

Gentechnisch veränderte Kartoffelpflanzen sind resistent gegen die Krautfäule

Susanne Brunner, Christian Vetterli, Heinz Krebs, Thomas Hebeisen, Jörg Romeis und Michael Winzeler
Agroscope, 8046 Zürich, Schweiz

Auskünfte: Susanne Brunner, E-Mail: susanne.brunner@agroscope.admin.ch



Kartoffelpflanzen wurden in einer Vegetationshalle unter feldähnlichen Bedingungen angezogen und mit *Phytophthora infestans* inokuliert. Die Kontroll-Sorten entwickelten starke Krautfäulesymptome (Pflanzen in der Mitte und rechts), die gentechnisch veränderten Pflanzen waren hingegen resistent (links).

(Foto: Roger Wüthrich, Agroscope)

Einleitung

Die Kraut- und Knollenfäule ist in der Schweiz und auch weltweit die bedeutendste Krankheit im Kartoffelanbau. Sie wird durch *Phytophthora infestans* verursacht, einen Erreger, der zur Klasse der *Oomycetes* (Eipilze) gehört. Bei starkem Befall wird das gesamte Kraut (Krautfäule) zerstört und auch die Knollen können infiziert werden (Knollenfäule). Dies kann zum Totalausfall der Ernte führen. Da sich die Krankheit nur bei feuchtwarmem Wetter entwickeln kann, ist ihre Befallsstärke starken jährlichen

Schwankungen unterworfen (Musa-Steenblock und Forrer 2006). Im Mittel führen die Landwirte in der Schweiz jährlich sieben bis acht Fungizidbehandlungen gegen *P. infestans* durch, um ihre Ernte zu sichern. Diese Applikationen kosten nicht nur Zeit und Geld, sondern belasten auch die Umwelt.

Eine nachhaltigere Lösung ist der Anbau von resistenten Kartoffelsorten. Einzeln in Kartoffelsorten vorhandene Resistenzgene werden allerdings in kurzer Zeit vom sehr

anpassungsfähigen Krautfäule-Erreger überwunden. Das Verwenden mehrerer Resistenzgene kann diesen Prozess verlangsamen, da es für *P. infestans* viel schwieriger ist, mehrere Resistenzen gleichzeitig zu überwinden (McDonald und Linde 2002). Die sogenannten pyramidierten Resistenzen können zudem ein breiteres Spektrum an Erregerstämmen abdecken und einander ergänzen. Bis heute werden keine krautfäuleresistenten oder -toleranten Sorten grossflächig angebaut. Dies hat mehrere Gründe. Die Züchter müssen auf Resistenzgene aus wilden Kartoffelarten zurückgreifen, und diese lassen sich meist nur über Kreuzungen mit anderen Kartoffelarten stabil in die Speisekartoffel einbringen (Haverkort et al. 2009). Durch das Einkreuzen der Resistenz werden zudem günstige Kombinationen von Allelen, die beispielsweise den Ertrag oder die Speisequalität beeinflussen, aufgebrochen und müssen durch etliche Rückkreuzungen wieder hergestellt werden. Liegt allerdings im Genom der Wildpflanze ein Gen mit negativen Eigenschaften sehr nahe beim Resistenzgen, ist es praktisch unmöglich, dieses Gen loszuwerden ohne auch die Resistenz wieder zu verlieren (*linkage drag*). Bereits ein Defizit in einem der vielen Merkmale, die für Produzenten, die kartoffelverarbeitende Industrie oder die Konsumenten wichtig sind, kann ein Versagen der Neuzüchtung am Markt bedeuten. Wie oben erläutert müssten für eine dauerhaftere Resistenz zudem gleich mehrere Resistenzgene in eine Sorte eingekreuzt werden, was den Züchtungsaufwand nochmals vervielfacht.

Genau um diese Probleme zu lösen, könnten Methoden der Gentechnologie die klassischen Züchtungsmethoden sinnvoll ergänzen. Anstatt die Resistenzgene einzukreuzen, könnten sie mittels gentechnischer Methoden einzeln nacheinander oder auch mehrere gleichzeitig in eine bereits am Markt etablierte Sorte eingebracht werden, so dass deren erwünschte Sorteneigenschaften erhalten bleiben. Dass dieser Ansatz umsetzbar ist, zeigen folgende zwei Beispiele.

Das Sainsbury Laboratory (UK) hat die Kartoffelsorte Désirée mit dem *Rpi*-Gen (Resistenz gegen *Phytophthora infestans*) *Rpi-vnt1.1* aus der Wildkartoffel *Solanum venturii* transformiert. Als Selektionsmarker diente das in der Forschung routinemässig eingesetzte *nptII*-Gen, das Resistenz gegen das Antibiotikum Kanamycin verleiht. Feldversuche über drei Jahre (2010–2012) in Norwich (UK) zeigten, dass die entstandene gentechnisch veränderte (GV-) Linie Désirée + *Rpi-vnt1.1* selbst bei sehr hohem Krankheitsdruck vollständig resistent gegen *P. infestans* war. Infektionen traten nur bei alternden Pflanzen auf (Seneszenz), da sie die Resistenz bereits zurückfahren (Jones et al. 2014).

Zusammenfassung

Die Kraut- und Knollenfäule, die durch den Erreger *Phytophthora infestans* verursacht wird, ist die bedeutendste Krankheit im Kartoffelanbau. Um sie zu bekämpfen, werden grosse Mengen an Fungiziden eingesetzt. Resistente Kartoffel-Neuzüchtungen konnten sich bisher aufgrund von Defiziten bei den Anbau- oder Knolleneigenschaften im Vergleich zu den etablierten Kartoffelsorten nicht durchsetzen. Agroscope hat gentechnisch veränderte (GV-) Kartoffeln der beliebten Sorte Désirée untersucht, die an öffentlichen Forschungseinrichtungen in Norwich (UK) und in Wageningen (NL) entwickelt wurden. Diesen Kartoffeln wurden mittels gentechnischer Methoden ein oder zwei Resistenzgene gegen *P. infestans* aus verschiedenen Wildkartoffelarten übertragen. Agroscope hat diese Pflanzen nun unter feldähnlichen Bedingungen in einer Vegetationshalle angezogen und mit zwei virulenten Schweizer *P. infestans*-Isolaten inokuliert. Die GV-Pflanzen waren resistent, wohingegen die Ausgangssorte Désirée und weitere Vergleichssorten starke Krautfäulesymptome aufwiesen. Dies zeigt, dass die übertragenen Resistenzgene auch gegen in der Schweiz vorkommende *P. infestans*-Stämme wirksam sind.

Im Projekt *Durable Resistance in Potato against Phytophthora* (DuRPh) der Universität Wageningen, das von der niederländischen Regierung finanziert wurde, wurden sogenannte cisgene Kartoffelpflanzen hergestellt. Diese Pflanzen werden als cisgen bezeichnet, weil ihnen mittels Gentechnik nur Gene übertragen wurden, die aus kreuzbaren Arten stammen. Ein bis drei *Rpi*-Gene aus verschiedenen wilden Verwandten der Kartoffel wurden auf vier Kartoffelsorten übertragen. In Feldversuchen in den Niederlanden wiesen die cisgenen Kartoffellinien mit einzelnen *Rpi*-Genen je nach Gen einen leichten bis starken Krautfäule-Befall auf, während Linien mit pyramidierten *Rpi*-Genen vollständig resistent waren (Haverkort et al. 2016).

Wir wollten überprüfen, ob diese Kartoffellinien auch gegen in der Schweiz vorkommende *Phytophthora*-Stämme resistent sind. Hier werden die in einer Vegetationshalle durchgeführten Untersuchungen der drei Linien beschrieben, welche uns zur Verfügung gestellt wurden.

Material und Methoden

Pflanzenmaterial

Die GV-Kartoffellinie Désirée + *Rpi-vnt1.1* wurde am Sainsbury Laboratory (UK) mit Hilfe von *Agrobacterium tumefaciens* transformiert (Foster et al. 2009). Die cisgenen Kartoffellinien wurden an der Universität Wageningen hergestellt, ebenfalls durch *Agrobacterium*-vermittelte Transformation. Die Linie Désirée:*Rpi-vnt1.1* (Transformations-Event A15–31) trägt eine Kopie von *Rpi-vnt1.1* (Haesaert et al. 2015) und Désirée:*Rpi-sto1*:*Rpi-blb3* (Event A26–1679) je eine Kopie von *Rpi-sto1* aus der Wildkartoffelart *Solanum stoloniferum* und eine Kopie von *Rpi-blb3* aus *Solanum bulbocastanum* (Haverkort et al. 2016).

Neben der Ausgangssorte Désirée wurden als Kontrolle die Kartoffelsorten Jelly oder Panda sowie Agria und Bintje angepflanzt, die sich hinsichtlich ihrer Krautfäule-Anfälligkeit (gering, mittel- resp. hochanfällig) unterscheiden.

Versuchsdesign

Die Versuche fanden 2012, 2013 und 2014 statt. Die Versuchspflanzen wurden alle in der Vegetationshalle am Agroscope-Standort in Zürich-Reckenholz angezogen. In ihr herrschen feldähnliche Bedingungen (Aussentemperaturen, direktes Sonnenlicht, Wind; Romeis et al. 2007). Die vorgekeimten Knollen wurden jeweils zwischen Mitte Mai und Mitte Juni einzeln in einen mit homogener

Ackererde gefüllten Topf mit 25cm Durchmesser und 28cm Höhe gepflanzt. Die Pflanzen derselben Behandlung wurden nebeneinander in Topfhalter in die Vegetationshalle gestellt. Es wurde von Hand bewässert (das Dach der Vegetationshalle schliesst bei Regen) und keine Pflanzenschutzmassnahmen wurden vorgenommen. Es trat kein natürlicher Befall mit *P. infestans* auf.

Pro Kartoffellinie beziehungsweise -sorte und Behandlung wurden fünf Pflanzen verwendet. 2012 gab es drei Behandlungen: direkte Inokulation mit *P. infestans*-Isolat Rec 01–001 (siehe unten), indirekte Inokulation durch mit *P. infestans* Rec 01–001 infizierte Nachbarpflanzen und als Kontrolle keine Inokulation. 2013 und 2014 wurden jeweils zwei Sets von Pflanzen in einem Abstand von vier Wochen gepflanzt. In jedem Set gab es zwei Behandlungen: Inokulation mit *P. infestans* Rec 01–001 (erstes Set) bzw. *P. infestans*-Isolat Panda (zweites Set) und keine Inokulation.

Infektionstest mit *Phytophthora infestans*

Die Infektionstests wurden sechs bis sieben Wochen nach der Pflanzung der Knollen in einer Klimakammer bei konstant 19°C durchgeführt. Tageslicht drang durch eine seitliche Fensterfront ein und zusätzlich wurde die Beleuchtung (16 Stunden/Tag) zugeschaltet. Mittels feiner Wasserdüsen wurde die relative Luftfeuchtigkeit bei 72 % (2012) respektive 80 % (2013 und 2014) gehalten. Für die Infektionsversuche wurden Sporangien der in Zürich-Reckenholz gesammelten Polysporenisolate *P. infest-*

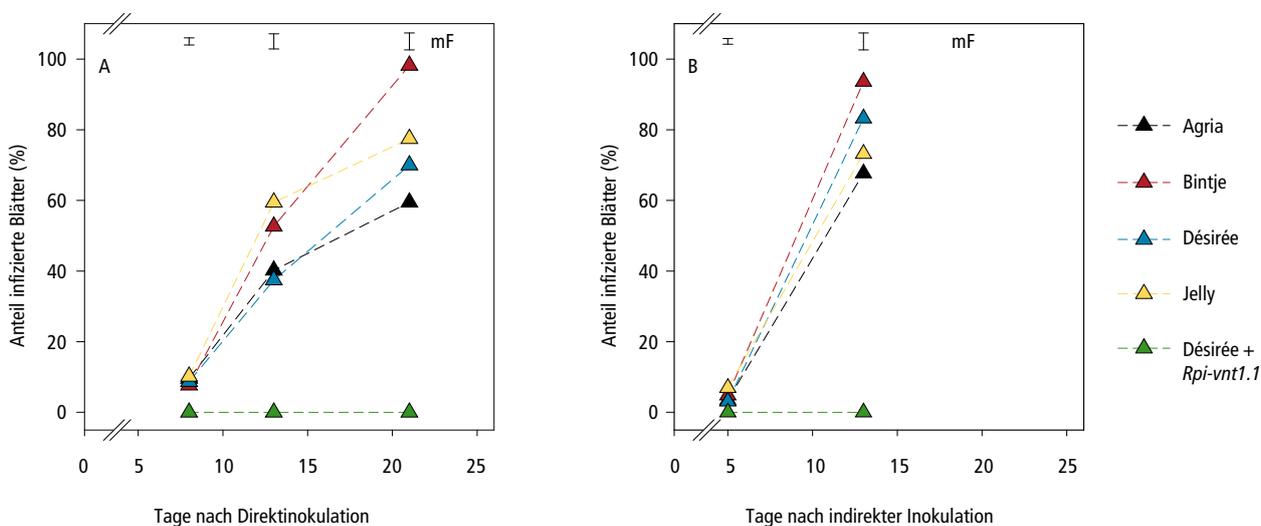


Abb. 1 | Krautfäule-Befallsentwicklung verschiedener Kartoffelsorten nach direkter (A) und indirekter (B) Inokulation mit *P. infestans* Rec 01–001 im Versuchsjahr 2012. Die Befallswerte entsprechen dem Durchschnitt von fünf Pflanzen ($n = 5$) und die Fehlerbalken dem Standardfehler.

ans Rec 01–001 (isoliert von der Kartoffelsorte Bintje) und *P. infestans* Panda (isoliert von der Kartoffelsorte Panda) von infizierten Knollenscheiben gewonnen, so dass die Virulenz der Isolate sichergestellt war. Bei der Direktinokulation wurde jede Pflanze mit 3 ml Sporangiensuspension in sterilisiertem Leitungswasser mit einer Dichte von $1,4 \times 10^5$ (2012), $1,8 \times 10^5$ (*P. infestans* Rec 01–001 2013), $2,4 \times 10^5$ (*P. infestans* Panda 2013) und $2,2 \times 10^5$ (2014) Sporangien/ml mittels Laborsprüher inokuliert. Bei der indirekten Inokulation wurden die gesunden Versuchspflanzen in die Klimakammer neben die direkt inokulierten Versuchspflanzen gestellt, die bereits Krautfäule-Symptome aufwiesen. Die *Phytophthora*-Befallsstärke wurde bestimmt, indem die Anzahl mit *Phytophthora* befallenen Blätter einer Pflanze gezählt und durch die Gesamtzahl der Blätter geteilt wurde. Nebst den Versuchen mit ganzen Pflanzen wurden auch Blattinfektions-Tests (*detached leaf assays*), wie von Krebs *et al.* (2013) beschrieben, durchgeführt. Dabei werden Kartoffelblätter abgeschnitten, mit Sporensuspension besprüht und in geschlossenen Plastikboxen auf feuchtem Filterpapier inkubiert.

Resultate

Resistenz bei direkter und indirekter Inokulation

Im ersten Versuchsjahr (2012) wurde die Kartoffellinie Désirée + *Rpi-vnt1.1* mit dem virulenten Schweizer Isolat *P. infestans* Rec 01–001 inokuliert. Als Vergleichssorten

wurde die Ausgangssorte Désirée sowie die am häufigsten in der Schweiz angebaute Sorte Agria gewählt, die beide eine mittlere Krautfäule-Anfälligkeit haben. Weitere Kontrollsorten waren Bintje mit hoher und Jelly mit ziemlich niedriger *Phytophthora*-Anfälligkeit (gemäss Sortenliste; Hebeisen *et al.* 2011).

Die Pflanzen wurden in der Vegetationshalle angezogen. Da die Halle eine für die Entwicklung von *P. infestans* zu niedrige Luftfeuchtigkeit aufwies, mussten die Pflanzen für den Resistenztest in eine Klimakammer transferiert werden. Eine Woche nach direkter Inokulation mittels Besprühen der Pflanzen mit Sporangien-Suspension traten die ersten Krautfäule-Symptome bei der Ausgangssorte Désirée sowie den anderen drei Kontroll-Sorten auf (Abb. 1A). Ihr Befall nahm innert den folgenden zwei Wochen stark zu, wobei Bintje wie erwartet am anfälligsten war. Jelly war bereits zwei Wochen nach der Inokulation sehr stark befallen und überraschenderweise noch anfälliger als Désirée und Agria. Désirée + *Rpi-vnt1.1* blieb hingegen über die ganze Versuchsperiode von drei Wochen frei von Krautfäule-Symptomen.

Ein zweites Set von Pflanzen wurde neben die acht Tage zuvor direkt inokulierten Pflanzen in die Klimakammer gestellt. Bei dieser indirekten Inokulation kann zwar die Menge der *Phytophthora*-Sporangien nicht kontrolliert werden, sie entspricht aber eher einer natürlichen Infektion im Feld. Innert fünf Tagen waren bereits deutliche Krautfäule-Symptome auf den Vergleichssorten erkennbar und nach knapp zwei Wochen war die Befallsstärke

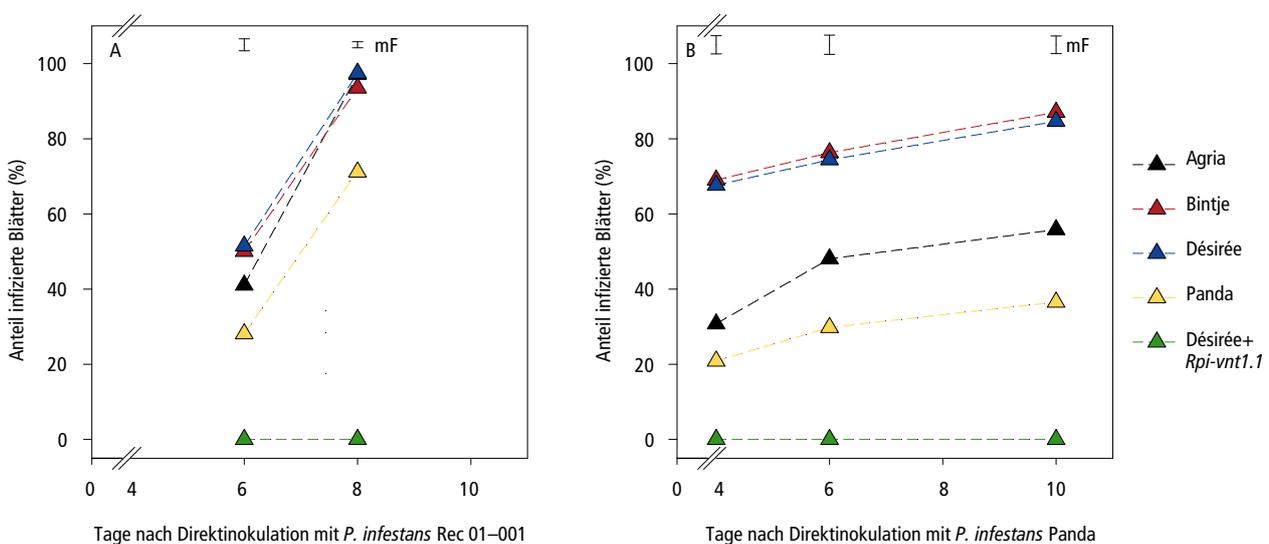


Abb. 2 | Krautfäule-Befallsentwicklung verschiedener Kartoffelsorten nach Inokulation mit den Isolaten *P. infestans* Rec 01–001 (A) und *P. infestans* Panda (B) im Versuchsjahr 2013 (n = 5, Fehlerbalken entsprechen dem Standardfehler).

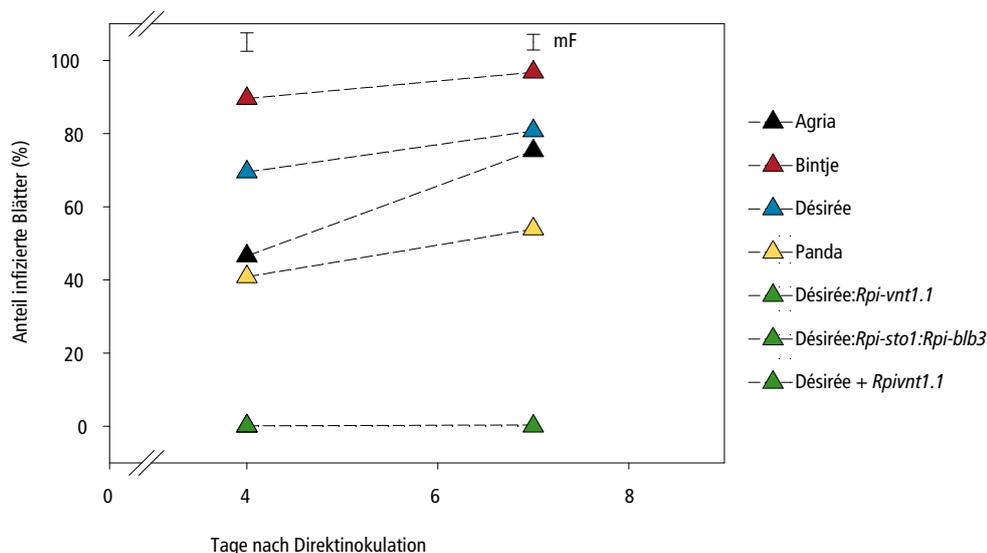


Abb. 3 | Krautfäule-Befallsentwicklung verschiedener Kartoffelsorten nach Inokulation mit *P. infestans* Panda im Versuchsjahr 2014 (n = 5, Fehlerbalken entsprechen dem Standardfehler).

ähnlich hoch wie bei den direkt inokulierten Pflanzen (Abb. 1B). Wiederum war Jelly sehr anfällig, was darauf hinweist, dass nicht das Inokulationsverfahren für den Unterschied zwischen der Feldresistenz und der hier beobachteten Anfälligkeit verantwortlich ist. Die beiden Versuche zeigen, dass Désirée + *Rpi-vnt1.1* immun gegen *P. infestans* Rec 01–001 ist und dass die Resultate der direkten mit der indirekten Inokulation vergleichbar sind. Daher wurden die folgenden Versuche auf die besser kontrollierbare Direktinokulation beschränkt. Zudem wurde die Sorte Jelly mit Panda ersetzt, um eine resistere Kontroll-Sorte zu haben.

Rpi-vnt1.1 wirkt gegen zwei Phytophthora-Isolate

Der Versuch wurde 2013 mit einem zweiten Isolat, *P. infestans* Panda, das in anderen Experimenten als virulenter als *P. infestans* Rec 01–001 aufgefallen war, wiederholt. Bei beiden Infektionsexperimenten waren bereits nach vier Tagen deutliche Krautfäule-Symptome sichtbar, wobei bei *P. infestans* Rec 01–001 die Infektion deutlich schneller voranschritt (Abb. 2). Panda zeigte bei beiden Isolaten eine mittlere Anfälligkeit, während Désirée + *Rpi-vnt1.1* vollständig resistent war.

Auch cisgene Pflanzen sind krautfäuleresistent

Im dritten Versuchsjahr (2014) wurden zusätzlich zwei cisgene Kartoffellinien der Universität Wageningen untersucht. Wie im vorherigen Experiment nahm die infizierte Blattfläche nach der Inokulation mit *P. infestans*

Panda bei den Kontrollsorten rasch zu (Abb. 3). Désirée + *Rpi-vnt1.1* blieb auch im dritten Versuchsjahr Krautfäule-frei und wie erwartet war auch die cisgene Linie Désirée:*Rpi-vnt1.1* vollständig resistent. Auch die cisgene Linie mit zwei Resistenzgenen, Désirée:*Rpi-sto1:Rpi-blb3*, zeigte keine Krautfäulesymptome.

Das Infektionsexperiment wurde auch mit dem Isolat *P. infestans* Rec 01–001 durchgeführt, konnte aber nicht ausgewertet werden, da die Infektion der anfälligen Kontrollsorten nicht erfolgreich war. Vor-Experimente mit einzelnen Blättern (*detached leaf assay*) von im Gewächshaus angezogenen Pflanzen zeigten, dass Désirée:*Rpi-vnt1.1* das *Phytophthora*-Isolat *P. infestans* Rec 01–001 gänzlich abwehren konnte (Abb. 4). Auf den getesteten Blättern von Désirée:*Rpi-sto1:Rpi-blb3* bildete sich vereinzelt *Phytophthora*-Myzel, d. h. die eingefügten Gene verliehen eine gute, aber keine vollständige Resistenz. Konsistent mit den Versuchen mit ganzen Pflanzen (Abb. 3) waren die Blätter beider cisgenen Linien vollkommen resistent gegen das Isolat *P. infestans* Panda (Abb. 4).

Künstliche Inokulation bewirkte keine Knollenfäule

Bei allen Experimenten wurden die inokulierten Pflanzen nach Abschluss der Krautfäule-Bonituren wieder in die Vegetationshalle zurückgestellt. Dort liess man sie und die nicht-inokulierten Pflanzen natürlich abreifen und sämtliche Knollen wurden geerntet. Keine einzige Knolle zeigte Knollenfäulebefall, auch nicht bei Pflanzen,

die beim Infektionstest starken Krautfäulebefall aufgewiesen hatten. Unter den Umweltbedingungen in diesen Versuchen konnte *P. infestans* offenbar nicht über das Gießwasser zu den Knollen gelangen und diese infizieren.

Die nicht-inokulierten Pflanzen wurden während der Wachstumsperiode regelmässig auf äussere Merkmale wie Form, Farbe und Anzahl der Blätter untersucht. Es gab keine Auffälligkeiten bei den GV-Pflanzen im Vergleich zur Ausgangssorte Désirée. Auch die geernteten Knollen der GV-Pflanzen waren äusserlich nicht von Désirée-Knollen unterscheidbar.

Diskussion und Schlussfolgerungen

Weltweit gibt es mehrere unabhängige Projekte, in welchen Resistenzgene gegen *P. infestans* aus Wildkartoffeln mittels gentechnischer Methoden auf im Markt etablierte Kartoffelsorten übertragen werden. 2015 wurden erstmals solche Kartoffeln für den Anbau in den USA zugelassen. Die Markergen-freien Kartoffeln wurden von der Firma Simplot hergestellt und vermarktet und tragen *Rpi-vnt1.1* (nebst drei veränderten Merkmalen im Bereich Knollenqualität und Lagerfähigkeit; ISAAA 2017).

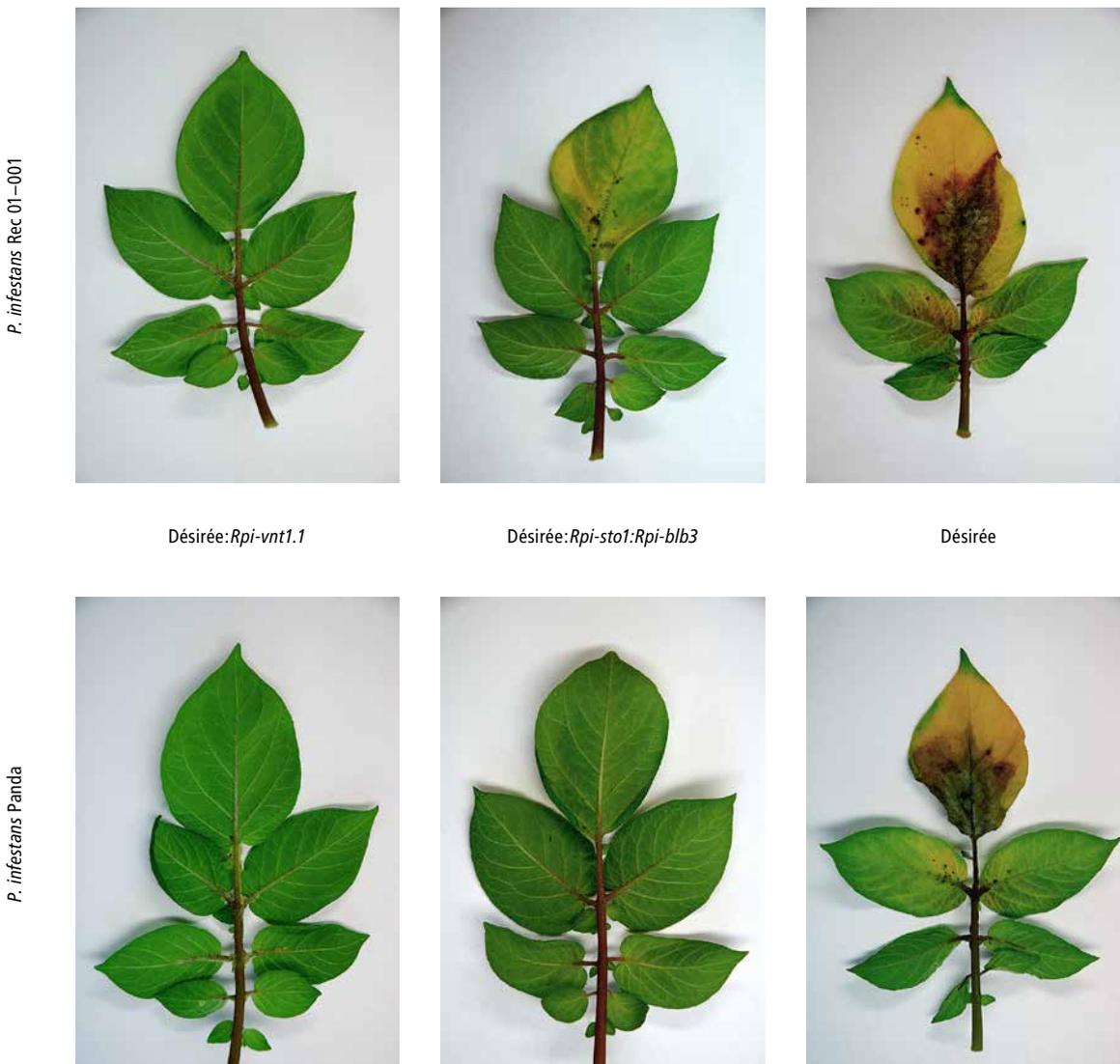


Abb. 4 | Blatt-Infektionstest mit zwei cisgenen Kartoffellinien und Désirée. Die Blätter wurden auf der Blattoberseite mit der Sporangien-Suspension inokuliert. Die Fotos zeigen die Blattunterseite und wurden acht Tage nach der Inokulation aufgenommen. (Fotos: Susanne Brunner, Agroscope)

In öffentlichen Forschungseinrichtungen weltweit laufen zudem Feldversuche mit GV-*Rpi*-Kartoffeln, zum Beispiel seit 2015 in Uganda, wo am *International Potato Center CIP* entwickelte Kartoffellinien getestet werden (CIP 2016). Neben den bereits beschriebenen Feldversuchen in England und den Niederlanden gab es in Europa zudem auch Feldversuche in Belgien und Irland.

Unsere Infektionsversuche haben gezeigt, dass die untersuchten Kartoffellinien gegen zwei virulente *Phytophthora*-Isolate aus der Schweiz resistent sind. Nach diesen ermutigenden Resultaten hat Agroscope 2015 einen mehrjährigen Feldversuch auf der Protected Site in Zürich-Reckenholz (Romeis *et al.* 2013) gestartet mit den beiden bereits untersuchten und sechs weiteren cisgenen Kartoffellinien von der Universität Wageningen. Ziel

dieses Feldversuches ist es, die Kraut- und Knollenfäule-Resistenz bei natürlicher und künstlicher Inokulation mit lokalen *P. infestans*-Stämmen unter Feldbedingungen zu testen. Zudem sollen die agronomischen Eigenschaften der Linien untersucht werden, insbesondere ob das Pyramidisieren von Resistenzgenen auf Kosten des Ertragspotenzials geht. Des Weiteren laufen auch Projekte zur Erforschung der Biosicherheit dieser Pflanzen. ■

Dank

Wir danken Jonathan D. G. Jones vom Sainsbury Laboratory in Norwich sowie Jack H. Vossen und Richard G. F. Visser von der Universität Wageningen für die Zurverfügungstellung der GV-Kartoffellinien.

Riassunto

Patate geneticamente modificate resistenti alla peronospora

La peronospora della patata, causata dall'agente patogeno *Phytophthora infestans*, è la principale malattia della patata e viene combattuta impiegando ingenti quantità di fungicidi. Le nuove varietà di patate resistenti a questo patogeno non sono ancora riuscite ad affermarsi a causa della mancanza di alcune caratteristiche agronomiche e del tubero presenti invece nelle varietà più diffuse. Agroscope ha studiato le patate geneticamente modificate (GM) che sono state sviluppate in istituti di ricerca pubblici di Norwich (UK) e Wageningen (NL) introducendo nel patrimonio genetico dell'apprezzata varietà Désirée uno o due geni di resistenza alla *P. infestans* derivati da diverse patate selvatiche. In una camera vegetativa, dove vigono condizioni simili a quelle nel campo, Agroscope ha inoculato queste piante con due isolati virulenti svizzeri di *P. infestans*. Le piante GM si sono dimostrate resistenti, mentre le piante della varietà iniziale Désirée e di altre varietà di riferimento hanno mostrato evidenti sintomi di peronospora. Ciò dimostra che i geni di resistenza introdotti sono efficaci anche contro i ceppi di *P. infestans* presenti in Svizzera.

Summary

GM potato plants are resistant to late blight

Late blight of potato, caused by the pathogen *Phytophthora infestans*, is the most significant disease in potato cultivation. Large quantities of fungicides are used to control this disease. New, resistant varieties of potato have heretofore not caught on, owing to deficiencies in agronomic traits or tuber characteristics compared to the established breeds. Agroscope studied genetically modified (GM) potatoes of the popular «Désirée» variety which were developed in public research institutes in Norwich (UK) and Wageningen (NL). Genetic engineering methods were used to transfer one or two genes mediating resistance to *P. infestans* from various wild potato species into these potatoes. Agroscope has now grown these plants under field-like conditions in a vegetation hall and inoculated them with two virulent Swiss *P. infestans* isolates. The GM plants were resistant, whilst the original «Désirée» variety and further control varieties exhibited severe late-blight symptoms. This demonstrates that the transferred resistance genes are also effective against *P. infestans* strains occurring in Switzerland.

Key words: genetically modified potatoes, cisgenesis, potato late blight resistance, *Phytophthora infestans*, *Rpi-vnt1.1*.

Literatur

- CIP, 2016. News and Media, Blogs January 2016. International Potato Center CIP, Lima. Zugang: <http://cipotato.org/press-room/blog/first-field-observation-in-uganda-shows-extreme-resistance-to-late-blight-by-gm-potato> [13.3.2017].
- Foster S.J., Park T.-H., Pel M., Brigneti G., Iivka J., Jagger L., van der Vossen E. & Jones J.D.G., 2009. *Rpi-vnt1.1*, a *Tm-2²* homolog from *Solanum venturii*, confers resistance to potato late blight. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 22, 589–600.
- Haesaert G., Vossen J.H., Custers R., De Loose M., Haverkort A., Heremans B., Hutten R., Kessel G., Landschoot S., Van Droogenbroeck B., Visser R.G.F. & Gheysen G., 2015. Transformation of the potato variety Désirée with single or multiple resistance genes increases resistance to late blight under field conditions. *Crop Protection* 77, 163–175.
- ISAAA, 2017. GM Approval Database, Event Name: W8. International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications (ISAAA), Ithaca NY. Zugriff: <http://www.isaaa.org/gmapprovaldatabase/event/default.asp?EventID=402> [13.3.2017].
- Haverkort A.J., Struik P.C., Visser R.G.F. & Jacobsen E., 2009. Applied biotechnology to combat late blight in potato caused by *Phytophthora infestans*. *Potato Research* 52, 249–264.
- Haverkort A.J., Boonekamp P.M., Hutten R., Jacobsen E., Lotz L.A.P., Kessel G.J.T., Vossen J.H. & Visser R.G.F., 2016. Durable late blight resistance in potato through dynamic varieties obtained by cisgenesis: Scientific and societal advances in the DuRPh project. *Potato Research* 59, 35–66.
- Hebeisen T., Ballmer T., Musa T., Torche J.-M. & Schwärzel R., 2011. Schweizerische Sortenliste für Kartoffeln 2012. *Agrarforschung Schweiz* 2 (11–12), Beilage.
- Jones J.D.G., Witek K., Verweij W., Jupe F., Cooke D., Dorling S., Tomlinson L., Smoker M., Perkins S. & Foster S., 2014. Elevating crop disease resistance with cloned genes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 369, 20130087.
- Krebs H., Musa T., Vogelgsang S. & Forrer H.-R., 2013. Kupferfreie Bekämpfung der Kraut- und Knollenfäule im Bio-Kartoffelbau? *Agrarforschung Schweiz* 4, 238–243.
- McDonald B.A. & Linde C., 2002. Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. *Annual Review of Phytopathology* 40, 349–379.
- Musa-Steenblock T. & Forrer H.-R., 2006. Immer heftigere Krautfäule-Epidemien in der Schweiz? *Agrarforschung* 13 (1), 10–15.
- Romeis J., Waldburger M., Streckeisen P., Hogervorst P.A.M., Keller B., Winzler M. & Bigler F., 2007. Performance of transgenic spring wheat plants and effects on non-target organisms under glasshouse and semi-field conditions. *Journal of Applied Entomology* 131, 593–602.
- Romeis J., Meissle M., Brunner S., Tschamper D. & Winzler M., 2013. Plant biotechnology: research behind fences. *Trends in Biotechnology* 31, 222–224.