

Les plants de pommes de terre génétiquement modifiés sont résistants au mildiou

Susanne Brunner, Christian Vetterli, Heinz Krebs, Thomas Hebeisen, Jörg Romeis et Michael Winzeler
Agroscope, 8046 Zurich, Suisse

Renseignements: Susanne Brunner, e-mail: susanne.brunner@agroscope.admin.ch



Les plants de pommes de terre ont été cultivés dans une halle de végétation dans des conditions semblables aux conditions de plein champ et ont été inoculées avec *Phytophthora infestans*. Les variétés témoins ont développé d'importants symptômes de mildiou (plants au centre et à droite), tandis que les plantes génétiquement modifiées se sont avérées résistantes (à gauche). (Photo: Roger Wüthrich, Agroscope)

Introduction

Le mildiou est la maladie de la pomme de terre la plus importante autant en Suisse que dans le monde entier. Elle est causée par *Phytophthora infestans*, un agent pathogène de la classe des oomycètes. En cas d'infestation importante, toutes les fanes sont détruites et les tubercules peuvent également être infectés, avec pour conséquence une perte totale de la récolte. Comme la maladie ne peut se développer que par temps chaud et humide, son intensité varie considérablement suivant les années

(Musa-Steenblock et Forrer 2006). En moyenne, les agriculteurs suisses pratiquent entre sept et huit traitements fongicides par an contre *P. infestans* pour garantir leur récolte. Ces applications ne coûtent pas seulement du temps et de l'argent, elles affectent également l'environnement.

Une solution plus durable consiste à cultiver des variétés de pommes de terre résistantes. Cependant, lorsque les variétés de pommes de terre ne contiennent qu'un seul

gène de résistance, celui-ci est en général contourné en peu de temps par les agents pathogènes du mildiou qui possèdent de grandes facultés d'adaptation. L'emploi de plusieurs gènes de résistance peut ralentir ce processus, car il est beaucoup plus difficile pour *P. infestans* de surmonter plusieurs résistances en même temps (McDonald et Linde 2002). Les résistances dites pyramidées peuvent en outre couvrir un spectre plus large de souches pathogènes et se compléter les unes les autres.

Jusqu'à présent, aucune variété tolérante ou résistante au mildiou n'a encore été cultivée à grande échelle. Il y a plusieurs raisons à cela. Les sélectionneurs doivent recourir à des gènes de résistance issus d'espèces de pommes de terre sauvages, et ces derniers ne peuvent en général être apportés de manière stable aux pommes de terre de consommation que par croisement avec d'autres espèces de pommes de terre (Haverkort *et al.* 2009). Or, des combinaisons d'allèles favorables, qui influencent par exemple le rendement ou la qualité gustative, sont détruites du fait du croisement des résistances et il faut de nombreux rétrocroisements pour les rétablir. Cependant, si un gène ayant des propriétés négatives se trouve très proche d'un gène de résistance dans le génome de la plante sauvage, il est pratiquement impossible de se débarrasser du gène négatif sans perdre aussi la résistance (*linkage drag*). Un seul déficit dans un des nombreux critères importants pour les producteurs, l'industrie de transformation des pommes de terre ou les consommateurs, peut conduire à un échec de la nouvelle sélection sur le marché. Comme expliqué plus haut, pour obtenir une résistance plus durable, il faudrait combiner plusieurs gènes de résistance dans une même variété, ce qui multiplie encore la complexité de la sélection.

C'est justement pour résoudre de tels problèmes que la technologie génétique pourrait compléter utilement les méthodes de sélection classiques. Elle permettrait, au lieu de croiser les gènes de résistance, de les introduire dans une variété déjà établie sur le marché. Le procédé consisterait à introduire plusieurs gènes, soit séparément les uns après les autres, soit simultanément, de sorte que les propriétés positives de la variété soient préservées. Deux exemples montrent que cette approche est possible. Le laboratoire de Sainsbury (UK) a transformé la variété de pomme de terre Désirée avec le gène *Rpi* (Résistance contre *Phytophthora infestans*) *Rpi-vnt1.1*, issu de la pomme de terre sauvage *Solanum venturii*. Le marqueur de sélection utilisé était le gène *nptII*, couramment utilisé dans la recherche, qui confère une résistance à l'antibiotique kanamycine. Les essais effectués sur le terrain pendant trois ans (2010–2012) à Norwich (UK) ont montré que la lignée génétiquement modifiée (GM) de

Résumé ■ Le mildiou causé par l'agent pathogène *Phytophthora infestans* est la principale maladie de la pomme de terre. De grosses quantités de fongicides sont employées pour lutter contre ce fléau. Jusqu'à présent, les nouvelles sélections résistantes de pommes de terre ne sont pas parvenues à s'imposer par rapport aux variétés déjà établies à cause de déficits au niveau des propriétés culturales et des caractéristiques des tubercules. Agroscope a étudié des pommes de terre génétiquement modifiées (GM) de la variété populaire Désirée, développées par des instituts de recherche publics à Norwich (UK) et à Wageningen (NL). Un ou deux gènes de résistance à *P. infestans* issus de différentes espèces de pommes de terre sauvages ont été transmis à ces pommes de terre par des méthodes de génie génétique. Agroscope a cultivé ces plantes dans une halle de végétation dans des conditions proches de celles du terrain et les a inoculées avec deux isolats virulents suisses de *P. infestans*. Les plantes GM étaient résistantes alors que la variété initiale Désirée et d'autres variétés similaires présentaient d'importants symptômes du mildiou. Autrement dit, les gènes de résistance transmis sont également efficaces contre des souches de *P. infestans* existant en Suisse.

Désirée + *Rpi-vnt1.1* était totalement résistante à *P. infestans*, même en cas de pression très élevée de la maladie. Des infections ne se sont manifestées que sur des plantes vieillissantes (sénescence), car celles-ci commencent à réduire leur résistance (Jones *et al.* 2014).

Dans le cadre du projet *Durable Resistance in Potato against Phytophthora* (DuRPh) de l'Université de Wageningen, financé par le gouvernement néerlandais, des chercheurs ont créé des plants de pommes de terre dits cisgéniques. Ces plants sont désignés comme cisgéniques, car les gènes qui leur ont été transmis par des méthodes de génie génétique proviennent d'autres espèces pouvant être croisées. Un à trois gènes *Rpi* issus d'espèces voisines de pommes de terre sauvages ont été transmis à quatre variétés de pommes de terre. Dans les essais en plein champ aux Pays-Bas, les lignées de pommes de terre cisgéniques qui comprenaient seulement un gène *Rpi* présentaient une infestation légère à forte par le mildiou, en fonction du gène, tandis que les lignées avec

des gènes *Rpi* pyramidés étaient totalement résistantes (Haverkort *et al.* 2016).

L'objectif de ces essais était de vérifier si ces lignées de pommes de terre étaient également résistantes aux souches de *Phytophthora* présentes en Suisse. Cet article décrit les essais réalisés dans une halle de végétation avec les trois lignées qui ont été mises à notre disposition.

Matériel et méthodes

Matériel végétal

La lignée de pommes de terre GM Désirée + *Rpi-vnt1.1* a été transformée au laboratoire de Sainsbury (UK) à l'aide d'*Agrobacterium tumefaciens* (Foster *et al.* 2009). Les lignées de pommes de terre cisgéniques ont été produites à l'Université de Wageningen (NL), également à la suite d'une transformation induite par *Agrobacterium*. La lignée Désirée:*Rpi-vnt1.1* (événement de transformation A15-31) est porteuse d'une copie de *Rpi-vnt1.1* (Haesaert *et al.* 2015). La lignée Désirée:*Rpi-sto1:Rpi-blb3* (événement A26-1679) est porteuse à la fois d'une copie de *Rpi-sto1* issue de l'espèce de pomme de terre sauvage *Solanum stoloniferum* et d'une copie de *Rpi-blb3* issue de *Solanum bulbocastanum* (Haverkort *et al.* 2016).

Outre la variété initiale Désirée, les variétés Jelly ou Panda ainsi qu'Agria et Bintje ont été cultivées à titre de témoins, car elles se différencient par leur sensibilité au mildiou (faible, moyenne ou élevée).

Conception de l'essai

Les essais ont eu lieu en 2012, 2013 et 2014. Les plantes testées ont toutes été cultivées dans la halle de végétation sur le site d'Agroscope à Zurich-Reckenholz. Les conditions de culture y sont proches de celles qui règnent sur le terrain (températures extérieures, lumière directe du soleil, vent; Romeis *et al.* 2007).

Les tubercules prégermés ont été plantés séparément entre mi-mai et mi-juin dans un pot rempli de terre végétale d'un diamètre de 25 cm et d'une hauteur de 28 cm. Les plantes du même traitement ont été placées les unes à côté des autres sur une grille dans la halle de végétation. L'arrosage a été effectué manuellement (le toit de la halle de végétation se ferme en cas de pluie) et aucune mesure de protection phytosanitaire n'a été prise. Aucune infestation naturelle par *P. infestans* n'a été constatée.

Cinq plantes ont été utilisées par lignée ou variété de pommes de terre et par traitement. Trois traitements ont eu lieu en 2012: inoculation directe avec l'isolat *P. infestans* Rec 01-001 (voir ci-dessous), inoculation indirecte par des plantes voisines infestées par l'isolat *P. infestans* Rec 01-001 et en procédé témoin, aucune inoculation. En 2013 et 2014, deux séries de plantes ont été cultivées à quatre semaines d'intervalle. Chaque série comprenait deux traitements: inoculation avec l'isolat *P. infestans* Rec 01-001 (première série) ou inoculation avec l'isolat *P. infestans* Panda (deuxième série) ainsi qu'aucune inoculation.

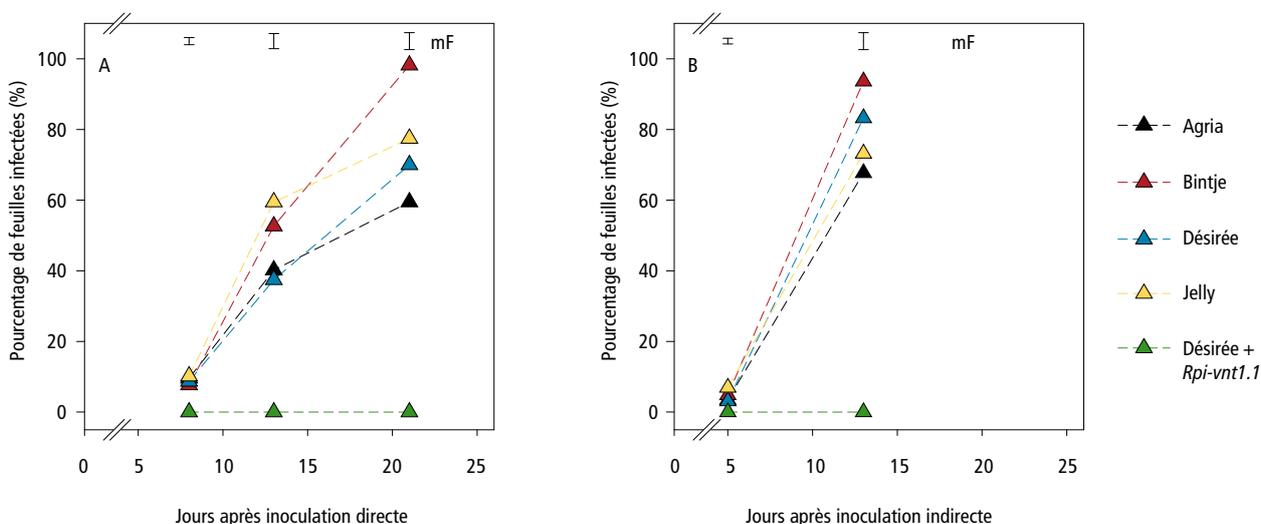


Figure 1 | Evolution de l'infestation par le mildiou de différentes variétés de pommes de terre après inoculation directe (A) et indirecte (B) avec *P. infestans* Rec 01-001 en 2012. Les valeurs indiquées pour l'infestation correspondent à la moyenne de cinq plantes ($n = 5$) et les barres d'erreur à l'écart type.

Test d'infection avec *Phytophthora infestans*

Les tests d'infection ont été effectués six à sept semaines après la plantation des tubercules, dans un local climatisé à une température constante de 19 °C. La lumière du jour y pénètre par une paroi latérale vitrée et l'éclairage était également enclenché (16 heures/jour). L'humidité relative était maintenue à 72 % (en 2012) ou 80 % (en 2013 et 2014) à l'aide de fines buses de vaporisation d'eau. Pour les essais d'infection, des sporanges des isolats poly-spores isolées à Zurich-Reckenholz *P. infestans* Rec 01–001 (à partir de la variété de pomme de terre Bintje) et *P. infestans* Panda (à partir de la variété de pomme de terre Panda) ont été obtenus à partir de disques de tubercules infectés, de sorte que la virulence des isolats était garantie. Dans le cas de l'inoculation directe, chaque plante a été inoculée à l'aide de vaporisateurs de laboratoire avec 3 ml de sporanges en suspension dans de l'eau du robinet stérilisée en densités de $1,4 \times 10^5$ (2012), $1,8 \times 10^5$ (*P. infestans* Rec 01–001 2013), $2,4 \times 10^5$ (*P. infestans* Panda 2013) et $2,2 \times 10^5$ (2014) sporanges/ml. Dans le cas de l'inoculation indirecte, les plantes d'essai saines ont été placées dans le local climatisé à côté des plantes directement inoculées qui présentaient déjà des symptômes du mildiou. Pour déterminer l'intensité d'infestation par le *Phytophthora*, on a compté le nombre de feuilles atteintes sur une plante et on l'a ensuite divisé par le nombre total de feuilles de la plante. Mis à part les essais sur des plantes entières, des essais d'infection de feuilles (*detached leaf*

assays), tels que ceux décrits par Krebs *et al.* (2013), ont également été réalisés. Ces essais consistent à couper des feuilles de pommes de terre, à les vaporiser avec la suspension de spores et à les laisser incuber dans des boîtes en plastique hermétiques sur papier filtre humide.

Résultats

Résistance en cas d'inoculation directe et indirecte

Durant la première année d'essai (2012), la lignée de pommes de terre Désirée + *Rpi-vnt1.1* a été inoculée avec l'isolat virulent suisse *P. infestans* Rec 01–001. Les variétés choisies pour la comparaison étaient Désirée, la variété initiale et Agria, la variété la plus cultivée en Suisse. Toutes les deux ont une sensibilité moyenne au mildiou. Les variétés témoins étaient la Bintje (très sensible au *Phytophthora*) et Jelly (relativement peu sensible) (selon la liste des variétés; Hebeisen *et al.* 2011).

Les plantes ont été cultivées dans la halle de végétation. Comme l'humidité relative dans la halle était trop faible pour le développement de *P. infestans*, les plantes ont dû être transférées pour le test de résistance dans un local climatisé. Une semaine après l'inoculation directe par vaporisation des plantes avec la suspension de sporanges, les premiers symptômes du mildiou sont apparus sur Désirée, la variété initiale ainsi que sur les autres variétés témoins (fig. 1A). Leur infestation a augmenté considérablement dans les deux semaines qui ont suivi et

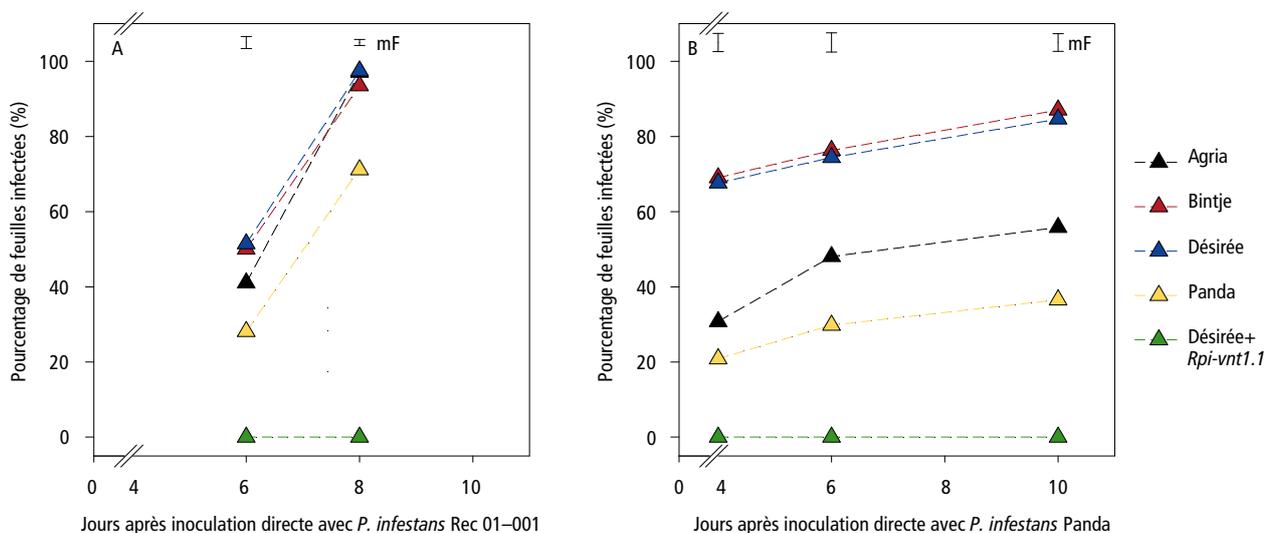


Figure 2 | Evolution de l'infestation par le mildiou de différentes variétés de pommes de terre après inoculation avec l'isolat *P. infestans* Rec 01–001 (A) et *P. infestans* Panda (B) en 2013 (n = 5, les barres d'erreur correspondent à l'écart type).

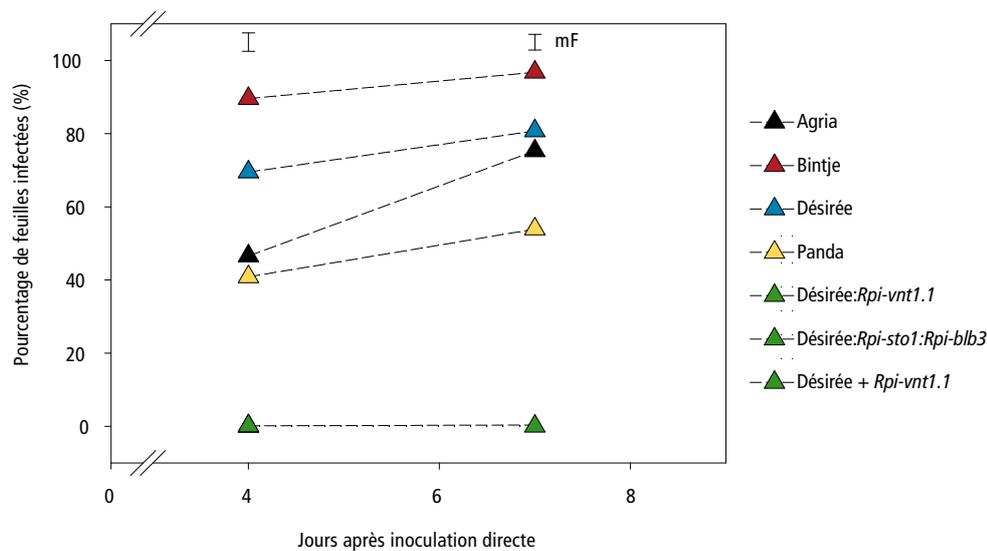


Figure 3 | Evolution de l'infestation par le mildiou de différentes variétés de pommes de terre après inoculation avec *P. infestans* Panda en 2014 (n = 5, les barres d'erreur correspondent à l'écart type).

Bintje était comme prévu la variété la plus sensible. Jelly était déjà très infectée deux semaines après l'inoculation et s'est avérée encore plus sensible que Désirée et Agria, ce qui est étonnant. En revanche, Désirée + *Rpi-vnt1.1* est restée exempte de tout symptôme du mildiou pendant les trois semaines de l'essai.

Une deuxième série de plantes a été placée dans le local climatisé à côté des plantes directement inoculées huit jours auparavant. Cette inoculation indirecte ne permet certes pas de contrôler la quantité de sporanges, mais elle correspond davantage aux conditions d'une infection naturelle sur le terrain. En l'espace de cinq jours, des symptômes évidents de mildiou étaient déjà reconnaissables sur les variétés témoins et, au bout de deux semaines, l'intensité de l'infestation était la même que celle des plantes inoculées directement (fig. 1B). Jelly s'est de nouveau montrée très sensible, ce qui prouve que ce n'est pas le mode d'inoculation qui est responsable de la différence entre la résistance sur le terrain et la sensibilité observée ici. Les deux essais montrent que Désirée + *Rpi-vnt1.1* est immunisée contre *P. infestans* Rec 01-001 et que les résultats de l'inoculation directe sont comparables à ceux de l'inoculation indirecte. C'est pourquoi les essais suivants ont été limités à l'inoculation directe, plus facile à contrôler. Enfin, la variété Jelly a été remplacée par Panda, afin d'avoir une variété témoin plus résistante.

Rpi-vnt1.1 agit contre deux isolats de *Phytophthora*

L'essai a été répété en 2013 avec un deuxième isolat, *P. infestans* Panda, qui était apparu plus virulent que *P. infestans* Rec 01-001 dans d'autres essais. Dans les deux tests d'infection, des symptômes évidents du mildiou étaient déjà visibles au bout de quatre jours. A noter que dans le cas de *P. infestans* Rec 01-001, l'infection a progressé nettement plus vite (fig. 2). Panda présentait une sensibilité moyenne aux deux isolats, tandis que Désirée + *Rpi-vnt1.1* était totalement résistante.

Plantes cisgéniques aussi résistantes au mildiou

Durant la troisième année d'essai (2014), deux lignées de pommes de terre cisgéniques de l'Université de Wageningen ont également été testées. Comme pour l'expérience précédente, la surface des fanes infectée après l'inoculation avec *P. infestans* Panda s'est rapidement développée sur les variétés témoins (fig. 3). Désirée + *Rpi-vnt1.1* est restée exempte de mildiou la troisième année d'essai également et, comme on pouvait s'y attendre, la lignée cisgénique Désirée:Rpi-vnt1.1 était elle aussi totalement résistante. La lignée cisgénique Désirée:Rpi-sto1:Rpi-blb3, qui comprenait deux gènes de résistance, ne présentait pas non plus de symptômes du mildiou.

L'expérience d'infection a également été réalisée avec l'isolat *P. infestans* Rec 01-001, mais n'a pas pu être interprétée, car l'infection des variétés témoins sensibles

n'a pas fonctionné. Des expériences préalables sur des feuilles individuelles (*detached leaf assay*) de plantes cultivées en serre ont montré que Désirée:*Rpi-vnt1.1* était totalement résistante à l'isolat *Phytophthora P. infestans* Rec 01-001 (fig. 4). Sur les feuilles de Désirée:*Rpi-sto1:Rpi-blb3* testées, on a observé par endroit du mycélium de *Phytophthora*, preuve que les gènes introduits confèrent une résistance solide, mais pas totale. Tout comme dans les essais sur des plantes entières (fig. 3), les feuilles des deux lignées cisgéniques étaient totalement résistantes à l'isolat *P. infestans* Panda (fig. 4).

L'inoculation artificielle n'a pas entraîné d'infection des tubercules

Quelle que soit l'expérience, les plantes inoculées ont toutes été replacées dans la halle de végétation après l'évaluation de l'infestation par le mildiou. Elles y ont poursuivi leur maturation naturellement de même que les plantes non inoculées. Tous les tubercules ont ensuite été récoltés. Aucun tubercule ne présentait d'infection par le mildiou, pas même ceux provenant des plantes qui avaient montré une forte infestation par le mildiou lors du test d'infection. Dans l'environnement dans lequel se sont déroulés les essais, *P. infestans* n'a apparemment pas pu atteindre les tubercules via l'eau d'arrosage et les infecter.

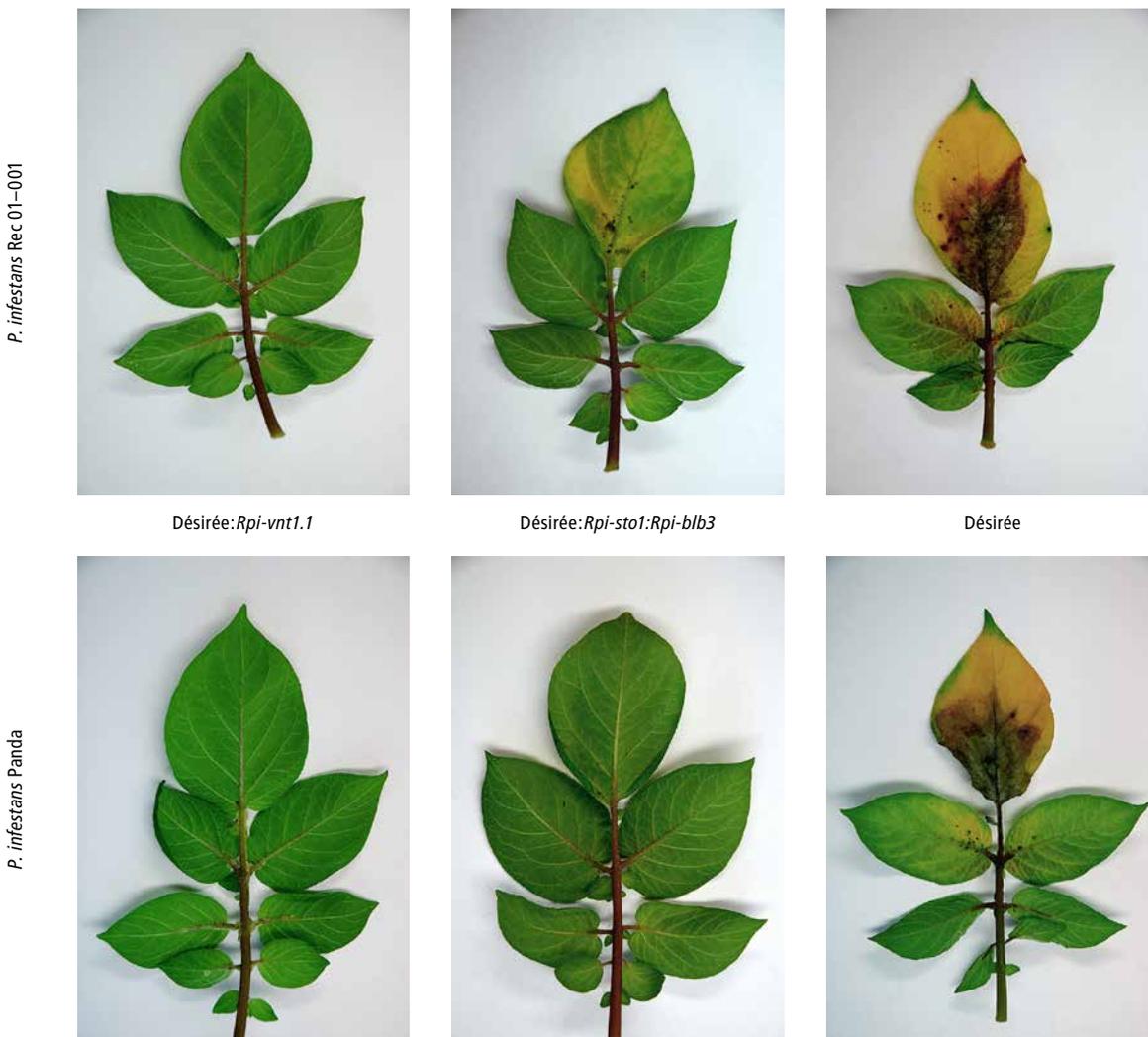


Figure 4 | Test d'infection des feuilles sur deux lignées de pommes de terre cisgéniques et Désirée. Les feuilles ont été inoculées sur leur partie supérieure à l'aide d'une suspension de sporanges. Les photos montrent la partie inférieure des feuilles et ont été prises huit jours après l'inoculation. (Photos: Susanne Brunner, Agroscope)

Les caractéristiques extérieures des plantes non inoculées (forme, couleur et nombre de feuilles) ont été régulièrement contrôlées pendant la période de croissance. Aucune anomalie n'a été constatée sur les plantes GM par rapport à la variété initiale Désirée. Extérieurement, les tubercules des plantes GM ne se distinguaient pas non plus des tubercules Désirée.

Discussion et conclusions

Il existe plusieurs projets indépendants dans le monde dans lesquels des gènes de résistance contre *P. infestans* issus de pommes de terre sauvages ont été transmis à des variétés de pommes de terre établies sur le marché à l'aide de méthodes issues du génie génétiques. En 2015, la culture de telles pommes de terre a pour la première fois été autorisée aux Etats-Unis. Ces pommes de terre sans gène marqueur ont été produites et commercialisées par l'entreprise Simplot et sont porteuses du gène *Rpi-vnt1.1* (plus trois critères modifiés dans le domaine de la qualité des tubercules et de la durée de conservation; ISAAA 2017). De plus, à travers le monde, des instituts de recherche publics testent des pommes de terre GM-*Rpi* en plein champ, par exemple depuis 2015 en Ouganda, où des essais sont conduits sur des lignées de pommes de terre développées au centre *International Potato Center*

(CIP 2016). A côté des essais déjà décrits en Angleterre et aux Pays-Bas, d'autres essais en plein champ ont également eu lieu en Europe, en Belgique et en Irlande. Nos essais d'infection ont montré que les lignées de pommes de terre étudiées étaient résistantes à deux isolats virulents suisses de *Phytophthora*. A la suite de ces résultats prometteurs, Agroscope a démarré en 2015 un essai en plein champ de plusieurs années sur le «*protected site*» (site protégé) de Zurich-Reckenholz (Romeis et al. 2013). Cet essai comprend les deux lignées de pommes de terre déjà testées et six autres lignées de pommes de terre cisgéniques de l'Université de Wageningen. Le but de cet essai est de tester en plein champ la résistance au mildiou en cas d'inoculation naturelle et artificielle avec des souches locales de *P. infestans*. Il s'agit aussi d'étudier les propriétés agronomiques des lignées et notamment de voir si le pyramidage des gènes de résistance se fait au détriment du potentiel de rendement. D'autres projets sont également en cours pour étudier la biosécurité de ces plantes. ■

Remerciements

Nous remercions Jonathan D. G. Jones du laboratoire de Sainsbury à Norwich ainsi que Jack H. Vossen et Richard G. F. Visser de l'Université de Wageningen pour la mise à disposition des lignées de pommes de terre GM.

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*.

Bibliographie

- CIP, 2016. News and Media, Blogs January 2016. International Potato Center CIP, Lima. Accès: <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., Iiwka 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. & Gheyssen 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. Accès: <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. Liste suisse des variétés de pommes de terre 2012. *Recherche Agronomique Suisse* **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. Lutte sans cuivre contre le mildiou de la pomme de terre en culture biologique? *Recherche Agronomique Suisse* **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. Les épidémies de mildiou sont-elles de plus en plus fortes en Suisse? *Recherche Agronomique Suisse* **13** (1), 10–15.
- Romeis J., Waldburger M., Streckeisen P., Hogervorst P. A. M., Keller B., Winzeler 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. & Winzeler M., 2013. Plant biotechnology: research behind fences. *Trends in Biotechnology* **31**, 222–224.