	Max.	X	Min.	Max.
Tomat	4,95	3,60	10,00	1,28	0,99	3,00
Eple	13,10	9,00	17,80	1,26	0,44	3,20
Appelsin	11,40	9,00	13,00	2,03	1,07	2,77
Vindrue	15,40	12,20	17,80	1,07	0,88	1,34

^{x)} Etter Sengbusch og Weissflog (1933).

Avlingskomponenter.

Avling hos tomat blir målt i form av total vektavling. Av stor økonomisk interesse i Norden er hvor stor del av avlingen faller tidlig i vekstsesongen. Den totale avlingsmengde kan en dele opp i flere komponenter. En kan tenke seg at de arveanlegg som virker inn på avlingsmengde, gir seg utslag i en spesifikk avlingskomponent. Griffing (1952) har analysert 4 ulike avlingskomponenter: tall frukt, middel-fruktvekt, tall klaser og tall frukt pr. klasse. Disse ble sammenliknet med totalavlingen. Han fant at de 5 variable var genotypisk sterkt korrelert. På dette grunnlag kan en kanskje oppfatte avling som et resultat av virkningen av et genkompleks som kontrollerer balansen mellom den vegetative og den reproduktive del av planten. En må anta at nedarvingen er av kvantitativ natur. Ved gjennomkryssing av et tomat-sortiment blir en snart klar over at visse sorter fører et større tall positive avlingsgener. De viser en bedre kombinasjonsevne. Det har bl.a. Currence et al (1944) vist i en undersøkelse i samband med linjeutvalg for framstilling av F₁-frø. Forfatteren har i sitt foredlingsprogram for frilandstomat (busktomat) søkt å kombinere anlegg for rik blomstring og stor fruktsetting med anlegg for god fruktkvalitet. Sorter med rik blomstring er f.eks. Puck og Victor. Denne egenskapen har det vært mulig å føre over i nye kombinasjoner. En kan nevne at uavhengig av hverandre har forsøksvesenet i Canada og Norge pekt ut Puck

som en meget verdifull komponent i foredlingsarbeidet i frilandstomat, fordi den har bidratt med egenskapene for rik blomstring og fruktsetting ved låg temperatur.

Sjukdomsresistens.

I vår tids planteforedling er den arvelige resistens mot sjukdommer kommet sterkt inn i bildet. Etterhvert som den arvelige natur for resistens mot de enkelte sjukdommer blir klarlagt, vil også resistensforedlingen i tomat spille en større rolle. Vilde tomatslag, i første rekke L.e.pimpinellifolium og L.peruvianum har vært viktige kilder for å skaffe resistent materiale i tomat, men bruk av vilde arter fører med seg et meget langsiktig og kostbart foredlingsprogram, skal en nå fram til brukbare handelssorter. Når en i dag er kommet så langt i dette arbeidet, skyldes dette ikke i liten grad de kooperative tiltak som er organisert med sikte på å prøve ulike materiale for resistens, og også samarbeidet i foredlingsarbeidet med sikte på å komme fram til typer av akseptabel handelsverdi. I U.S.A.hvor den største innsats er gjort på dette felt, kan en nevne følgende kooperative tiltak av betydning for dette arbeidet: National Screening Committee, som arbeider med å sile ut, registrere og bevare resistent materiale, og Tomato Genetics Cooperative og Tomato Breeders Group, som formidler utveksling av erfaringer og materiale vesentlig med sikte på å nyttiggjøre seg dette i praksis.

To vesentlige grunner gjør at resistensforedling i tomat - som i andre vekster - er et komplisert spørsmål. For det første har en den arvelige variabilitet som skadeorganismene utviser. I mange tilfelle finner en at et gen hos vertsplanten fører til resistens bare mot én fysiologisk rase hos patogenet, kanskje bare mot en eneste biotype (den minst arvelige individuelle skilnaden mellom organismer). Men innen enhver populasjon kan det skje arvelige endringer som kan være resultat av seleksjon, rekombinasjon eller mutasjon. Nettopp seleksjon vil kunne spille en stor rolle hvor en bestemt biotype ikke finner fotfeste. Selv om denne type under andre vilkår er den mest levedyktige og dominerende, vil den i et resistent materiale bukke under for andre typer som kan angripe vertsplanten. En ny fysiologisk rase tar overhand.

En annen hovedvanske er at vertsplantene selv kan mutere fra å være resistent til å bli mottakelig. Selv om denne arvelige endring ikke skaper slike problemer, er det et moment en må regne med, især om resistensen er av resesiv natur. Det er nødvendig å teste materialet på ny med visse mellomrom for å gardere seg mot en slik eventualitet.

Det har vært reist spørsmål om et resistent patogen kan indusere et gen for resistens til å mutere slik at planten blir mottakelig. Et positivt svar på dette er ikke gitt, selv om det skulle være relativt enkelt å prøve en slik påstand, men det er lite tenkelig at det er slik i sin alminnelighet.

I Canner (1948) ble det omtalt 16 viktige tomatsjukdommer hvor det sto til rådighet muligheter for resistensforedling. Selv om opplysningen kanskje var noe optimistisk, er det sjøl når det gjelder de sjukdommer som er mest ondartet i Norden, et betydelig materiale til rådighet. I tabell 5 er gitt en liste over viktige sjukdommer som det blir arbeidet med.

Tabell 5. Tomatsjukdommer og arvelig resistens som står til rådighet.

Sjukdom	Materiale som har gitt resistens	Genetisk natur til resistensen
Fløyelsfleck, <u>Cladosporium fulvum</u> . Cke.	L.peruvianum, L.e.pimpinellifolium.	Dominante Cf-faktorer for de enkelte fys. raser.
Tørråte, <u>Phytophthora infestans</u> . (Mont.) DeBarry.	L.e.pimpinellifolium	Både dominant <u>TR</u> ₁ -hovedgen og recessive additive gener.
Korkrot	L.hirsutum glabratum og L.peruvianum.	Ikke klarlagt.
Tobakkvirus, <u>Marmor tabaci</u> . Holmes	L.peruvianum, L.hirsutum	Dominant nedarving
Bronsetopp, <u>Lethum australiense</u> , Holmes.	L.e.pimpinellifolium. I sortene Manzano, Rey de los Tempranos, Pearl Harbor.	Gener mot ulike fys. raser 2 dominante: <u>Sw</u> ₁ ^a , <u>Sw</u> ₂ ^b og 3 recessive: <u>sw</u> ₂ , <u>sw</u> ₃ og <u>sw</u> ₄ .
Kransskimmel, <u>Verticillium albo-atrum</u> , Reinke & Berth.	Sannsynl. både fra L.hirsutum glabratum, L.peruvianum, L.e.pimpinellifolium (og L.glandulosum).	Et dominant gen er kjent: <u>Ve</u> .
Fusarium, <u>Fusarium oxysporium f. lycopersici</u> (Sacc.) Snyder & Hansen.	L.hirsutum, L.peruvianum, (L.glandulosum), L.e.pimpinellifolium.	Dominant gen i koplet med redusert fertilitet av den hanlige gamet: <u>x</u> -gen.
Septoria bladfleck, <u>Septoria lycopersici</u> , Speg.	(L.glandulosum), L.peruvianum og L.e.pimpinellifolium.	Dominant gen: <u>Se</u> .
Rotknollål, <u>Meloidogyne incognita</u> . Chitro.	L.peruvianum.	Dominant gen: <u>Mi</u> .

Av fløyelsflekk er det kjent 7 ulike fysiologiske raser (Bailey, 1950), og det er grunn til å tro at etter hånden vil det oppstå flere. Fem av de kjente har forevrig oppstått på meget kort tid.

Den hittil mest kjente fløyelsflekk-resistente tomatsorten er Vetomold. Resistensen her er kontrollert av arveanlegget Cf₂, som beskytter mot fysiologiske raser 1-4. De øvrige Cf-genene er Cf₁, som gir vern mot rasene 1 og 3, Cf₃ som gir vern mot 1-4. Om det i en sort er en kombinasjon mellom genene ne og Cf₂, får en fram en spesiell nekrose, Langford (1948). Dette er også kjent fra skandinavisk materiale.

Hvor mange raser av fløyelsflekk en kan regne med i Norge, er ikke klarlagt, men det er liten grunn til å basere et foredlingsprogram bare på de raser som eksisterer tilfeldigvis her i dag. Om en skal teste et materiale for fløyelsflekk, bør en skaffe seg et inoculum som helst inneholder alle kjente raser. En lar de unge planter vokse i et fuktig kammer og sprøyter dem med inoculum når de er 15-25 cm høge. Etter en ukes tid kan en foreta en seleksjon. L.e.pimpinellifolium har bidratt med de resistensgener som hittil er kommet til praktisk nytte i foredlingsarbeidet.

Tørråte er den mest ondartede sjukdom vi har på friland i Norge. Den alminnelige oppfatning er at tørråte på tomat er blitt mye mer ondartet i de seinere år enn den var for 15-20 år siden. En liknende utvikling synes også å ha funnet sted i U.S.A. I de østlige og sørøstlige stater er tørråte en av de mest ondartede og vanskeligste sjukdommer som opptrer. Også her synes det å være en rekke fysiologiske raser som i høg grad vanskeliggjør foredlingsarbeidet. Det har tydeligvis i de seinere år opptrådt flere nye virulente raser. Resistens er funnet i L.e.pimpinellifolium og i kryssinger hvor denne har gått inn som en av foreldrene. I det skandinaviske sortiment har en også merket seg at den største toleranse er funnet i sorter som delvis stammer fra pimpinellifolium.

Korkrot er den sjukdom som volder størst skade for vår tomatkultur i hus. Det ser ut som bare regelmessig jordskifte eller damping klarer å hindre angrep av korkrot. Nå synes det å ha lyktes forskere i Nederland å fastslå skadeorganismen (en jordboende sopp) og også å påvise at det forekommer en viss resistens. En har hittil bare kunnet påvise toleranse hos L.peruvianum og L.hirsutum glabratum, og da disse artene står nokså fjernt fra vår dyrkede tomat, har en i første omgang tenkt seg muligheten av å nytte villtypene som grunnstamme i det poting i tomat er relativt enkelt.

Tobakkvirus. Resistent materiale har en i første rekke funnet i L.peruvianum og i mindre grad i L.hirsutum. I Grønsakforsøka, N.L.H. har en valgt ut resistente planter i en artskryssing hvor både L.hirsutum og L.peruvianum og L.esculentum går inn som komponenter. En påfallende ting i dette materiale er at resistensen synes enten å være en pleiotropisk effekt eller sterkt koplet til et gen for klorofyll-reduksjon. Hvor genet er homozygotisk til stede, er resistensen størst, men også heterozygoten har en brukbar resistens. Det har ikke vært mulig å bryte denne assosiasjonen mellom de to karakterer, og om det faktisk viser seg å være samme gen, er det interessant fordi det da har både et recessivt og dominant uttrykk. Selv om en er kommet temmelig langt med omsyn til fruktform og -størrelse i dette seleksjonsarbeid, har en vanske vært at en har fått med antocyanin-farging av fruktene fra villartene.

Bronsetopp er en sporadisk forekommende virussjukdom hos oss, og et systematisk foredlingsprogram med henblikk på genetisk kontroll vil neppe være regningssvarende.

Kransskimmel. Siden kransskimmel kan bli kontrollert ved et dominant gen, vil det være på sin plass å søke å ta omsyn til den, kanskje i første rekke ved framstilling av F_1 -hybrider.

Fusarium synes ikke å spille samme rolle som Verticillium og Didymella hos oss, men i andre strøk hvor både Verticillium og Fusarium er av stor økonomisk viktighet, har det vært mulig å kople sammen resistens mot begge disse sopp-sjukdommene.

Når det gjelder resistens mot Septoria bladflekk og rotknollål, er disse av så begrenset betydning at en på det nåværende tidspunkt neppe trenger å ta omsyn til dem i et foredlingsprogram.

Resistensforedling er kostbar og tidskrevende, og det blir et økonomisk spørsmål hvor meget en skal satse på denne foredling. I mange tilfeller vil det svare seg å velge ut med henblikk på resistens mot flere sykdommer på samme tid. Det kan f.eks. bli tale om å kombinere resistens mot fløyelsflekk, Verticillium og tobakkvirus, og kanskje også korkrot. Det samme materiale blir da inokulert trinnvis med de ulike skadeorganismer, slik at en for hvert trinn kaster det som viser seg mottakelig.

III. Foredlingsmåter i tomat.

Kulturtomat kan en regne til de autogame vekster. Det skjer en viss fremmedfrøing, men i de observasjoner som forfatteren har gjort, har den alltid vært under 5 %^{x)}. Graden av fremmedfrøing synes å være avhengig av mange forhold, men i særlig grad blomsterbygning, arrøts stilling og insektliv. Stikker arret høgt over pollensylindere, har det lettere for å fange inn fremmed pollen. I en frilandskultur midtsommers med stort insektbesøk, vil det også etter måten skje mye fremmedfrøing. I Kalifornia har en kunnet observere så rikelig insektbesøk i tomat at en har tenkt seg muligheten av at bier skulle kunne utføre pollineringsarbeidet i samband med fremstilling av F₁-hybrider.

Likevel må en prinsipielt se på tomat som en autogam og relativt homozygotisk vekst ved utforming av et foredlingsprogram.

Av de foregående kapitler vil det gå fram at en har store ressurser i form av genetisk variasjon når det gjelder økonomisk viktige egenskaper både i vill- og kulturtomat. Det er gode muligheter om en vil utnytte de informasjonen en har når det gjelder tomatens arv og foredling. En kan kanskje særlig peke på arbeidet med å få fram sorter som er sterke mot sjukdommer. Et annet aktuelt eksempel fra U.S.A. er foredling for å få fram typer som egner seg for maskinhøsting. Et krav her at en må ha mange tomater som modner til samme tid og som løsner ved risting uten hams (stilken + begeret). Når det har vært mulig å få fram en slik tomattype i løpet av noen få år, faktisk på kortere tid enn det har vært mulig å konstruere en tilfredsstillende maskin for høsting, gir dette en pekepinn om mulighetene i foredlingsarbeidet i tomat.

Den enkleste form for foredling i sjølpollinerende vekster, enkeltplanteutvalg, var den første egentlige brukbare foredlingsmetode i tomat, men den er basert mer på fenotypisk enn genotypisk variasjon. Framleis blir det meldt om vesentlig framgang ved enkeltplanteutvalg. Forfatteren er av den oppfatning at dette skyldes at en har arbeidet med uensartete stammer, slik at de gunstig avvikende planter skyldes mer gunstige genkombinasjoner enn mutasjon.

Mer og mer vil kunnskapen om nedarving i tomat danne grunnlaget for foredlingsprogrammet. En kan ta et hypotetisk eksempel, nemlig at en vil forsøke å forene resistensen mot to sjukdommer fra en småfruktet tomat, med stor fruktstørrelse fra en vanlig kulturtomat. La oss forutsette at sjukdomsresistens i dette tilfelle er kontrollert av recessive gener, slik at det i gjennomsnitt

x) Av praktiske grunner kan det være greitt å dele sjølførerne og fremmedfrøerne slik: Sjølførere, mindre enn 5 % fremmedfrøing, fremmedfrøere, mer enn 5 % fremmedfrøing.

vil være $1/16$ av avkommet i F_2 som er motstandsdyktige mot de to nevnte sjukdommer. La oss videre forutsette at en har holdepunkt for at den ønskete fruktstørrelse er kontrollert av 3 gener også av resessiv natur. Om en har uavhengig spalting for de nevnte gener, skulle en i gjennomsnitt kunne regne med at én av 1024 F_2 -planter har den ønskete kombinasjon ($1/16 \times 1/64 = 1/1024$).

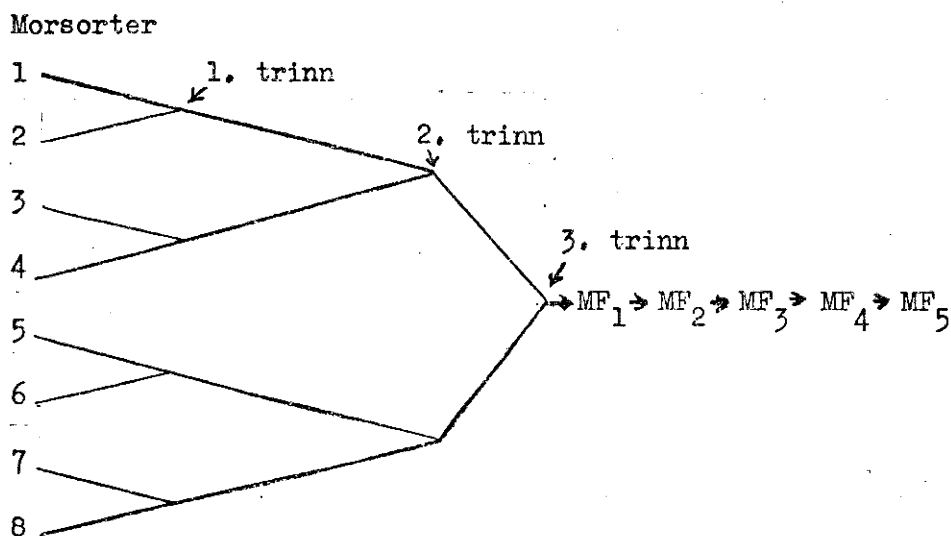
I praksis kan en ikke operere med et så lågt plantetall. En vil kanskje se til at en har et så stort plantetall at en med 99 % sikkerhet kan regne med at den rette kombinasjon kommer med. Under den forutsetning trenger en

$$n = \frac{\log 1/100}{\log 1023/1024} \approx \underline{\underline{7000 \text{ planter}}}$$

Med andre ord, selv i et så enkelt tilfelle trengs det et stort plantetall, skal en finne den beste kombinasjon.

F_2 -generasjonen er i det heile meget viktig. Teoretisk synker nemlig sjansen med en halvpart for hver fortsatt generasjon når det gjelder å finne fram forbedringer. En kan vel som regel si at har en ikke hatt hell med utvalget i de første 4-5 avkomgenerasjoner, er det grunn til å gi opp og heller starte på ny.

I vårt arbeid med å få fram tidlige, riktytende frilandstomater, har vi prøvd det en kan kalle et multiple hybridiseringsprogram. Skjematisk kan en sette opp dette program på følgende måte:



Å forsøke å forene alle de gode egenskaper morsortene har, i den nye sort, er selvsagt en idé som er lite realistisk når en tenker på den store arvelige variasjon en har i materialet. Det skal et enormt plantetall og en menigsløs

arbeidsinnsats til, om en skal tenke på å finne fram til den teoretisk mest ideelle kombinasjon, jfr. plantebehovet ved vårt tidligere nevnte eksempel. Det blir derfor en slumpmetode, men i og med at en har så stor arvelig variasjon i materialet, får en fram et rikt spektrum av typer som til en viss grad kompensierer svakheten ved å ha et så begrenset tall planter. Utvalgsmulighetene blir større. Det er her viktig å foreta et godt utvalgsarbeid i mange generasjoner. Allerede på 3. trinn må en velge ut de mest hensiktsmessige foreldreplanter innen den avsluttende kryssing. En konsekvens av det er at en allerede her må ha et stort plantetall for utvalg. Så stort som mulig bør også plantetallet være i de påfølgende generasjoner. I løpet av 4-5 generasjoners intens utvalgsarbeid skulle en da kunne komme fram til nye typer som i det vesentlige vil beholde sitt preg også i de fortsatte generasjoner, og i løpet av 8 MF (multiple filial) generasjoner skulle en teoretisk nærme seg homozygositet. Det sistnevnte er trolig ikke heilt tilfelle i en vekst som tomat med stor heterosisvirkning. En velger ut planter som fenotypisk er fordelaktige, f.eks. i form av tidlighet, fruktsetting osv. Det vil sikkert i mange tilfelle si at en tar vare på heterozygotene og i høy grad utsetter homozygotisering av populasjonen. Når en har tatt med en så brei omtale av denne lite ortodokse foredlingsmåte, er det fordi den synes å kunne gi gode resultater i praksis.

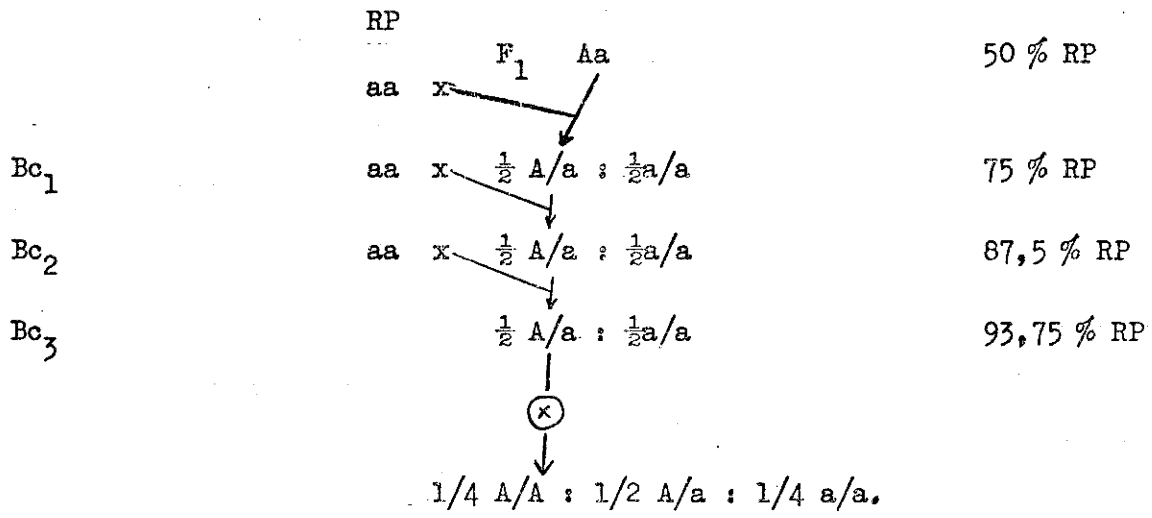
Tilbakekryssingsmetoden.

Å nytte tilbakekryssing er av særlig interesse når det gjelder å overføre en eller et par ønskete egenskaper til en annen ellers god sort. Metoden har spesielt noe for seg i resistensforedlingen.

En kan ta et eksempel hvor det er spørsmål om overføring av en enkel arvekarakter. Vi vil se på de to alternativer når karakteren er henholdsvis dominant og resessiv, idet vi nytter de engelske betegnelsene for foreldreplantene, RP = "recurrent parent" for den av foreldrene som hybridene stadig blir krysset tilbake til, NRP = "none recurrent parent" for den av foreldreplantene som bare er med i den opprinnelige kryssing.

1. eksempel.

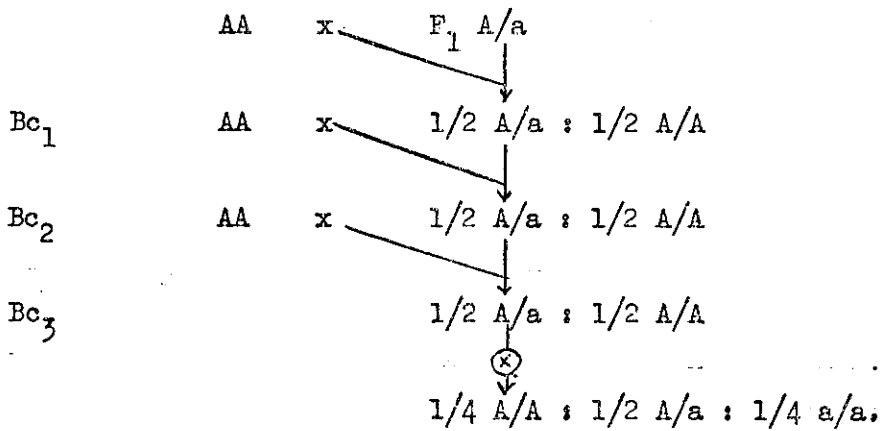
NRP har en dominant egenskap A som en vil ha overført til RP.



Når en har oppnådd tilstrekkelig homozygotitet med henblikk på RP, må en sjølpollinere A/a. Ved å prøve avkommet av denne sjølpollineringsgenerasjon, vil en kunne plukke ut homozygotisk A/A.

2. eksempel.

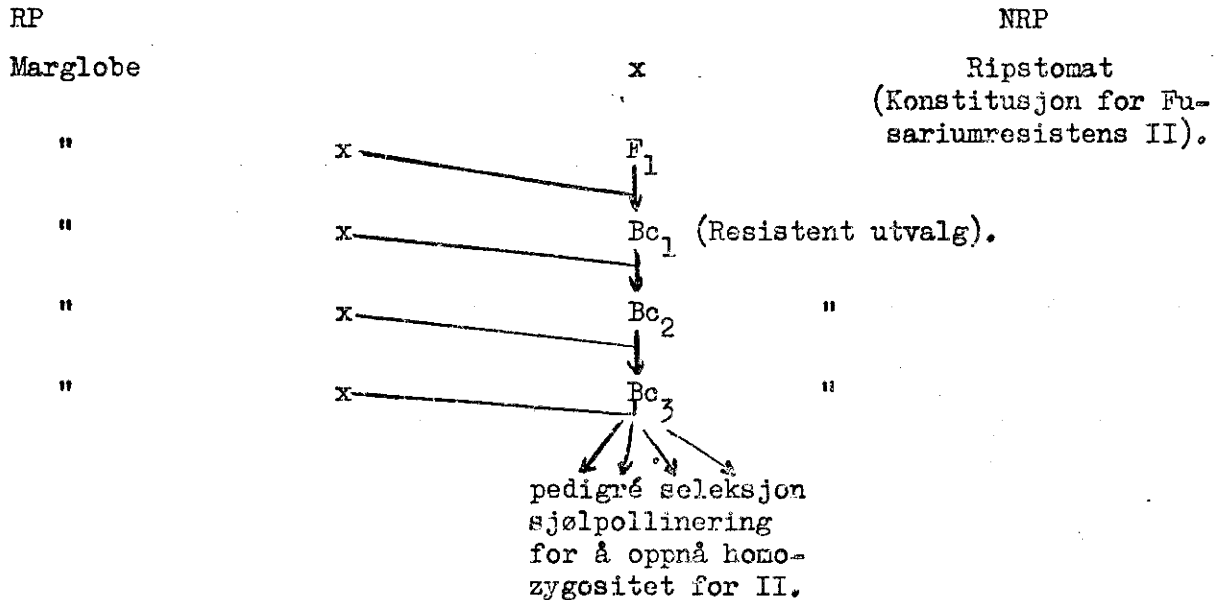
NRP har en recessiv egenskap aa som en vil ha overført til RP.



I det siste eksempel har en den vansken at en ikke kan skille mellom A/A og A/a individer. En vil derfor bruke så mange planter til tilbakekryssing at en i hvertfall er 99 % sikker på at en gjør bruk av A/a typen, dvs. $(1/2)^X = 1/100$. $X = 6,4 \approx 7$. Disse 7 planter bruker en både til sjølpollinering og til tilbakekryssing. Avkommet etter sjølpollinering vil fortelle konstitusjonen til foreldreplantene.

Gjelder de nevnte karakterer resistens mot sjukdommer, innebærer dette at en prøver tilbakekryssings-generasjonene for resistens.

Endelig skal vi nevne et konkret eksempel. Det gjelder foredlingen av den Fusariumresistente sorten Pan America (Porte og Wellman, 1941).



F₁-hybrider.

Trass i at tomat er en autogam plante, har en kunnet konstatere en vesentlig heterosisvirkning ved gunstige kombinasjoner. Det er mulig at forklaringen til "hybrid vigour" i tomat ligger i at tomat opprinnelig var en langt mer åper-pollinerende plante enn den er i dag. Heterosisvirkning i tomat arter seg i form av tidligere og jammere avling. Det synes som F₁-hybridene har lettere for å sette frukt under ugunstige vilkår.

Av de mange teorier om heterosisvirkning har kanskje D.F. Jones' dominans-teori (1917) blitt stående som et av de viktigste dokument for forståelsen av dette spørsmål. Ifølge Jones er heterosis et uttrykk for en samvirkning av dominante gener. De fleste positive arvebærere er av mer eller mindre dominant natur, slik at både mor- og farplantens fordelaktige egenskaper kommer til uttrykk i F₁-hybriden. Dette synes å være spesielt tilfelle i tomat. Mange uønskete karakterer hos tomat oppfører seg som fullstendig eller nesten fullstendig resessive. Når en plante med en minuskarakter blir krysset med en plante med en pluskarakter, vil hybridene som regel være nær den sistnevnte. Bl.a. peker Rick et al (1956) på at karakterer som dårlig fruktsetting, kantete frukter, blaute frukter og tendens til griffelrâte er av resessiv natur. I samme retning virker også det forhold at resistens mot flere sykdommer er kontrollert av dominante gener slik at den ene av foreldreplantene er sterk mot sykdom, og den er homozygotisk med henblikk

på denne karakter, vil også F_1 -hybriden være det. Når det gjelder det genetiske prinsipp for den egentlige heterosisvirkning, tenker en i første rekke på virkningen av polygener eller kvantitative gener, hver enkelt med liten effekt, men slik at de fleste positive har en viss dominans.

På mange måter oppnår en derfor i løpet av én generasjon ved heterosisfor- edling det samme som en ellers vil nå gjennom mange års kryssings- og utvalgsarbeid.

Powers (1945) og (1951) har kanskje utført det mest fundamentale arbeid når det gjelder heterosis i tomat. Powers sammenliknet bl.a. foreldre og F_1 -hybrider av alle mulige kombinasjoner mellom 10 ulike innavlete linjer. Det totale gjennomsnitt av moden avling oversteg foreldrelinjenes med 59 %, og den beste hybrid ga 300 % mer moden avling enn den beste av foreldrene. En bør kanskje tilføye at Powers arbeidet i et ugunstig strøk klimatisk sett, så det en virkelig fikk fram, var skilnaden i tidlighet.

Heterosis reiser mange interessante utviklingsfysiologiske spørsmål, og nett- opp granskinger i tomat har vært løfterik for den fysiologiske forståelse av heterosis. Robbins (1941) gjorde en undersøkelse i sterile rotkulturer av en hybrid mellom *esculentum* x *e.pimpinellifolium* og foreldrelinjene. Han fant at veksten av den ene av foreldrene ble forbedret med tilskudd av pyridoxin til grunnmediet. Den andre foreldrelinjen vokste bedre om både pyridoxin og nikotinamid ble tilsatt. Veksten til hybridene ble bedre ved tilskudd av disse vitaminer, men vokste forøvrig bedre på alle media som ble prøvd. Robbins hevder at hybridene var bedre i stand til å syntetisere og utnytte pyridoxin og nikotinamid.

Hansterile typer.

På minus-siden for F_1 -hybrider står at kryssingsarbeidet er arbeidskrevende og kostbart. Dessuten krever frøproduksjon et heilt annet ansvarsfullt til- syn, slik at en har garanti for at alt frøet en får, er resultatet av kontrol- lert kryssing. Emaskuleringen, fjerningen av pollenknappene innen kryssing, utgjør om lag halvparten av arbeidsforbruket. En har forsøkt å eliminere dette arbeidsstykke med å drepe pollenet med kjemikalier, men en har ennå ikke utviklet en sikker metode for dette. Av langt større praktisk interesse er bruk av genetisk hansterile typer som en av foreldrelinjene. Alle de han- sterile typer som er beskrevet i tomat (ca. 20), synes å være av resessiv natur, og som regel er pollensteriliteten 100 %, mens det hunnlige organ fun- gerer normalt. Det er stor variasjon mellom de enkelte typer med omsyn til hvor redusert pollenknappene er, og også hvor høgt arret stikker opp over

pollenknappsynderen. Sistnevnte er en ønsket egenskap, fordi det letter kryssingsarbeidet. Skal en holde ved like de hansterile linjer, kan det skje ved tilbakekryssing til den heterozygote typen:

$$\begin{array}{ccc} \text{ms/ms} & \times & \text{ms/+} \\ & \downarrow & \\ \frac{1}{2}\text{ms/ms} & : & \frac{1}{2}\text{ms/+} \end{array}$$

Bare halvparten av avkommet vil i gjennomsnitt være hansterilt. Den fertile halvpart er uønsket ballast i arbeidet, og det er ønskelig å eliminere denne på et tidlig tidspunkt. Det kan skje om en f.eks. kan finne bladkarakterer koplet til ms-genet. Gode bladkarakterer som viser sterk kopling til hensiktsmessige ms-gener, har imidlertid vært vanskelig å finne.

Bruk av hansterile typer har også den fordel at de kan hindre risikoen for enkelte sjølfrodde frukter som en har ved fertile morplater.

En har tenkt seg at hansterile planter + villbier under visse ideelle klimavilkår kunne være grunnlaget for en rasjonell og billig F_1 -frø produksjon.

Kombinasjonsevne.

Det første skritt i heterosisforedlingen er å finne sorter eller linjer som viser god kombinasjonsevne. Ifølge Moore & Currence (1950) er en sorts egen yteevne i tomat et visst mål for hvordan den egner seg i heterosisforedlingen. Men ennå bedre, ifølge de samme forfattere, er gjennomsnittsavlingene av hybridene for en serie kryssinger hvor de enkelte linjer går igjen.

For å få et inntrykk av hvordan 5 sorter egnet seg i kombinasjonsforedling, ble en serie kryssinger utført i Grønsakforsøka, N.L.H. En forutsatte at gjennomsnittutbyttet av enkle kryssinger er et godt mål for "combining ability". (Moore & Currence, 1950). De sortene som var med, var følgende:

C: Bonner Beste Toftø P 44. En normalvoksende type som i norske forsøk hadde vist seg å være den best skikkete for friland (Persson, 1953). Den utmerker seg ved å gi en tidlig og stor avling.

D: Grøttheims busk. Busktomat som ble valgt ut p.g.a. tidlighet og resistens mot Phytophthora infestans. Minuskarakterer er at fruktene er av ujevn størrelse, og for det meste små og svært riflete.

I: Immun Prior Beta II. Normalvoksende potetbladet, valgt ut p.g.a. ekstrem tidlig fruktsetting av jamne, slette frukter. Minuskarakterer er at plantene

svake og lett mottakelig for sjukdom. Særlig fruktene angripes lett av Phytophthora. De fleste av fruktene er toppformete og ender i en spiss, en karakter som i regelen syner en korrelasjon med potetblad.

5: Puck er en busktomat med dvergkarakter. Den ble valgt ut for sitt friske, frodige lauvverk (rugosablad) og et stort tall fruktanlegg som imidlertid under vår sommer har vanskelig for å nå modning. Fruktene har en rund, regelmessig form. En mangel er at fruktene er så godt skjult i lauvverket at det ikke i fullt monn kan gjøre seg nytte av solvarmen. Dette gjør også at gråskimmel kan herje svært om det er fuktig vær.

7: Farthest North er en busktomat som ble valgt ut fordi blomstringen er uvanlig rik. Av mindre gode egenskaper er at fruktene er svært små, og de faller lett av. Plantene er også små, og vektavlingen blir liten pr. areal-enhet.

Når det gjelder sortenes alminnelige dyrkingsegenskaper på friland i Norge, kan en sammenfatte det slik at en av disse sortene (C) nærmer seg de krav en stiller til god frilandstomat i Norge. To av disse sortene (5 og D) lå noe tilbake for denne ut fra helhetsinntrykket, men hadde visse egenskaper som i og for seg var meget verdifulle (5: pen fruktform og stor fruktsetting, D: friske frukter og tidlig avling). Til slutt lå to av sortene avgjort tilbake ved vurderingen av den alminnelige dyrkingsverdien. Til gjengjeld hadde de en ekstrem tidlig fruktsetting. Etter flere års prøvedyrking av disse sortene vil en på grunnlag av deres dyrkingsverdi gi dem følgende rang: C, D, 5, I, 7. For å få et inntrykk av de ulike sorters verdi i foredlingsarbeidet, ble det utført en serie kryssinger, og hybridene ble dømt.

Tabell 6. Bedømming av handelsverdi av en del tomathybrider.

Kombinasjon	Gruppdeling basert på tidlighet, sjukdomsresistens og alminnelig handelsverdi.
C x D	I. Kombinasjoner som ble bedømt bedre enn målestokken Bonner Beste.
C x 5	
5 x D	
C x 5 x D	
I x C x 5 x D	
7 x C	II. Kombinasjoner som ga et dårligere resultat enn målestokksorten.
7 x D	
7 x 5	
7 x I	
I x C x 5	
I x D x 5	
7 x C x 5	
7 x C x 5 x D	

Resultatet av denne enkle undersøkelse falt i tråd med påstanden om at sortenes egen dyrkingsverdi er et holdepunkt for hvordan de er egnet for hybridiseringsarbeidet. I og 7 har i hvertfall i de enkle kryssinger ikke kunnet hevde seg. Forfatteren har ikke funnet særlig støtte for den oppfatning at jo mer ulike foreldrelinjene er, desto større heterosiseffekt. En har bl.a. fått tydelig heterosiseffekt i en kryssing mellom sortene Dansk eksport og Bonner Beste. Skilnaden mellom disse sortene er av uvesentlig kvantitativ natur (Persson, 1953).

Summary.

A general survey of the botany, the cytology and the genetics of the tomato is given. - Tournefort should be credited with having established Lycopersicon as a separate genus in the year 1694. - The botanical key characters, which separate Lycopersicon from Solanum, are as follows: The anthers of Lycopersicon are opened by longitudinal splits. The tips of the anthers are sterile. The anthers of Solanum shed the pollen from terminal pores. - Lycopersicon has 2 subgenera: Eulycopersicon and Eriopersicon. Types within Eulycopersicon have glabrous red or yellow fruits suitable for food. The plants are self-fertile, showing no clear photoperiodic response. - The species within Eriopersicon have hairy fruits, the colour of which is white green or yellow white, with some purple or lavender stripes. The fruits are not suitable for food. The plants are insect-pollinated and show short-day reaction. - The phylogeny of Lycopersicon is discussed from a morphological and a cytotaxonomical view. The limited geographical distribution and the restricted number of species and varieties are indications of Lycopersicon being a relatively young genus. L.esculentum and L.hirsutum seem to be farthest apart on the phylogenetical tree. - The cross incompatibility between species of Lycopersicon appear to be of a genetical nature rather than chromosomal. The natural habitat of Lycopersicon is in South-America, in the coastal area west of the Andes, from Equator to 30° south.lat. - The cultivated tomato, as a cultural variety, has most likely originated in Mexico.

A couple of methods for obtaining useful PMC-preparations are described, together with some meiotic details. - The value of trisomes in the mapping of the chromosomes is pointed out. The characteristics of haploids, triploids, and tetraploids are mentioned.

It is preferable to use the same symbols as in the Drosophila nomenclature. - So far, about 150 tomato genes have been described, and 120 or more, heritable traits, with a less known genetical background, recorded. An alphabetical list of the more well-known characters of a monogenetic nature is given.

The inheritance of important economical characters is discussed more fully. Fruit-shape and fruit-size are controlled by the major genes O, f and Lc. In addition a series of minor, additive genes are involved. - The inheritance of the fruit-size is rather geometrical than arithmetical. Fruit-colour is determined by the pigments of the skin and the flesh. The colour of the skin is controlled by the alleles y-y⁺. The colour of the flesh is controlled by the alleles r-r⁺, t-t⁺, B-B⁺ among others. - The content of vitamin C is a function of environment and genetic constitution. A negative correlation seems to exist between the vitamin C content and fruit-size. Earliness is controlled by a series of genes, some of which are probably located on the chromosome 2. Here the constitution dpOs apparently gives about 20 days earlier ripening than d⁺p⁺O⁺s⁺. - The flavour is controlled by a series of separate factors, as contents of different sugars, acids, aromatic compounds, and consistency. So far, genetic studies in this field have been very restricted.

Our knowledge of the genetic principles of the disease control in tomatoes is steadily increasing. Especially L.e.pimpinellifolium and L.peruvianum have proved to be good sources of resistance. The cooperation between research workers in this field is of great importance for the obtainment of practical results in a rational and economical manner. The genetic control of the following diseases is discussed: Leaf mould, Late blight, Corky root, TMV-virus, Spotted wilt, Fusarium, Septoria leaf spot, and Root-knot nematode. The greatest obstacle encountered in the breeding for disease resistance is the spontaneous occurrence of new physiological races. In a breeding program for resistance one should try to obtain a combined resistance to several diseases simultaneously, and to include as many physiological races as possible in the same inoculum.

Tomato is principally an autogamous crop, and the breeding methods developed for self-pollinated plants may be applied. The backcross method is useful if it is desired to transfer one, or a few, genes from one type to another.

Heterosis breeding in tomatoes seems to be worth while since positive traits from both parents tend to combine in the F₁ hybrid.

Litteratur.

Afify, A. (1933). The cytology of the hybrid between *Lycopersicum esculentum* and *L.racemigerum* in relation to its parents. *Genetica* 15:225-240.

Alexander, L. J., Hoover, M.M. (1955). Disease resistance in wild species of tomato. Res.Bull. 752. Ohio Agric.Exp.St., Ohio, pp 1-76.

- Anguillaria, L. (1561). *Simplice dell' eccellente M.L.A., Liwuali in piu Pareri a diversi nobili huomine scritti appaiono, Et Nuovamente da M.Giovanni Marinello mandate in luce.* In *Vinegia 1561.* Etter Jenkins, 1948.
- Becker-Dillingen, J. (1950). *Handbuch des gesamten Gemüosebau*, pp 1-856. Paul Parey, Berlin.
- Barham, W.W., Ellis, D.E. (1952). Resistance to late blight and southern bacterial wilt. *Rep. of the Tomato Genetics Coop. No.2.*
- Bailey, D.L. (1950). Studies in racial trends and constancy in *Cladosporium fulvum* Cooke. *Canad.J.Res.Sect.C.* 28:535-65.
- Barton, Donald W. (1950). Pachytene morphology of the tomato chromosome complement. *Americ.Jour. of Botany*, 37:639-643.
- Barton, Donald W. (1951). Localized chiasmata in differentiated chromosomes of the tomato. *Genetics* 36:374-381.
- Barton, D.W., Butler, L., Jenkins, J.A., Rick, C.M. & Young, P.A. (1955). Rules for nomenclature in tomato genetics. *Journal of Heredity* 46:22-26.
- Belling, J., Blakeslee, A.F. (1924). The configurations and size of the trivalents of 25 chromosomes *Daturas*. *Proc.Nat.Acad.Sci.* 10:116-120.
- Bewley, W.F. (1950). *Commercial Glasshouse Crops.* Country Life Ltd. London, pp 1-509.
- Bonde, R., Murphy, E.F. (1952). Resistance of certain tomato varieties and crosses to late blight. *Bul. Maine Agr.Exp.Sta.* 497, pp 1-15.
- Bravenboer, L. (1957). Nieuwe mogelijkheden voor het enten van groentgewassen onder glass. *Med.Dir. van De Tuinbouw* 20:707-713.
- Brown, S.W. (1949). The structure and meiotic behavior of the differentiated chromosomes of tomato. *Genetics* 34:437-461.
- Busch, L.W. (1948). Investigations on *Phytophthora infestans* with respect to tomato late blight. *Proc.Canad.Phytophth.Soc.No.16*:p 14.
- Butler, L. (1951). New linkage groups in the tomato. *Jour. Hered.* 42:100-104.
- Butler, L. (1952). The linkage map of the tomato. *Jour. Hered.* 43:25-35.
- Candolle, A.P. de. (1884). *Origin of cultivated plants.* London 1884, pp 1-468.

Canner (1948). 106, (11):46.

Currence, T.M. (1938). The relation of the first chromosome pair to date of fruit ripening in the tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Genetics* 23:1-11.

Currence, T.M., Larsson, R.E., Virta, A.A. (1944). A comparison of six tomato varieties as parents of F_1 lines resulting from the fifteen possible crosses. *Proc.Amer.Soc.Hort.Sci.*45:349-352.

Currence, T.M., Fogle, H., Moore, J.F. (1951). Breeding tomatoes for ascorbic acid content. *Proc.Amer.Soc.Hort.Sci.* 58:245-253.

Ferguson, W., Lyall, L. og Racicot, H.N. (1952). Tomato breeding for resistance to *Phytophthora infestans*. (Mont) de By. Methods of inoculation and preliminary results. *Sci.Agric.* 32:57-66.

Gallegly, M.E. (1952). Physiologic races of the tomato late blight fungus. *Phytopath* 42:461-462.

Gottschalk, W. (1951 a). Untersuchungen am Pachytän normaler und röntgenbestrahlter Pollenmutterzellen von *Solanum lycopersicum*. *Chromosoma* 4:298-341.

- " - (1951 b). Der Vergleich von Röntgen und chemisch induzierten Chromosomenmutationen im Pachytän von *Solanum lycopersicum*. *Chromosoma* 4:342-358.

- " - (1951 c). Das Verhalten der Nucleolen während der Meiosis von *Solanum lycopersicum*. *Chromosoma* 4:503-520.

- " - (1954). Die Chromosomenstruktur der Solaneen unter Berücksichtigung Phylogenetischer Fragestellungen. *Chromosoma* 6:539-626.

Griffing, Bruce (1952). Contribution of the genotypes and environmental effects to the relationships existing among tomato yield components. *Genetics* 37:588-589.

Heitz, E. (1929). Heterochromatin, Chromozentren, Chromomeren. *Ber.D'tsch. Bot.Ges.* 47:274-284.

Jenkins, J.A. (1948). The Origin of the cultivated tomato. *Econ. Botany* 2:379-392.

- Jenkins, J.A., MacKinney, G. (1953). Inheritance of carotenoid differences in the tomato hybrid, yellow x tangerine. *Genetics* 38:107-116.
- Jones, D.F. (1917). Dominance of linked factors as a mean of accounting for heterosis. *Genetics* 2:466-479.
- Langford, A.N. (1948). Autogenous necrosis in tomatoes immune from *Cladosporium fulvum* Cooke. *Canad. J. Res. C.* 26:35-64.
- LeRosen, A.L., Went, F.W., Zechmeister, L. (1941). Relation between genes and carotenoids of the tomato. *Proc. Natl. Acad. Sci. (U.S.)* 27:236-242.
- Lesley, M.M. (1926). Mutation in diploid and triploid tomatoes. *Genetics* 11:267-279.
- Lesley, M.M. (1938). The relation between satellite size and nucleolus size in three races of *Solanum lycopersicum*. *Genetics* 23:485-493.
- Lesley, M.M. & Lesley, J.W. (1935). Heteromorphic A chromosomes of the tomato differing in satellite size. *Genetics* 20:568-580.
- " - (1941). Parthenocarpy in a tomato deficient for a part of a chromosome and its aneuploid progeny. *Genetics* 26:374-386.
- Lesley, J.W. (1926). The Genetics of *Lycopersicum esculentum*. Mill. The trisomic inheritance of "dwarf". *Genetics* 11:352-354.
- " - (1928). A cytological and genetical study of progenies of triploid tomatoes. *Genetics* 13:43.
- " - (1937). Crossing-over in tomatoes trisomic for the "A" or first chromosome. *Genetics* 22:297-306.
- Lesley, J.W., Lesley, M.M. (1953). Fruitfulness, fertility and parthenocarpy in tetraploid species hybrids of *Lycopersicon*. *Jour. Hered.* 6:261-264.
- Lincoln, R.E. & Porter, J.W. (1950). Inheritance of Beta-carotene in tomatoes. *Genetics* 35:206-211.
- Lindstrom, E.W. (1941). Genetic stability of haploid, diploid and tetraploid genotypes in the tomato. *Genetics* 26:387-397.
- Lindstrom, E.W. & Koos, A.K. (1931). Cytogenetic investigations of a haploid tomato and its diploid and tetraploid progeny. *Amer. J. Bot.* 18:398-410.
- Linné, C.v. (1753). *Species plantarum*, etter Muller (1940).

- Luckwill, L.C. (1943 a). The genus *Lycopersicon*. Aberdeen Univ. Study 120.
- " - (1943 b). The evolution of the cultivated tomato. Royal Hort.Soc.Jour. 68:19-25.
- MacArthur, J.W. (1934). Linkage groups in the tomato. J.Genet. 29:123-133.
- MacArthur, J.W. (1941). Size inheritance in the tomato fruits. Jour.Hered. 32:291-295.
- MacArthur, J.W. & Butler, L. (1938). Size inheritance and geometric growth processes in the tomato fruit. Genetics 23:253-268.
- MacArthur, J.W. & Chiasson, L.P. (1947). Cytogenetic notes on tomato species and hybrids. Genetics 32:165-177.
- Miller, Gard.Dict.Abr.ed. 4, 3, 1754. Etter Muller (1940).
- Moore, J.F. & Currence, T.M. (1950). Combining ability in tomatoes. Tech.Bull. 188 Univ. of Minn.Exp.St. pp 1-21.
- Muller, C.H. (1940). A revision of the genus *Lycopersicon*. U.S.D.A. Misc. Publ. 382.
- Norris, D.C. (1949). Spotted wilt resistant tomato varieties. Aust.Plant dis.Rec. 1:36-37.
- Paddock, E.F. (1950). A tentative assignment of the *Fusarium*-immunity locus to linkage group 5 in tomato. Genetics 35:683-684.
- Paddock, E.F. og Alexander, L.J. (1952). Cauliflower, a new recessive mutation in tomato. Ohio J.Sci. 52:327-334.
- Persson, A.R. (1953). Gransking i frilandstomat. Forskn. og Fors. i Landbr. 4:229-252.
- Porte, W.S. og Wellman, F.L. (1941). Development of interspecific tomato hybrids of horticultural value and highly resistant to fusarium wilt. U.S.D.A. Circ. 584.
- Powers, L. (1945). Relative yields of inbred lines and F_1 -hybrids of tomato. Botan.Gaz. 106:247-268.
- " - (1951). Gene analysis by the partitioning method when interactions of genes are involved. Botan.Gaz. 115:1-23.

- Rick, C.M. (1947). Partial suppression of hair development indirectly affecting fruitfulness and the proportion of crosspollination in a tomato mutant. *Am.Naturalist* 81:185-202.
- Rick, C.M. (1951). Hybrids between *Lycopersicon esculentum*, Mill. and *Solanum lycopersicoides* Dun. *Proc.Natl.Acad.Sci.(U.S.)*. 37:741-744.
- Rick, C.M. og Barton, D.W. (1952). The primary trisomics of *Lycopersicon esculentum*. *Genetics* 37:617-618.
- Rick, C.M. og Butler, L. (1956). Cytogenetics of the tomato. *Advances in Genetics VIII*:267-382.
- Rick, C.M. og Lamm, R. (1955). Biosystematic studies on the status of *Lycopersicon chilense*. *Am.J.Botany* 42:663.675.
- Rick, C.M. og Sawant, A.C. (1956). Factor interactions affecting the phenotype expression of the jointless character in tomatoes. *Proc.Am.Soc.Hort.Sci.*
- Rick, C.M. og Baughn, C.G. og Hall, B.J. (1956). Three new hybrid tomatoes. *California Agriculture* 10:4-5 og 10.
- Robbins, W.J. (1941). Growth of excised roots and heterosis in tomato. *Am.J.Bot.* 28:216-225.
- Schaible, L., Cannon, O.S. og Waddoups, V. (1951). Inheritance of resistance to *Verticillium* wilt in a tomato cross. *Phytopathology* 41:986-990.
- Sengbusch, R.v. og Weissflog, J. (1933). Die Züchtung von wohlsmeckenden Tomaten, die züchterische Bedeutung des Zucker und Säuregehaltes. *Der Züchter*, 5. Jahrg. 169-173.
- Shoemaker, J.S. (1947). *Vegetable growing*, pp 1-506. John Wiley & Sons, New York.
- Tomato Genetics Cooperative. Reports no. 1, 1951; no. 2, 1952; no. 3, 1953; no. 4, 1954; no. 5, 1955; no. 6, 1956; no. 7, 1957; no. 8, 1958. Dep. of Veg. Crops Univ. of Calif.
- Tomes, M.L., Quackenbush, F.W., Nelson, O.E. og North, B. (1953). The inheritance of carotenoid pigment systems in the tomato. *Genetics* V. 38:117-127.

Tournefort, P. (1694). Elements de Botanique. (Etter Jenkins, 1948).

Uppcott, M. (1935). The cytology of triploid and tetraploid *Lycopersicum esculentum*. J.Genet. 31:1-19.

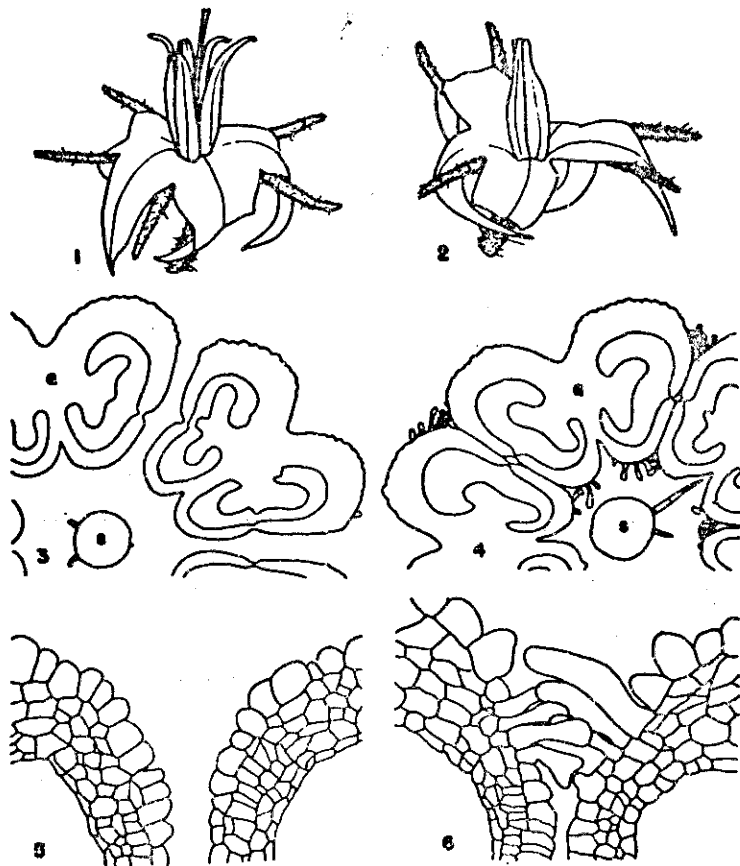
Vavilov, N.I. (1926 a). Studies on the origin of cultivated plants. Bull.Appl.Bot.Genet. & Plant Breed. 16:(2):1-248.

- " - (1926 b). Mexico and Central America as the principal centre of origin of the cultivated plants of New World. Bull.Appl.Bot., Genet. & Plant Breed. 26:135-199.

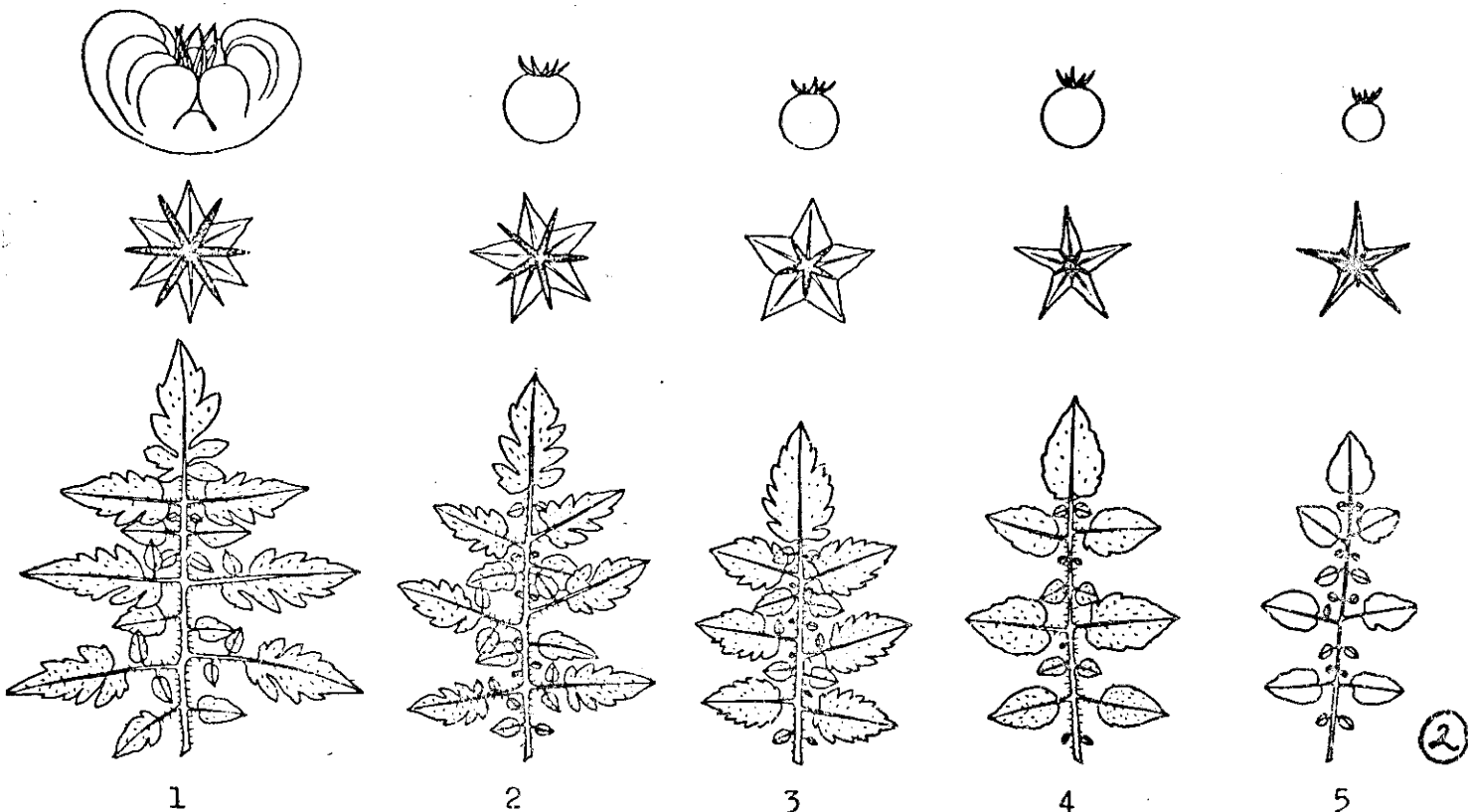
- " - (1940). The new systematics of cultivated plants.

Watson, R.D. og Heinrich, E.C. (1951). The inheritance of resistance to tobacco mosaic viruses in interspecific tomato crosses. Phytopathology 41:944.

Winkler, H. (1909). Über die Nachkommenschaft der *Solanum* Prophanbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. Z.Botan. 2:1-38.



Mutasjonen dl som fører til at pollenknappene viker fra hverandre. Årsaken er at hårkledningen er sterkt redusert. En dl-blomst er vist til venstre og en normal til høyre. dl-blomsten mangler hår som binder pollenknappene sammen. Nederst til høyre ser en hvordan pollenknappene blir holdt sammen av hårene. (Etter Rick, 1947)



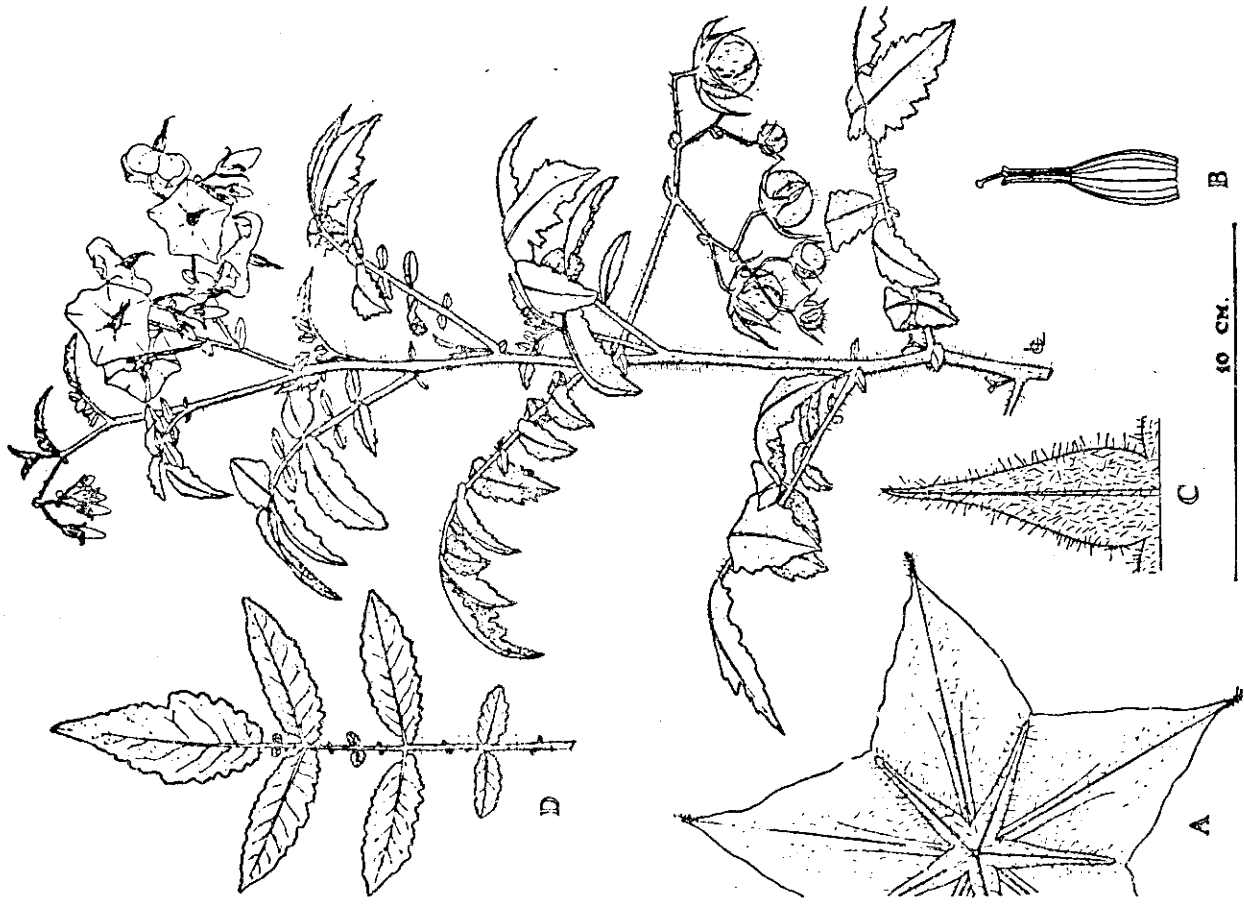
Innenfor L. esculentum er det mange botaniske typer som skiller seg fra hverandre både i vekstmåte, blad-, blomst- og fruktkarakterer. Her er fem underarter som Luckwill (1943 a) beskrev. 1=typicus, 2=galeni, 3=humboldtii, 4=intermedium, 5=pimpinellifolium (ført opp som egen art av Luckwill). Bladstørrelse, x 1/4, blomst, x 1/1, og frukt, x 1/2. (Luckwill, 1943 a)



10 CM.

3

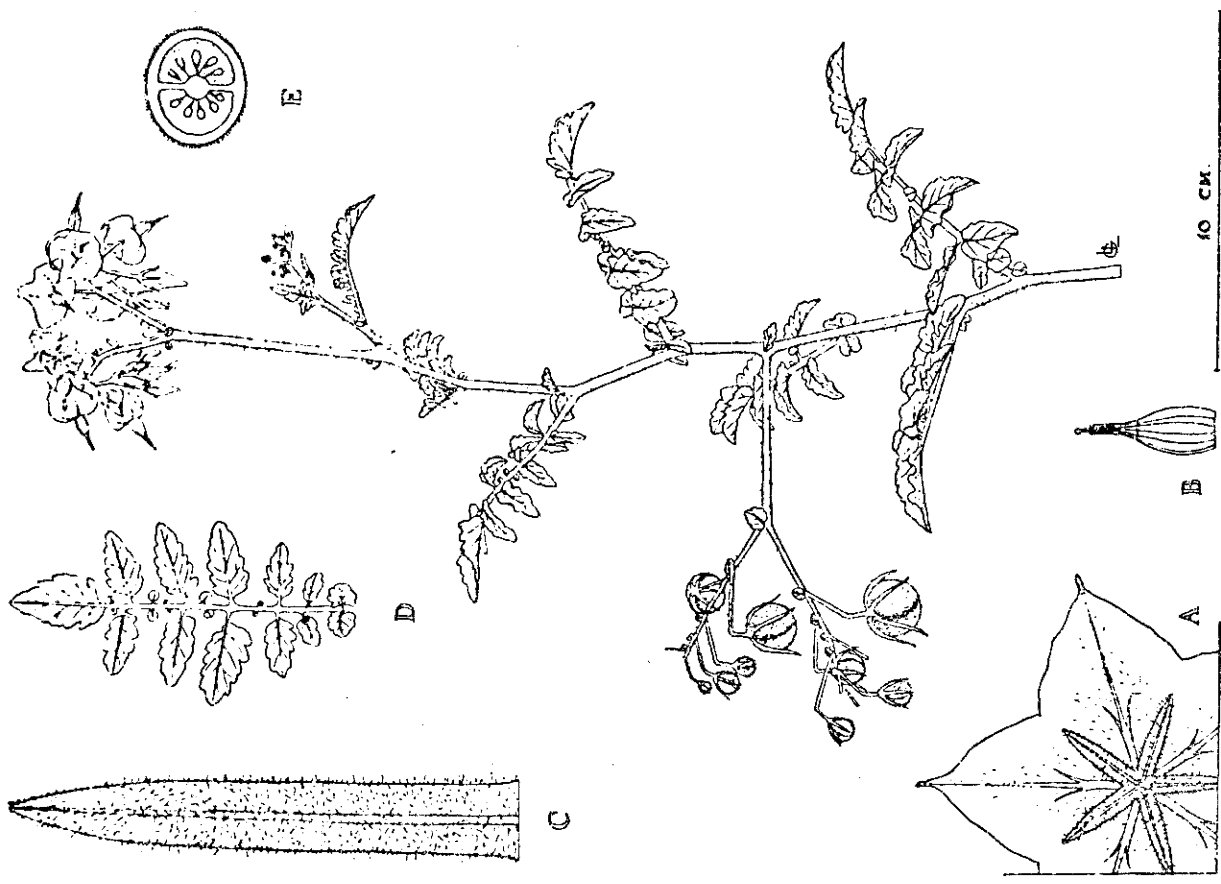
L. cheesmanii er en vill art innenfor Eriopersicon som synes å stå relativt nær den dyrkede tomat, f.eks. når det gjelder bladkarakter minner den noe om pimpinellifolium. A=blomst bakfra, x 2. B=pollenknappcyllinderen, x 2. C=begerblad, x 5. D=blad, x 1. E=endeblad, x 5. (etter Luckwill, 1943 a)



10 CM.

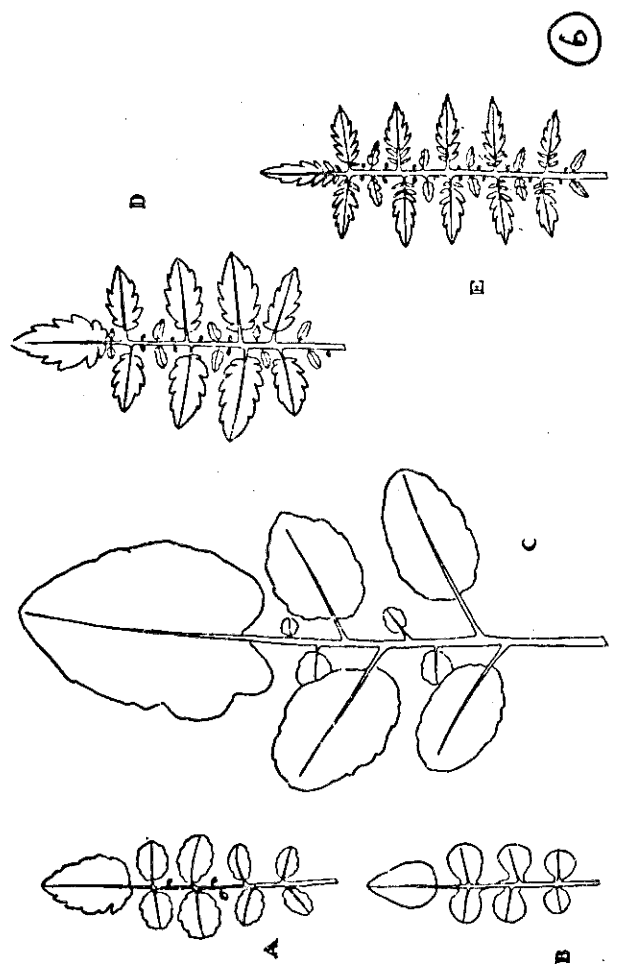
4

L. hirsutum har svært lite til felles med den dyrkede tomat. Det er en robust plante med store lyse gule blomster. A=blomst bakfra, x 2 B=pollenknappcyllinder og arret, x 2. C=begerbladsegmet fra frukt, x 2. D=blad, x 1/2. (etter Luckwill, 1943 a)



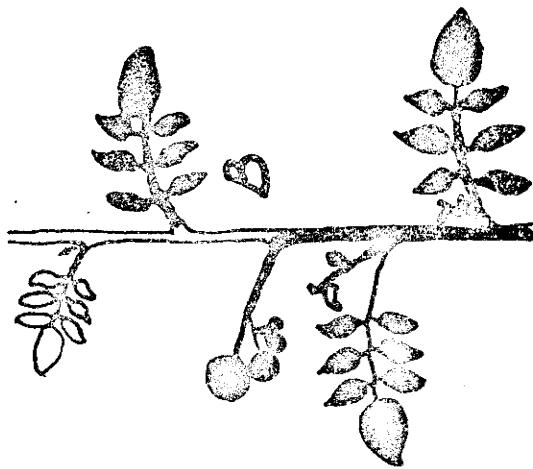
L. peruvianum underart *puberulum*. A=blomst bakfra, x 2, B=pollenknappcylander og griffel, x 2, C=begebladsegnet av frukt. D=blad, x 1/2, E=gjennomskåret frukt, x 1. (Etter Luckwill, 1943 a).

5



A-D bladtyper av underarter av *L. peruvianum*. A-typicus, B-typicus var. *regulare*. C-commutatatum, D-puberulum, E er blad av arten *L. chilense*. (Etter Luckwill, 1943 a).

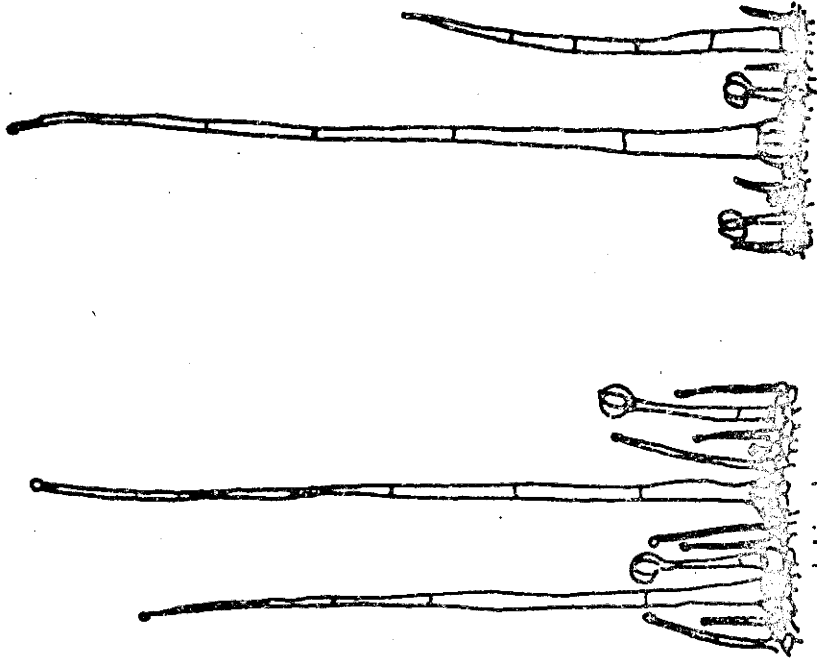
6



Morfologisk ender veksten av midtstengelen hos tomat i en blomst, slik at den stengelen en ser er et sympodium dannet av flere sideskudd (A). Men dette forhold kan være vanskelig å iakta direkte fordi det øverste blad under klasen er forskjjøvet i lengderetning p.g.a. den kraftige sideskudd-vekst (B).

(7)

Skala 1 mm



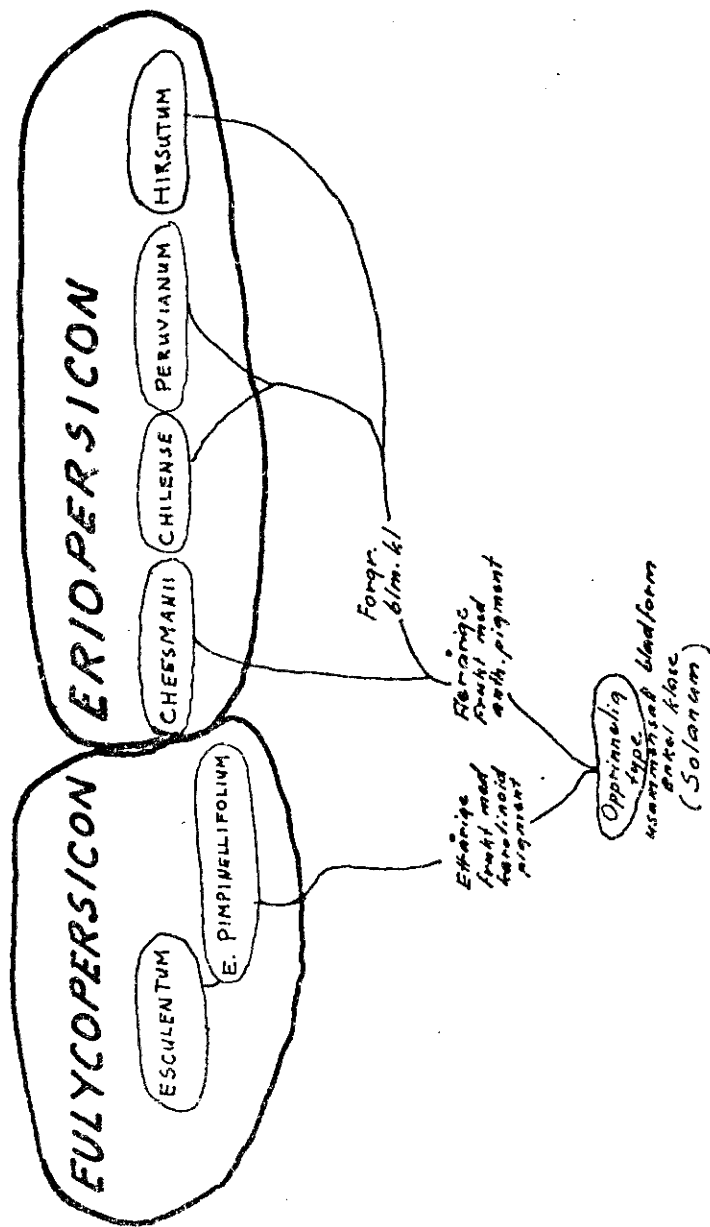
L. hirsutum

L. esculentum

L. pimpinellifolium

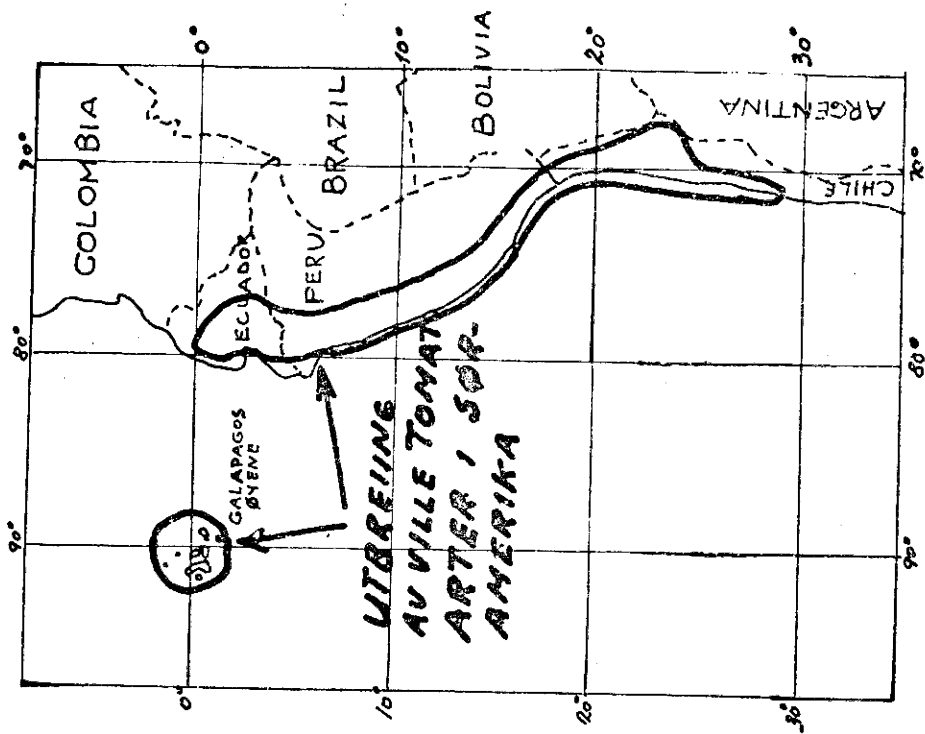
Hårkledningen til 3 tomat-typer som avviker meget fra hverandre med omsyn til glatthet. Den sterke hårmasse hos L. hirsutum fremkommer særlig ved den store frekvens mellom lange hår. Glattheten hos pimpinellifolium skyldes mangelen på lange og mellomlange hår. (Tegnet på grunnlag av Luckwill, 1943 a).

(8)

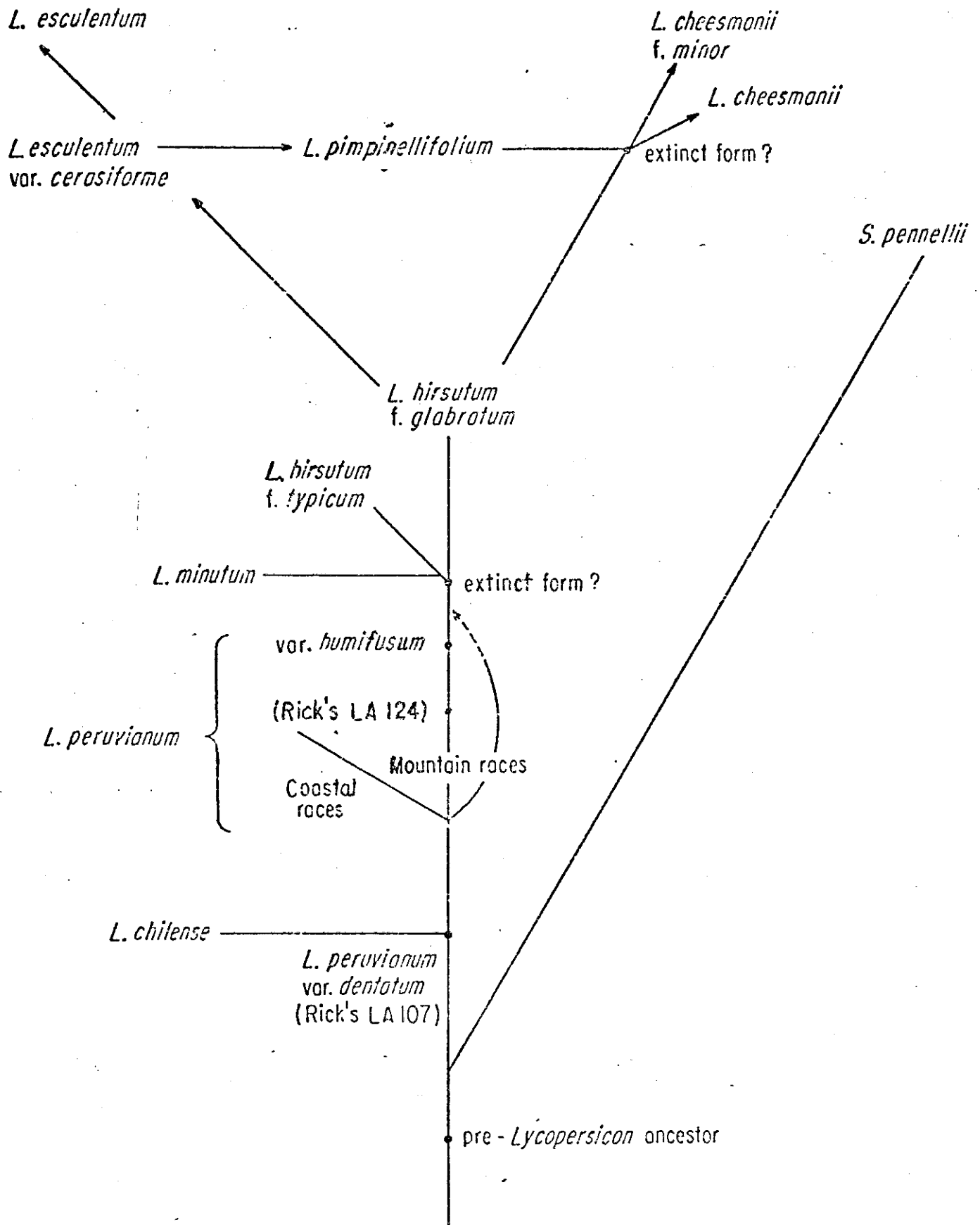


(9)

Et forsøk på å sette opp et flyogenetisk stamtre for Lycopersicon. En går ut fra at L. stammer fra Solanum og at delingen mellom de to underslektene Eulycopersicon og Eriopersicon skjedde relativt tidlig. På grunnlag av morfologiske, fysiologiske og biologiske skilnader må en anta at artene L. esculentum og L. hirsutum står lengst fra hverandre flyogenetisk sett. (Delvis etter Luckwill, 1943 a).



De ville tomatarter hører heime i Sør-Amerika vest for Andesfjellene. Av spesiell interesse er den store typerikdom som fins på Galapagos-øyene. Men ennå er det mange uklare punkter når det gjelder artstilhøve og distribusjon av villartene innen Lycopersicon. (Delvis etter Luckwill, 1943 a).



Fylogenetisk tre, satt opp p.g.a. morfologiske og reproduktive karakteristikk.

(Etter QUIROS, C.F. Phylogeny of the tomato species)

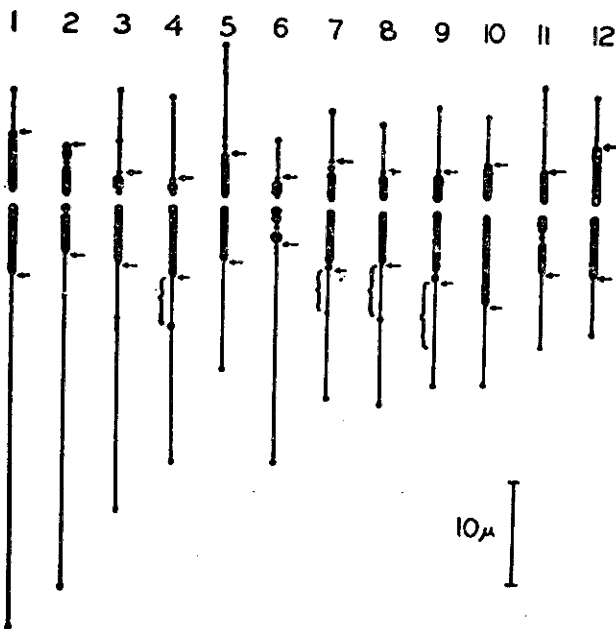
Pachytën-kromosom



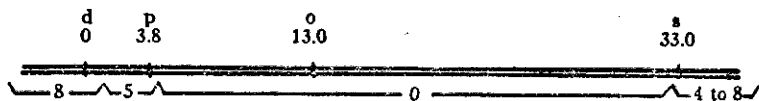
Mitotisk metafase kromosom

Kromosom 2 hos tomat i pachytën og i mitotisk metafase. Pilen viser punktet hvor nukleolen er festet. (Etter Brown. (1949)

(11)

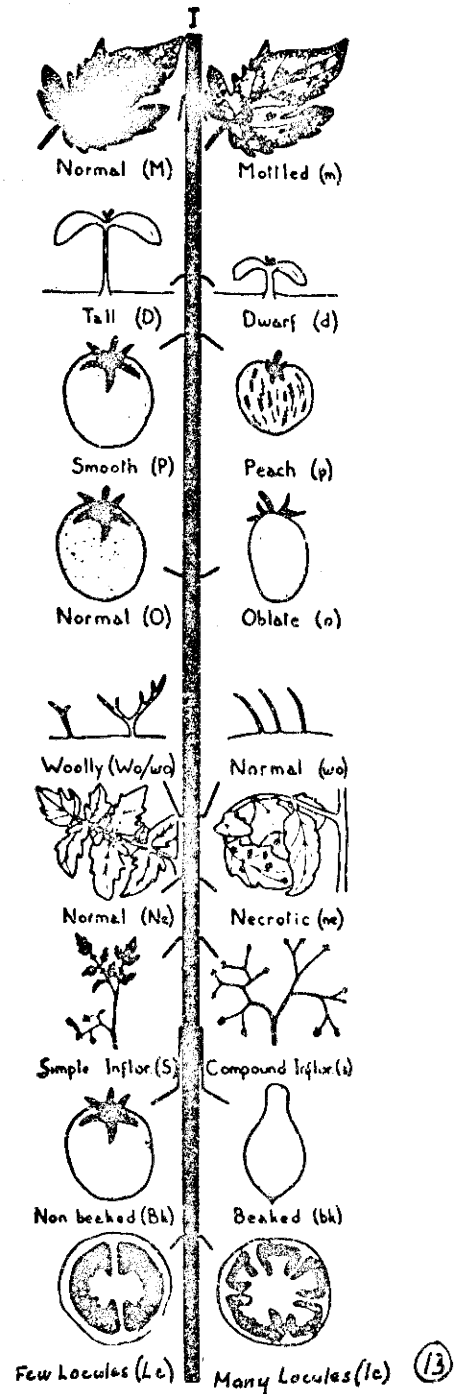


Kromosomkartet til L. esculentum. Kromosomene er ordnet etter lengden i pachytën-stadiet. De små pilene angir hvor den kromatiske delen slutter, (Etter Barton, 1950).



Kromosom 2 (koblingsgruppe I) synes å romme faktorer for tidlighet. Tallene over kromosomene angir plasseringen av genene og tallene under står tilnærmet for virkning på modningstid i dager. (Etter Currence, 1938).

(14)

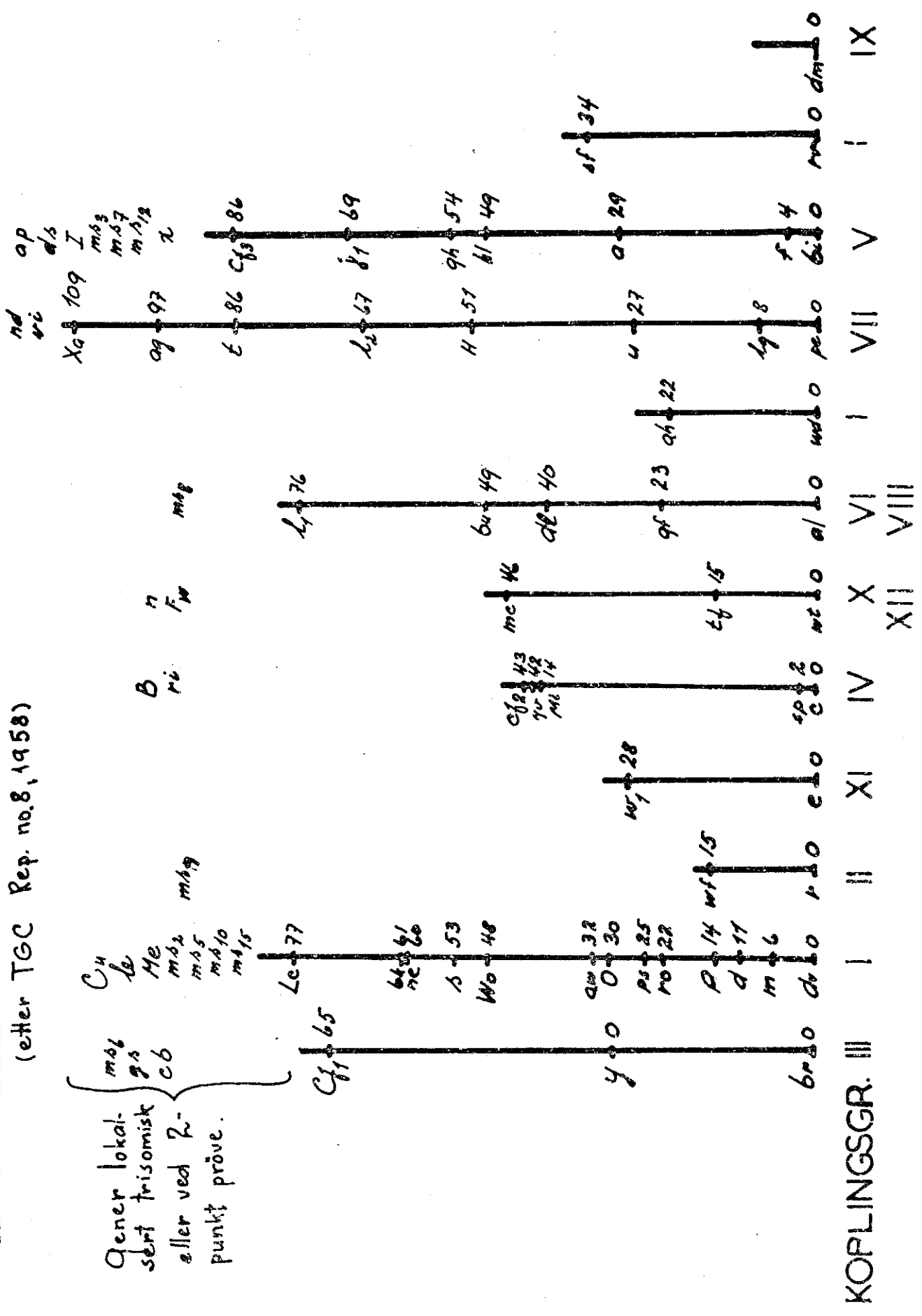


Koblingsgruppe I "kromosom 2) hos tomat med en del av de kjente karakterer illustrert. For tiden har denne koblingsgruppe flere kjente gener enn noen annen. (Etter Butler, 1951).

GENKART I TOMAT

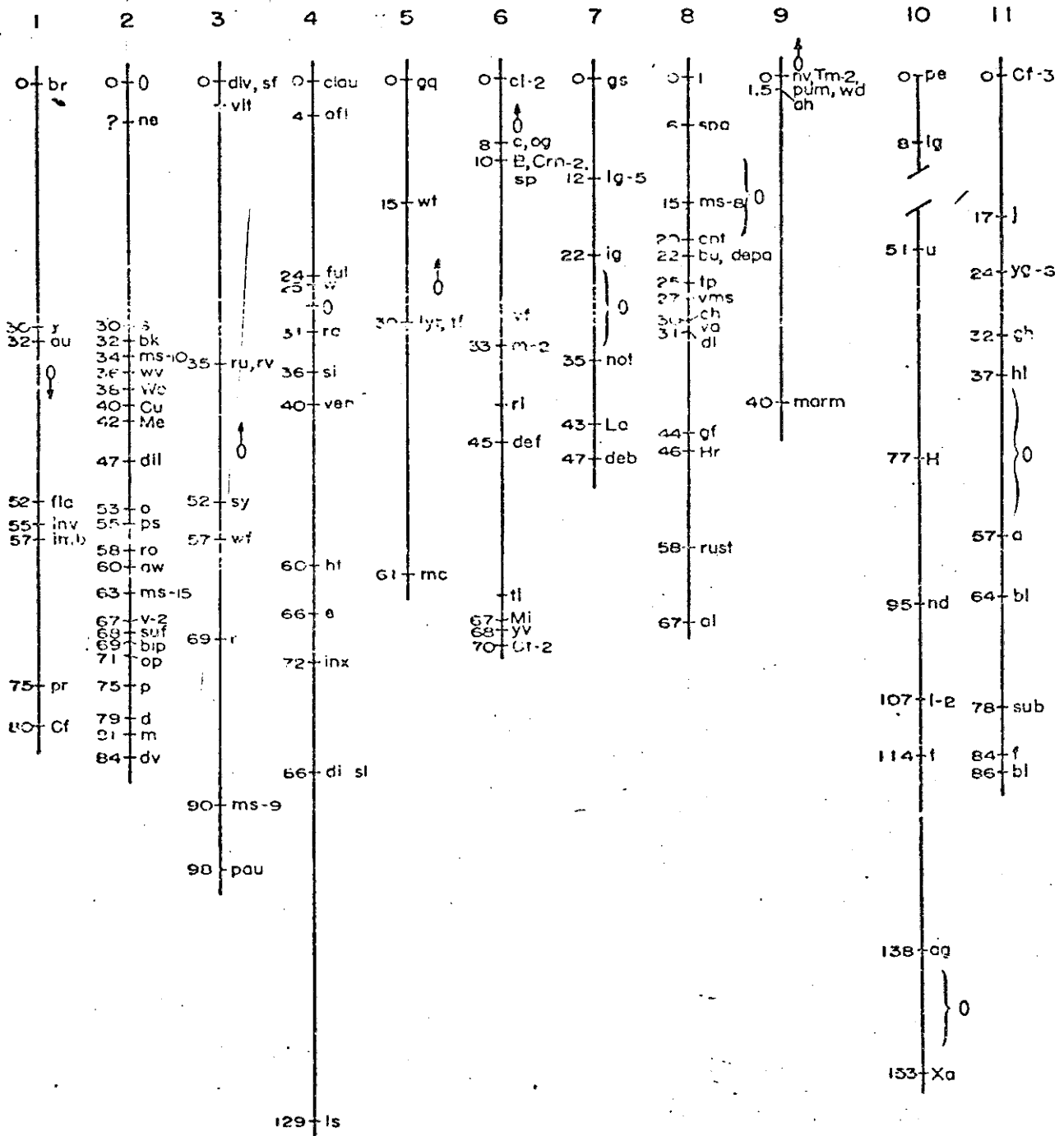
(etter TGC Rep. no. 8, 1958)

Gener lokal-
sent trisomisk
eller ved 2-
punkt prøve.



KOPLINGSGR. III I II XI IV X VI I VII V I IX
KROMOSOM 1 2 3 4? 6 7 8 9 10 11 12

CHROMOSOMES



Genes located by two-point or trisomic test only

cb	Lx	con	cm	Fw	inc	adp	deli	rela	oli	ap
Cf-4	ms-2	Cri ?	Ve	inf	int	no	ms-17?		ten	ds
in	pen	Od	vg	n	mu	um			vi	I
Jau	prun		w-4	sd	prc	yt				id
Lpg	sulf				yg-2					j-2
ms-E					yg-3					mh
per										ms-3
scf										ms-7
sit										ms-12
										neg
										pro
										x

○ - Approximate position of centromere

FIGURE 26 Revised linkage map of the tomato.