

FANQIE YICHUANXUE



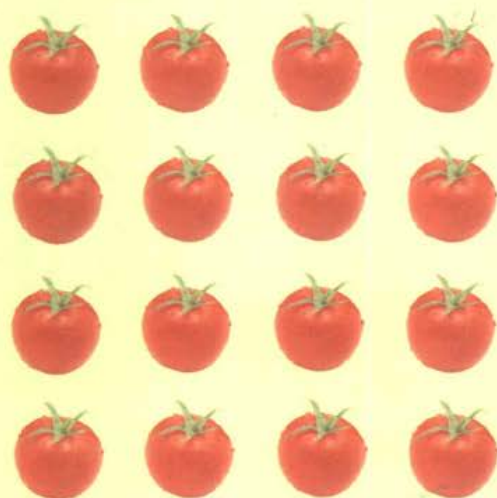
番茄遗传学

余诞年 吴定华 陈竹君 编著



湖南科学技术出版社

FANQIEYICHANXUE

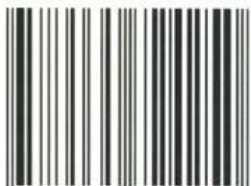


扉页题字:谈家桢

责任编辑:刘奇琰

封面设计:刘苏斌

ISBN 7-5357-2425-6



9 787535 724250 >

ISBN 7-5357-2425-6
Q · 40 定价:34.00 元

国家科学技术学术著作出版基金资助出版

余诞年 吴定华 陈竹君 编著

番茄遗传学

谈家桢题



湖南科学技术出版社

F
A
N
Q
I
E
Y
I
C
H
U
A
N
X
U
E

<http://www.hnstp.com>

邮购联系:本社服务一部 0731-4441720

番茄遗传学

编 著:余诞年 吴定华 陈竹君

责任编辑:刘奇琰

出版发行:湖南科学技术出版社

社 址:长沙市展览馆路66号

印 刷:国防科技大学印刷厂

(印装质量问题请直接与本厂联系)

厂 址:长沙市砚瓦池正街47号

邮 编:410073

出版日期:1999年5月第1版第1次

开 本:787mm×1092mm 1/16

印 张:21.25

插 页:7

字 数:534000

印 数:1~1600

书 号:ISBN7-5357-2425-6/Q·40

定 价:34.00元

(版权所有·翻印必究)

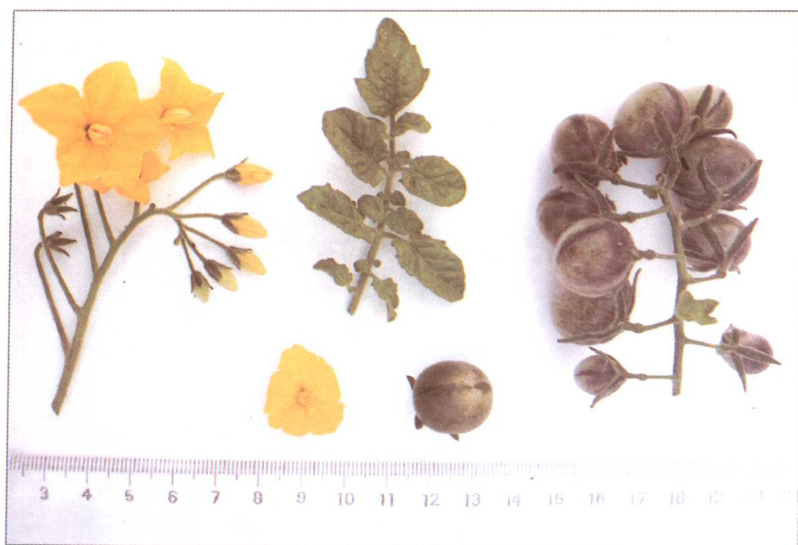


插图 1
秘鲁番茄
(*L.peruvianum* Mill.)

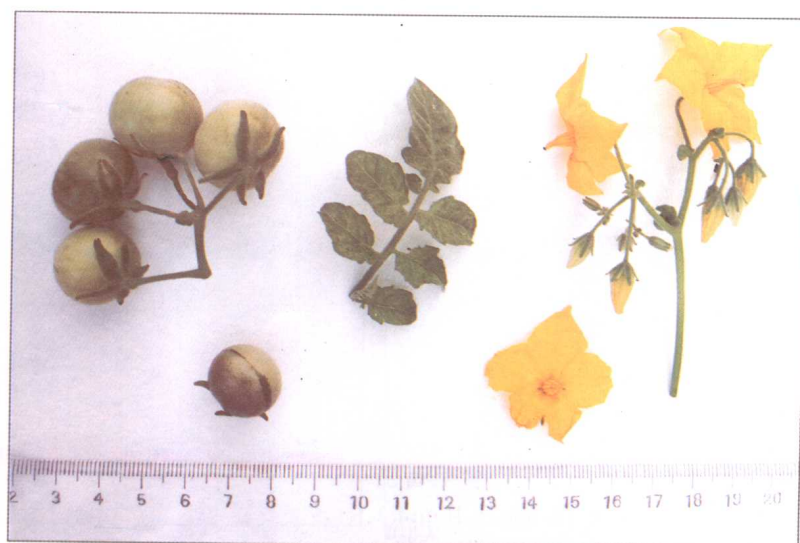


插图 2
智利番茄
(*L.chilense* Dun.)



插图 3
多腺番茄
(*L.glandulosum* Mull.)
(*L.peruvianum* var.*glandulosum* Rick)



插图 4
多毛番茄
(*L. hirsutum* Humb.et Bonpl.)



插图 5
多毛番茄
(*L. hirsutum* Humb.et Bonpl.)



插图 6
醋栗番茄
[*L. pimpinellifolium* (jusl) Mill.]



契斯曼尼番茄
(*L.cheesmanii* Riley.) (尖叶型)



插图 7

契斯曼尼番茄
(*L.cheesmanii* Riley.) (碎叶茎有毛型)

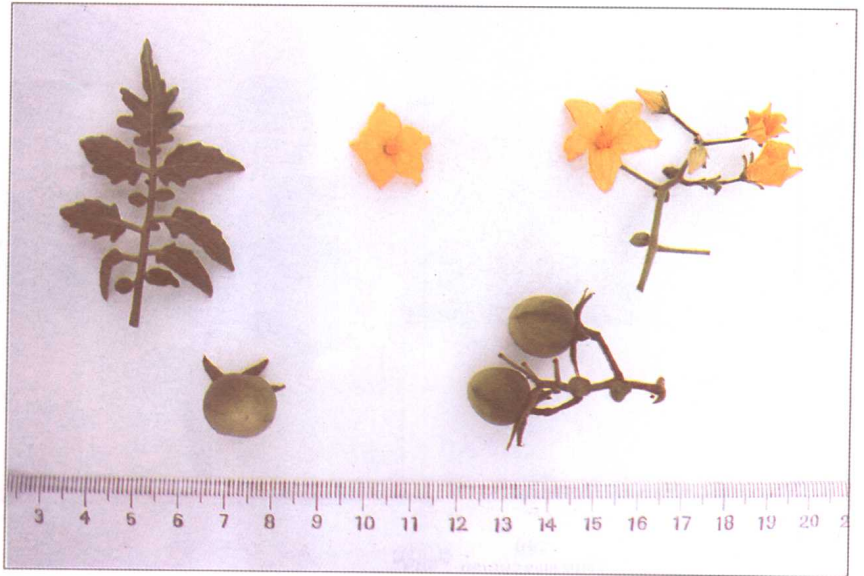


插图 8
小花番茄
(*L.parviflorum* Rick,
Kesicki,Fobes and Holle)



插图 9
克梅留斯基番茄
(*L.chmielewskii* Rick,
Kesicki,Fobes and Holle)



插图 10

潘那利番茄

(*Solanum pennellii* Correll

和 *Lycopersicon pennellii*)

[*L.pennellii* (Corr.)D'Arcy]



插图 11

类番茄茄

(*Solanum lycopersicoides* Dun.)

序

番茄是世界上总产量位列前茅的 30 种农作物之一，其研究文献数量高居蔬菜作物之首位。回顾现代农业发展史，市场需求只是提供农业发展的可能性，而科技的进步才使农业的发展成为现实。近年来农业的革新，几乎都涉及农作物的种质改良，“绿色革命”即是一场以种质改良为核心的农业革命。随着现代遗传学的迅猛发展，种质的研究已深入到分子水平，由于遗传操作技术的不断发展与应用，种质的改良前景越显宽阔，最近推出的耐贮存反义番茄就是高等植物转基因遗传操作成功应用的一例。番茄遗传研究历史悠久，如今已做到可以绘制分子标记的连锁图，使连锁图达到饱和已指日可待。在高等植物中，有如此完整、明晰的遗传资料，番茄可谓佼佼者。

本书首次向国内读者较完整、系统地介绍了番茄遗传学研究的概况，内容涵盖遗传学各个主要分支，涉及面较广，还设定章节专门讨论了育种的遗传学。此书内容有助于学科之间的沟通和互渗，对于从事蔬菜育种、植物遗传及相关领域和学科的研究人员、高等院校教师与研究生，以及其他有兴趣的学者，都将是一本有价值的参考书。希望本书的出版，将吸引更多的年轻学者投身于蔬菜园艺科学，为祖国园艺事业的发展，为 21 世纪人才辈出，并赶上国际水平而努力。

黄小玲

1996 年 9 月 27 日于美国洛杉矶

前 言

番茄是一种重要的经济作物，是全世界年产量最高的 30 种农作物之一，是世界范围内分布广、消费多的主要蔬菜；同时它又是生物科学研究中的一种重要试验材料，其遗传学的研究之深入和广泛，在有花植物中是少有的。鉴于番茄的经济意义和科学价值，面对我国科技和经济发展的需要，我们觉得有必要将这本涉及番茄的细胞遗传、数量遗传、分子遗传、群体与进化遗传，以及番茄的分类与种质等各分支领域的遗传学著述奉献给读者。期望园艺科学、遗传科学乃至整个生命科学有关的教学与研究人员携起手来，为推动我国番茄的研究向世界水平靠拢，使我国进入 21 世纪以后，在该领域处于领先地位。

本书的编写原则是兼顾农业或园艺科学以及与生物技术有关的教学、科研人员的需要，对一些遗传原理和新的实验技术作了必要的介绍；涉及基础理论部分的内容，尽量提供翔实、丰富的资料，而不是只简单地作结论；在每章后列出主要参考文献，以供查阅；许多章节紧扣育种学有关内容，使遗传学基本原理紧密结合育种，从而提高本书的实用性。

作为尝试，本书也是国内第一本全面介绍某一蔬菜植物遗传的专门著作。就番茄而言，可以说已概括了其遗传研究的方方面面，从最近一直回溯到本世纪初。但由于番茄的文献资料在蔬菜中是最丰富的，而我们所能涉猎的也只是其中一部分，因此编写中难免挂一漏万，敬请读者原谅！

最后，向热情支持我们，并为本书题写书名的遗传学泰斗谈家桢先生，以及身居海外，仍关心我国园艺事业发展而为本书作序的园艺学界前辈和师长黄小玲先生，致以衷心的感谢！

参加本书编写的有余诞年（第一章、第三章、第五章、第六章、第七章、第八章、第九章、第十一章、第十三章及第四章第五节、第六节）、吴定华（第二章、第九章、第十章、第十二章）、陈竹君（第四章）。在本书编写过程中，西北农业大学的王鸣同志原拟与我们合作，后因事务所赘未能如愿，我们深感遗憾，但在编写中得到他的积极热情的支持，为此我们特别表示感谢。编写中曾蒙季道藩先生等专家热情地对本书提出宝贵意见；本书的出版还得到复旦大学赵寿元先生的热心支持，在此一并致以谢意。

余诞年（海南师范学院）

吴定华（华南农业大学）

陈竹君（浙江农业大学）

1997 年 4 月于广州

目 录

第一章 结 论	(1)
第一节 番茄的经济和科学价值	(4)
第二节 蕃茄发展的历史回顾	(4)
第三节 番茄遗传的研究历史	(8)
第二章 番茄的分类和起源	(8)
第一节 番茄属及其在茄科中的分类地位	(8)
第二节 番茄属的物种及其茄属近缘物种	(11)
第三节 番茄物种的分布及种质资源的搜集、保存与应用	(18)
第三章 番茄的经典遗传及遗传学图	(27)
第一节 番茄性状的孟德尔式遗传及基因互作	(27)
第二节 生活力与分离比的偏离	(38)
第三节 连锁遗传及连锁遗传分析	(39)
第四节 番茄遗传学图及基因分布	(42)
第四章 番茄的染色体及细胞遗传学	(50)
第一节 有丝分裂	(50)
第二节 减数分裂	(51)
第三节 染色体	(54)
第四节 多倍体和非整倍体	(57)
第五节 基因的染色体定位	(66)
第六节 番茄的细胞质遗传	(74)
第五章 番茄的基因突变	(77)
第一节 番茄的基因符号及命名	(77)
第二节 番茄的形态突变	(78)
第三节 番茄抗病性的单基因突变	(88)
第四节 番茄的同工酶基因及分子标记	(90)
第五节 番茄的基因目录	(93)
第六章 番茄的分子遗传学研究(I) ——同工酶	(103)
第一节 番茄的等位酶	(103)
第二节 番茄同工酶的电泳和染色	(108)
第三节 番茄属 (<i>Lycopersicon</i>) 种间同工酶的比较及其种群分化	(111)
第四节 番茄同工酶的遗传研究及应用	(114)

第七章 番茄的分子遗传学研究(I) —— DNA 标记	(120)
第一节 RFLP 及遗传分析	(120)
第二节 <i>R45S</i> , <i>CAB</i> 和 <i>RBCS</i> 的遗传分析	(121)
第三节 <i>Act</i> (肌动蛋白) 基因的遗传分析	(132)
第四节 用 RFLP 构建番茄连锁图及分子标记作图的意义	(133)
第五节 RAPD 及其他多态性技术与遗传分析	(138)
第六节 分子标记的应用	(144)
第七节 RuBP 羧化酶的遗传研究和叶绿体、线粒体基因组分析	(154)
第八章 番茄数量性状及其遗传分析	(161)
第一节 数量性状的遗传分析	(161)
第二节 数量特性座位 (QTL) 及分子标记	(178)
第三节 杂种优势现象的分析及其利用	(194)
第九章 番茄的远缘杂交	(200)
第一节 番茄远缘杂交的育种成就及应用价值	(200)
第二节 番茄远缘杂交的不亲和性	(204)
第三节 番茄远缘杂种的不育性及它们的性状表现	(216)
第四节 杂交后代的遗传特点	(223)
第五节 远缘杂交在育种中的应用	(226)
第十章 番茄的组织培养和细胞融合	(229)
第一节 番茄的组织培养技术	(229)
第二节 番茄体细胞融合技术和体细胞遗传	(246)
第十一章 番茄进化遗传的研究	(263)
第一节 番茄的地理分化及种的多样性	(263)
第二节 番茄的群体及进化遗传的研究	(268)
第十二章 番茄的育种计划与遗传学	(283)
第一节 番茄的育种目标	(283)
第二节 番茄育种性状的遗传	(289)
第三节 番茄育种途径和方法	(304)
第四节 番茄杂交育种计划设计	(306)
第五节 番茄一代杂种选育的程序	(312)
第十三章 番茄良种的繁殖和遗传学	(317)
第一节 品种群体与交配系统	(317)
第二节 品种纯度与基因频率	(319)
第三节 品种混杂与基因流	(320)
第四节 品种群体演化与选择	(324)
第五节 留种群体含量与遗传漂变	(326)
第六节 突变的影响	(328)
第七节 种性“劣变”与现代进化理论	(329)
第八节 防止种性劣变的可能途径	(331)

第一章

绪 论

第一节 番茄的经济和科学价值

普通番茄 (*Lycopersicon esculentum* Miller) 是一种草本的多年生植物,但在栽培中往往作为一年生来种植。在番茄的栽培种内,由于长期的育种和选择,变异十分丰富,甚至超出了分类的形态界限,在生长习性、叶形、生长类型、花序、花器、果形、果色等方面均有许多变异。

番茄作为经济植物,其商品部分是果实,番茄果实富含维生素 A 和维生素 C,也有若干维生素 B,无机盐含量丰富,营养价值高(表 1-1)。

表 1-1 番茄果实的营养成分 (100g 可食部分含量) [引自斋藤等, 1981]

热量 (J)	水分 (g)	蛋白质 (g)	脂肪 (g)	碳水 化合物		钙 (mg)	钠 (mg)	磷 (mg)	铁 (mg)	维 生 素				
				糖类 (g)	纤维 (g)					A 效力 (I. U)	B ₁ (mg)	B ₂ (mg)	烟碱酸 (mg)	C (mg)
138	90.5	1.3	0.3	6.9	0.4	3	3	18	0.2	130	0.08	0.03	0.8	20

番茄生长发育的最适温度为昼温 24~26℃,夜温 18℃左右,高于 40℃或低于 5℃则停止生长。虽其生理习性总体而言属喜温性,但却具备适应干燥、冷凉气候的特点,并且不耐高温、多湿的典型热带气候。番茄也是喜阳性的作物,要求光照充足,但对日照长短并不敏感。对土壤要求通气良好,故宜排水良好、土层深厚、有机质多的土壤,但对土壤 pH 适应范围较广,最适范围是 pH6.2~6.4。

番茄在分类上属于茄科 (Solanoideae) 番茄属 (*Lycopersicon*),通常栽培的属于普通番茄种 (*L. esculentum*),但有的文献也仍有采用 *Solanum lycopersicum* 和 *Lycopersicon lycopersicum* 学名的。据最近的分类意见,认为番茄属内共包括 9 个种,除普通番茄外,还包括醋栗番茄 (*L. pimpinellifolium*)、契斯曼尼番茄 (*L. cheesmanii*)、小花番茄 (*L. parviflorum*)、克梅留斯基番茄 (*L. chmeilewskii*)、多毛番茄 (*L. hirsutum*)、智利番茄 (*L. chilense*)、秘鲁番茄 (*L. peruvianum*) 和潘那利番茄 (*L. pennellii*)。

番茄属主要分布于南美的厄瓜多尔至智利北部安第斯山脉西麓的太平洋沿岸地区,仅有契斯曼尼番茄是在太平洋中加拉帕哥斯群岛上才有分布的物种,但目前的栽培番茄则认为是

起源于墨西哥一带。番茄的野生种内蕴藏着丰富的种质资源，是栽培番茄品质、抗性 etc 品种改良工作中优良的遗传源泉。

番茄是近代发展起来的一种世界性农作物，由于它适应范围广、产量高、富含维生素类和糖类，以及在消费领域中有较广泛的用途，并在生产领域中有多种栽培方式，近一个多世纪以来，已发展成为广泛分布于世界不同地区的重要蔬菜作物，被列为全世界年总产量最高的 30 种农作物之一。其年总产量除马铃薯外远远高出其他蔬菜作物，而且也高于花生、苹果、椰子、甜菜和黑麦等其他重要经济作物。

根据 FAO 的统计，1987 年番茄年总产量已达 6136.3 万吨，约占世界蔬菜总产量的 15% 左右。据统计资料，1976~1986 年全世界番茄生产面积增加了 17%，总产量增长达 36%，单位面积产量提高了 16%，面积平均每年增加 3.84 万公顷，产量每年平均增长 158.8 万吨。

其产值按美国 1987 年生产的加工番茄来计算的话，当年加工番茄产量约 610 万吨，生产者所得达 3.8 亿美元左右。仅以此推算，全世界番茄年产将可使生产者获得 38 亿美元左右的利益。

我国 1987 年番茄总产统计为 532.4 万吨，仅占全世界总产的 8.7%，种植面积为 33.9 万公顷，则平均单产为 15.7t/ha。发展中国家平均单产为 17.0t/ha，世界平均单产则为 23.4 t/ha。据其他资料表明，平均单产较高的发达国家单产可达 50t/ha；以色列露地滴灌的单产记录为 80t/ha；保护地最高的单产为荷兰，达到 245t/ha。由此可以看出，我国番茄生产水平上的差距。

从市场消费角度来看，主要消费的是番茄的加工品，据美国的一项统计，1948~1983 年，美国人平均年消耗的加工番茄量从 6kg 上升到 8~10kg，增长了 50% 左右。从营养摄入的角度而言，番茄的维生素含量虽非蔬菜中的佼佼者，但在美国人均摄入维生素的来源中，从番茄摄入的量却是占第一位的。

上述数字不难看出，番茄在世界农业经济和农产品市场中所占有的地位，而我国与世界平均水平的差距颇大。

番茄不仅在经济领域中是一种重要的经济作物，在生命科学研究领域中，也有其不可忽视的地位。据统计，1970~1989 年，所发表的园艺学的学术论文中，蔬菜的论文约占 29.03%，是所有园艺作物中最多的；而以番茄作为材料进行研究的论文，则占蔬菜类论文的 27.97%，远远超过其他种类蔬菜的研究论文的数量。

番茄不仅是园艺科学中研究得较广泛和深入的蔬菜作物，而且也是遗传学、植物生理学、生物化学和生物工程等学科研究中的重要对象和试验材料。早在本世纪初，番茄已成为遗传学研究的对象，目前是少数几种具有完整的遗传学图及制作染色体图的植物之一，在经典的遗传连锁图上标有已确定的 242 个基因座位和 328 个基因；基因突变 1200 种以上已被鉴别，有成套的各类三体，可用于染色体作图。番茄果实性状的遗传在数量遗传中占有一定的地位，其果重的几何累加方式和尺度变换，至今仍是经典著作及教科书中的典型例子。随着近年来分子生物学领域的研究迅速发展，同工酶和 DNA 分子标记在基因组研究、遗传作图中越来越显示出它的优越性，而番茄也是首先用同工酶和 DNA 标记来充实遗传图的植物之一，除了经典的遗传学图外，已发表了分子图 (molecular map)。近年来随着 DNA 多态性检测技术的发展，RFLP, RAPD 和 AFLP 等分子标记已使番茄实现了“饱满的”遗传连锁图。在分子作图的基础上，番茄也是最早用分子标记对数量性状 (特性) 座位 (QTL) 进行作图的少数植物之一。至 1995 年，在近 800 篇的 RAPD 文献中，番茄约占 2.4% 左右。

由于番茄具有丰富的变异以及比较详细与比较清楚的遗传背景，自然会吸引生理学、生物化学和分子生物学等领域的研究人员的兴趣。例如，利用番茄的生理突变体进行生理机制的研究，番茄对低温、高温和盐浓度等环境胁迫的生理反应，以及对病害、虫害的生理反应等领域都取得了一定的研究进展；在高等植物的基因工程技术中，番茄可以说成为一种模式的植物，在转基因植物中，延迟成熟的转基因番茄是目前少数成功地被允许投放市场的基因工程作物之一。

番茄的经济和科学两个方面的应用价值，必然导致番茄种质保存和进化的研究，目前全世界“基因银行”(gene bank)所收集的番茄材料已达 3.2 万份之多，估计这些收集的材料已可覆盖地方“小种”(land race)总数的 90%和野生种的 70%左右，其搜集的完善程度可以与小麦及马铃薯类比，超过了其他作物(表 1-2)。

表 1-2 基因银行收集材料的估计数及其在世界范围的覆盖率

[引自 B. V. Ford - Llody, 1990]

作物		收集材料数	覆盖率(%)	
			地方种	野生种
谷物	小麦	410000	95	60
	水稻	215000	75	10
豆类	菜豆属	105500	50	10
	鹰嘴豆	25000	80	10
	木豆	22000	85	10
	豌豆	20500	70	10
	豇豆	20000	75	1
	蚕豆	10000	75	15
块根作物	马铃薯	42000	95	40
	木薯	14000	35	5
	薯蓣	10000	40	5
蔬菜	番茄	32000	90	70
	瓜类	30000	50	30
	十字花科	30000	60	25
	辣椒属	23000	80	40
	葱属	10500	70	20
	苋	5000	95	10
	秋葵	3600	60	10
	茄	3500	50	30
果树及其他	柿属	129	?	?
	阿月浑子	348	?	?
	油橄榄	541	?	?
	鳄梨	2234	?	?
	腰果	3600	?	?

目前，我国番茄种植、加工产业的发展水平和对番茄的研究规模，与我国经济和科技领域中所应占有的地位是远不相称的。我国番茄的年总产量大约只占世界年总产量的 8.7%左右，仅为我国蔬菜年生产总量的 4.8%左右；科学论文中全部以中文发表的园艺学文献只占全世界的 0.93%左右，其中蔬菜的当然更少，番茄的则更寥寥无几了。我国番茄遗传的研究是一个薄弱环节，应引起蔬菜科技界和植物遗传学界的重视。我们编写此书期望能在这方面

有所促进。在科技竞争日益激烈的今天,差距有助于我们清醒地看到我们的不足之处,同时也将激励我们迎头赶上世界先进水平。

第二节 番茄发展的历史回顾

根据历史记载,番茄是在16世纪由墨西哥传入意大利的,但现在从非洲的赞比亚、亚洲的婆罗洲(加里曼丹岛)以及夏威夷等太平洋岛屿上发现有野生樱桃番茄的分布。这是否还存在另一种尚未揭示的番茄传播历史和途径?有待进一步证实。已知最早关于番茄的文字记载是1554年意大利本草植物学家Pier Andrea Mattioli。据推论,当时传入意大利的也许是黄色果类型的番茄,因为当时在意大利称之为“Pomidoro”(即“金苹果”)。至今意大利文的番茄仍称为“Pomodori”,在法国又称为“Pommedamour”(“爱苹果”)。当时番茄传入欧洲以后,曾长期地只被当作观赏植物栽种,并认为不能食用。然而令人奇怪的是,番茄虽已分布到墨西哥,在北美大部分地区首次在记载中出现的时间却在1710年,而且也仍认为其果实有毒,不能食用而未普及栽培。直到1752年,英国方始用番茄作果子露的制作原料。1782年,番茄作为商品初见于罗马市场,并不迟于1830年已获得普及并成为受欢迎的必需食品。美国在市场上出现番茄商品大约是1847年前后。到1863年,已知有23个品种,20年以后就增加到几百个品种。1886年,密悉根农学院的L. H. Bailey开始对番茄品种进行了分类。约在1870年前后,也已有人开始实施番茄有计划的育种工作,开始了番茄有计划育种的历史。

据现有可考证的文字记载,番茄传入亚洲应在17世纪或更早一些。我国清初的《广群芳谱》(1708)中已有“番柿”的记载,但真正作为栽培则认为是在本世纪20~30年代的事。然而也不可否认的是,当时外国传教士携带番茄来我国,在教堂栽培的历史可能会更早一些。大约在30年代,我国才开始有大量种植并供应市场。如此推算,我国番茄栽培的历史也只有60~70年左右。

本世纪20年代以前,番茄育种工作主要依靠自发突变或在天然杂交的后代中进行选择,这种育种方法成功地育成了一批适应世界上不同地域环境的栽培品种。随着市场需要的发展,对番茄鲜食、加工等消费品质的要求不断提高,番茄生产发展,也对番茄栽培性能提出了各种更高的要求,这些需要促进了番茄育种工作的理论和技术的发展。本世纪20年代以后,通过杂交育种,育成了大量适合于不同需要的品种,大大地丰富了番茄的品种目录。自本世纪40年代,玉米杂种优势在生产上应用的成功,番茄 F_1 代的应用也随之广泛地发展起来。近年来,番茄品种的更替越来越频繁,几乎已经没有一个能在市场上(包括生产者市场)能保持10年以上优势的品种,这对番茄育种工作提出了更高的要求。大量利用野生近缘种质资源进行育种的育种计划,已为育成新的高品质、高抗病、高抗虫及抗逆性强的番茄品种作出了令人瞩目的贡献。近代分子生物学领域的高新技术,为番茄育种开辟了一条崭新的途径,细胞工程、染色体工程和基因工程技术将使番茄的种植和消费有可能扩展到新的领域。

第三节 番茄遗传的研究历史

番茄的栽培历史虽然不长,但在遗传学研究中,它却是最早被用于遗传研究的几种植物之一。早在1906年,C. C. Hurst在其“植物与动物的孟德尔式性状”一文中报道了番茄的性状遗传;1907年,V. P. Hedrick和N. O. Booth发表了“番茄的孟德尔性状”。1908年,H. L.

Price 和 A. W. Drinkard 发表了“番茄杂种的遗传”等论文；Hedrick 等的论文还提及番茄基因 $d-o$ 的共分离现象，首次涉及番茄的连锁遗传现象。随后，M. B. Crane(1915)报道了花序和果实性状的遗传。O. F. Johnes(1917)首次对番茄的连锁遗传进行了研究。W. S. Lindstrom(1924)报道了果实颜色与果实大小数量性状之间的遗传连锁，对番茄数量性状进行了遗传分析。J. W. Lesley 等(1925)报道了番茄的三倍体。同年，M. M. Lesley 报道了番茄的染色体易位。Lindstrom 进一步报道了他对番茄遗传的研究。1926 年，J. W. Lesley 对番茄抗病品种及番茄三体(trisomic)、“矮生”基因的遗传作了报道。同年，Lindstrom, J. W. MacArthur 均对他们在番茄连锁遗传方面的研究作了报道。1928 年，C. A. Jorgense 报道了番茄-马铃薯的周缘嵌合体；J. W. Lesley 则报道了番茄三倍体(triploidy)后裔细胞学和遗传学的研究；而 MacArthur 则首次报道了番茄 I, V, VI 3 个连锁群。1929 年，J. W. Lesley 和 M. M. Lesley 报道了番茄染色体的断裂和突变；Lindstrom 则报道了番茄单倍体突变。1931 年，MacArthur 报道了含有番茄 15 个基因的 6 个连锁群。1932 年，T. M. Currence 报道了番茄生长习性的连锁、番茄质量性状与数量性状的遗传联系；Lindstrom 报道了番茄第 1 染色体上的基因。1934 年，MacArthur 将番茄的已知基因划分为 10 个连锁群，并对 21 个基因进行了描述，此外对番茄果实大小、数量基因的作用进行了研究。1935 年，Lindstrom 对四倍体番茄的数量基因分离作了报道。1936 年，J. W. Hadfield 论述了番茄杂种优势的商业化。1937 年，P. F. Plesetsky 等报道了番茄 F_1 早熟性状的超优势；A. F. Yaeger 报道了番茄果实大小和形状发育的遗传研究。1938 年，Currence 报道了番茄第 1 染色体与果实成熟天数之间的对应关系；MacArthur 与 J. Bulter 报道了番茄果实大小中几何增长的遗传方式。1939 年，E. S. J. Hatcher 论述了番茄的杂种优势；J. W. Lesley 和 M. M. Lesley 报道了对番茄雄性不育的研究；L. Power 发表了普通番茄与醋栗番茄杂交中，区分数量性状基因互作性质的研究报告。1941 年，Butler 和 MacArthur 分别发表了他们对番茄果实大小遗传的研究结果；C. B. Lyon 则报道了普通番茄与醋栗番茄杂交早期阶段的遗传研究；W. S. Porte 报道了番茄种间杂种对萎蔫病的高度抗性及其园艺价值；Power 对番茄种间杂种数量性状及生育期的遗传作了进一步的研究报道。1941 年，L. J. Alexander 等对当时番茄属抗病种质的应用作了综述；而 G. B. Reynard 等则报道了番茄品种和种的维生素 C 含量的比较研究。1944 年，Currence 等对番茄的杂种优势及其利用作了研究报道；而 P. G. Smith 则报道了番茄种间杂种胚培养的研究。1945 年，Porte 等报道了普通番茄和秘鲁番茄的杂交；Porwer 报道了番茄 F_1 和自交系间产量关系；C. M. Rick 对番茄遗传性雄性不育的田间筛选作了报道。1946~1950 年间，有不少关于番茄抗病、抗虫育种的报道发表。其间，MacArthur 等(1947)发表了番茄种和杂种的细胞遗传学研究；P. Young 和 MacArthur 对番茄的园艺性状作了论述；J. A. Jenkins(1948)论述了栽培番茄的起源；Rick 对普通番茄在原产地和其传布地区内的授粉习性作了讨论；D. W. Barton 则对番茄粗线期染色体进行了详细描述，区分了番茄 12 条染色体。1951 年，Butler 报道了番茄新的连锁群，接着在 1952 年发表了番茄的遗传连锁图，这张连锁图是以连锁群编号的，与后来发表的以染色体编号的连锁图不同，12 个连锁群中已标示了 37 个基因的座位，此外还对除雄性不育之外的 42 个单因子突变作了描述。1955 年，Barton 等首次报道了番茄遗传的基因命名规则，编制了第一个番茄基因目录，并正式采用染色体编号来排列连锁图。1956 年，Rick 和 Butler 对番茄的细胞遗传学作了详细的综述，并将连锁群的编号与染色体编号之间的对应关系作了说明，其中编目的基因已达 118 个，遗传学图上标出的基因座位已有 46 个，是当时少数几种具有详细遗传学图的生物之一。1960 年，C. D. Clayberg 等发表了