



**TURUN
YLIOPISTO**

Matemaattis-luonnontieteellinen
tiedekunta

**Perunan (*Solanum tuberosum*) jalostus perunaruton
(*Phytophthora infestans*) kestäväksi**

R-geenien hyödyntäminen

Io Karunen

Biologian tutkinto-ohjelma

LuK-tutkielma

Laajuus: 6 op

19.5.2025

Turku

Turun yliopiston laatu järjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu Turnitin OriginalityCheck -järjestelmällä.

LuK-tutkielma

Pääaine: Biologia

Tekijä: Io Karunen

Otsikko: Perunan (*Solanum tuberosum*) jalostus perunaruton (*Phytophthora infestans*) kestäväksi; R-geenien hyödyntäminen

Ohjaajat: Tiina Henttinen, Irma Saloniemi

Sivumäärä: 29 sivua

Päivämäärä: 19.5.2025

Solanum tuberosum -perunakasvi on yksi maailman tärkeimmistä ruokakasveista. Sen geneettinen pohja on suppea, mutta toisaalta lajikkeiden genomit ovat usein erittäin heterotsygoottisia ja sisältävät geneettistä materiaalia myös villeistä *Solanum*-lajeista. *Phytophthora infestans* -munasieni on perunaruttoa aiheuttava kasvipatogeeni, jolle on ominaista nopea muuntuminen ja tehokas leviäminen itiöillä. Perunaviljelmien suojele perunarutolta perustuu edelleen pitkälti fungisidien käyttöön, mutta rutonkestäviä lajikkeita on yritetty kehittää jo pitkään. Kasvien resistenssigeenit koodaavat reseptoriproteiineja, jotka tunnistavat tiettyjen patogeenien erittämiä spesifisiä efektoriproteiineja. Rutonkestäviä perunalajikkeita on yritetty tuottaa siirtämällä toimivia *P. infestans* -spesifisiä resistenssigeenejä *S. tuberosum*in villeiltä sukulaisilta viljeltyihin lajikkeisiin. Menestys on ollut vaihtelevaa, sillä *P. infestans* muuntuu nopeasti tunnistamattomaksi yksittäiselle resistenssigeenille. Uudet kokeilut perustuvatkin trans- ja cisgeenisten menetelmien mahdollistamaan nopeampaan geenien siirtoon uusiin lajikkeisiin, ja usean resistenssigeenin siirtämiseen samanaikaisesti.

Avainsanat: *Solanum tuberosum*, *Phytophthora infestans*, resistenssigeenit, efektorin laukaisema immuniteetti

Sisällys

1	Johdanto	1
2	Peruna viljelykasvina	2
2.1	Perunalajikkeiden historiaa ja nykypäivää	2
2.2	Perunan geneettiset ominaispiirteet	6
2.2.1	Genomi ja lisääntyminen.....	6
2.2.2	Risteytykset villien sukulaisten kanssa	8
3	Perunarutto ja perunan puolustautuminen patogeeneilta	9
3.1	Perunarutto.....	9
3.2	Perunan ja perunaruton väliset interaktiot	13
3.2.1	Solukalvon reseptorien aktivoima immuunipuolustus	14
3.2.2	Solunsisäisten reseptorien aktivoima immuunipuolustus	15
3.3	Rutonkestävien perunalajikkeiden jalostus R-geenejä hyödyntäen.....	17
4	Pohdintaa tulevaisuudesta	20
5	Lähteet.....	22

1 JOHDANTO

Tässä tutkielmassa tarkastelen pyrkimyksiä jalostaa maailman tärkein viljeltävän perunalaji, *Solanum tuberosum* L. taudinkestäväksi *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary -munasienen aiheuttamaa perunaruttoa vastaan resistenssigeenejä hyödyntäen.

Solanum tuberosum ryhmä *tuberosum* -peruna kuuluu maailmanlaajuisesti tärkeimpiin viljeltäviin ravintokasveihin. Yhdistyneiden Kansakuntien FAOSTAT-tietokannan mukaan peruna oli sokerijuurikkaan (*Beta vulgaris* var. *Altissima*), riisin (*Oryza sativa*), maissin (*Zea mays*) ja vehnän (*Triticum aestivum*) ohella eniten tuotettu ravintokasvi vuosina 2000–2023. Se oli kuudenneksi tuotetuim ravintoon liittyvä hyödyke maailmassa vuosina 2000–2022, ja seitsemänneksi tuotetuim hyödyke vuonna 2023. Tietokannan mukaan perunaa tuotettiin vuosina 2000–2023 eniten Aasiassa (46,4 % kokonaistuotannosta) ja toiseksi eniten Euroopassa (33,9 % kokonaistuotannosta). Suurin tuottajamaa oli Kiina, joka vuonna 2023 tuotti perunaa noin 93 miljoonaa tonnia, eli noin 25 % koko maailman perunantuotannosta, joka oli noin 383 miljoonaa tonnia

Peruna saapui Suomeen 1700-luvulla valistuksen myötä, ja siitä on muodostunut tärkeä osa suomalaista ruokakulttuuria (Lavonen, ym., 2011). Perunaa tuotettiin Suomessa lähes 500 tuhatta tonnia vuonna 2023, ja se oli viidenneksi tuotetuim ravintoon liittyvä hyödyke (FAOSTAT, 2025). Suurin osuus Suomessa viljeltävästä perunasta käytetään suoraan ihmisravinnoksi. Ruokaperunaa tuotetaan noin 220–330 tuhatta tonnia vuodessa, ja sen lisäksi Suomessa viljellään myös tärkkelysperunaa, varhaisperunaa, perunaa ruokateollisuuden tarpeisiin, sekä siemenperunaa (Lavonen, ym., 2011). Perunanviljely on Suomessa keskittynyt läntiselle rannikkoalueelle, ja erityisesti pohjanmaalle, jossa tuotetaan noin kaksi kolmasosaa suomalaisesta ruokaperunasta, ja noin 70 % sertifioidusta siemenperunasta (Lavonen, 2025). Tyrnävän ja Limingan alueella Pohjois-Pohjanmaalla sijaitsee yksi Euroopan neljästä korkealaatuisen (High grade) siemenperunan tuotantoalueesta (Luke, 2022). Varhaisperunasta taas tuotetaan noin kaksi kolmasosaa Varsinais-Suomessa (Lavonen, 2025).

P. infestans on munasieniin kuuluva, pääasiallisesti *Solanum*-suvun kasveja infektoiva kasvipatogeeni, joka tunnetaan erityisesti perunaruton aiheuttajana. Euroopassa perunaruton torjunta fungisideilla, ja sen tekemä tuho viljelmillä aiheuttavat viljelijöille vuosittain noin miljardin euron tappiot, mikä on jopa 15 % perunanviljelyn 6 miljardin euron vuotuisesta

tuotosta (Haverkort ym., 2008). Kemiallisten torjunta-aineiden käyttö on kallista sekä aikaa vievää, ja niiden käyttö huolestuttaa myös kuluttajia. Perunaruton ominaisuudet myös muuntuvat nopeasti, joten pitkällinen torjunta-aineiden käyttö saattaa johtaa resistenttien kantojen syntymiseen. Esimerkiksi aiemmin yleisesti käytössä ollutta metalaksyyli-fungisidia ei tästä syystä enää juurikaan käytetä torjunta-aineena perunaruttoa vastaan.

Perunaruttoa kestävien perunalajikkeiden kehittäminen viljelykäyttöön olisi siis sekä ekologisesti kestävämpää, että mahdollisesti taloudellisesti kannattavampaa, kuin pelkkään fungisidien käyttöön perustuva viljelmien suojele. Tunnetuimmat rutonkestävyyttä perunakasveilla koodaavat geenit ovat niin kutsutut resistenssi- eli *R*-geenit. *R*-geenejä on pyritty tuomaan viljeltävien perunalajikkeiden genomiin risteyttämällä niitä sellaisten villien lajien tai maatiaislajikkeiden kanssa, joiden genomissa esiintyy toimivia *R*-geenejä luonnostaan. Perinteinen risteytysjalostus on kuitenkin hidasta, ja perunan kohdalla myös haastavaa sen tetraploidisen genomien vuoksi. Perunaruttokannat myös kehittyvät nopeasti immuuneiksi yksittäisille *R*-geeneille. Siksi nykyään tutkitaan paljon transgeenisia menetelmiä eli geeninsiirtoa esimerkiksi vektorin avulla, ja geenipyramideja eli monen *R*-geenin siirtämistä samaan lajikkeeseen. Kvalitatiivisten eli täyttä immuniteettia tietylle patogeenille koodaavien *R*-geenien ohella on myös tutkittu kvantitatiivisia *R*-geenejä, joiden tuottama immuniteetti patogeenille on osittainen, mutta laaja-alaisempi kuin kvalitatiivisilla geeneillä. Perunarutolta suojautuminen resistenteillä perunalajikkeilla vaatisi jalostusprosessien tehostamista esimerkiksi geenitekniikan keinoin ja Euroopassa lainsäädännöllisiä muutoksia geenitekniikalla jalostettujen lajikkeiden viljelyyn.

2 PERUNA VILJELYKASVINA

2.1 Perunalajikkeiden historiaa ja nykypäivää

Perunat kuuluvat koisokasvien (*Solanaceae*) heimon *Solanum*-sukuun eli marjakoisoihin. Marjakoisojen viljelyskäytössä oleviin läheisiin kasvisukuihin kuuluvat muun muassa paprikat (*Capsicum*) ja tupakat (*Nicotiana*), ja näiden lisäksi useat luonnonvaraiset suvut. *Solanum*-sukuun kuuluvat perunakasvien lisäksi esimerkiksi tomaatti (*S. lycopersicum*), munakoiso (*S. melongena*) sekä useat luonnonvaraiset kasvit, kuten Suomessakin kasvava violettikukkainen rantojen koriste, punakoiso (*S. dulcamara*).

Perunoihin kuuluu useita eri lajeja, joista osaa viljellään. Lisäksi on valtava määrä luonnonvaraisia villedjä lajeja, joista lähes kaikki kasvavat Etelä-Amerikan mantereella, mistä peruna on alun perin kotoisin. Perunan tie viljelykasviksi on osin epäselvä, sillä luonnonvaraiset perunakasvit ovat usein täynnä pahanmakuisia ja myrkyllisiä glykoalkaloideja. Etelä-Amerikassa kuitenkin onnistuttiin ennen pitkää valitsemaan kasvatukseen ja jalostukseen sellaisia perunalajeja, joita ihminen pystyi hyödyntämään ravinnokseen. Peruna tuotiin Eurooppaan siirtomaavalloittajien mukana 1500-luvulla, ja se yleistyi viljelykasvina valistuksen aikaan 1700-luvulla (Hawkes, 1979; Hawkes & Francisco-Ortega, 1992). 1800-luvun alkuun mennessä siitä oli tullut tärkeä ravintokasvi Euroopassa (Hawkes, 1979).

Suurin osa viljeltävistä perunalajeista kasvaa vain Etelä-Amerikassa, osin viennin tarkan säätelyn, osin tarkkojen kasvuolosuhdevaatimusten vuoksi. Euroopassa nykyisin viljeltävät perunat ovat lähes kaikki saman lajin eri lajikkeita, johon viitataan usein joko lajinimellä *Solanum tuberosum*, tai tarkennetusti *Solanum tuberosum* ryhmä *tuberosum*. Tässä tutkielmassa keskityn käsittelemään *S. tuberosum* -lajia ja sen eri lajikkeita, sekä sellaisia *Solanum*-suvun muita lajeja, joiden geneettistä materiaalia tai tietoa niiden genomista, on pyritty hyödyntämään *S. tuberosum*in jalostuksessa. Tällaisia lajeja ovat esimerkiksi *Solanum demissum* ja *Solanum bulbocastanum*, jotka ovat *S. tuberosum*in villedjä, diploideja sukulaisia, sekä viljelykäytössä oleva maatiaislajike, diploidi *S. tuberosum* ryhmä *phureja*.

S. tuberosum ryhmä *tuberosum* -lajin alkuperä on ollut kauan kiistanalainen perunatutkijoiden keskuudessa. Yleinen konsensus on ollut, että ensimmäiset Eurooppaan tuodut perunat olisivat kuuluneet lyhyeen päivään ja korkeaan ilmanalaan sopeutuneeseen *S. tuberosum* ryhmään *andigena* eli Andien maatiaislajikkeisiin. Myöhemmin saapuneet, pidempään päivään ja matalampaan ilmanalaan sopeutuneet *S. tuberosum* ryhmän *chilotanum* eli chileläiset maatiaislajikkeet ovat todennäköisesti nykyään viljeltyjen perunalajikkeiden edeltäjä. Näkemys eroja on kuitenkin ollut siinä, milloin vaihdos *andigena*-ryhmästä *chilotanum*-ryhmään on tapahtunut.

Ames ja Spooner (2008) ja Spooner ym. (2014) viittasivat varhaiseen Juzepczukin ja Bukasovin (1929) teoriaan eurooppalaisten lajikkeiden chileläisestä alkuperästä. Vallitseva näkemys perustui kuitenkin pitkään muun muassa Salamanin ja Hawkesin näkemyksille, että eurooppalaiset lajikkeet olisi alun perin kehitetty *andigena*-lajikkeiden pohjalta, ja että *chilotanum*-ryhmästä jalostetut lajikkeet olisivat yleistyneet vasta 1800-luvun puolivälin jälkeen perunaruttoepidemian vuoksi (Ames & Spooner, 2008, viitaten Salaman, 1937;

Salaman and Hawkes, 1949). Hawkesin mukaan ensimmäinen chileläinen lajike tuotiin jalostukseen vuonna 1851, kun ”Rough Purple Chili” tuotiin Chilestä Yhdysvaltoihin. Tästä lajikkeesta jalostettiin Hawkesin mukaan ensimmäinen aikaisin tuottava lajike ”Early Rose” (Hawkes 1979, viitaten Hawkes 1967). Yhdysvaltalaisen ja eurooppalaisten perunoiden jalostuksellinen tausta on pitkälti sama, sillä materiaali on liikkunut tehokkaasti alueiden välillä (Love, 1999). Uudenlainen teoria muotoutui 2000-luvun puolivälissä geneettisen tutkimuksen perusteella. Ríos ym. (2007) tutkivat useita maatiaislajikkeita Kanariansaarilta, Andeilta ja Chilestä ja havaitsivat, että sekä *andigena*- että *chilotanum*-lajikkeita oltiin tuotu useaan otteeseen Kanariansaarille. Tutkimuksessa myös todettiin, että eurooppalaiset lajikkeet oli jalostettu *chilotanum*-lajikkeista jo kauan ennen perunaruttoepidemiaa. Lisää näyttöä *chilotanum*-peräisten lajikkeiden aikasemmasta vakiintumisesta saatiin Amesin ja Spoonerin (2008) tutkimuksessa, jossa analysoitiin plastidi-DNA:ta herbaarionäytteistä 1700–1910-luvuilta. Tulosten perusteella arveltiin, että *andigena*-ryhmästä polveavat lajikkeet dominoivat 1700-luvulla, mutta *chilotanum*-ryhmän lajikkeita oli tuotu mukaan euroopassa kasvatettaviin lajikkeisiin jo 1800-luvun alussa, ja ne nousivat suosiossa *andigena*-lähtöisten lajikkeiden ohi jo ennen 1800-luvun puolivälin perunaruttoepidemiaa. Myöhemmin Hardigan ym. (2017) fylogeniattutkimuksessa todettiin, että *chilotanum*-ryhmä on mahdollisesti kehittynyt *andigena*-ryhmästä risteytyen eri paikallisten lajikkeiden kanssa samalla kun perunan viljely levittäytyi kohti pohjoista.

Suomalaisten ruokaperunalajikkeiden viljely on viimeisen sadan vuoden aikana huomattavasti vähentynyt, ja esimerkiksi vanhoja lajikkeita ja suomalaisia maatiaisperunoita viljellään enää hyvin vähän (Michelson & Vahtila, 2022, viitaten Luonnonvarakeskus, 2020). Suurin syy on, että vanhojen kauppaja maatiaislajikkeiden satoisuus on huomattavasti uusia, pidemmälle jalostettuja lajikkeita heikompi, eivätkä lajikeominaisuudet vastaa teollisen tuotannon tarpeita (Michelson & Vahtila, 2022). Maatiaisperunoiden ja vanhojen lajikkeiden viljely ei siis ole taloudellisesti kannattavaa kaupallisessa mielessä. Esimerkiksi Suomen siemenperunakeskus Oy:n (SPK) kaupalliseen viljelyyn myytävien perunoiden katalogissa 2025 noin 30:stä perunalajikkeesta kaksi oli suomalaisia: ”Puikula”, joka on vanha maatiaislajike ja ”Jussi” joka on yksi viimeisiä Boreal oy:n Suomessa jalostamia lajikkeita (SPK, 2025). Suurin osa Suomessa nykyään viljeltävistä lajikkeista on jalostettu Keski-Euroopassa, kuten Alankomaissa, sekä Saksassa ja Tanskassa (Aho, ym., 2005, Lavonen ym., 2011). Suomalaista kaupalliseen viljelyyn tähtäävää jalostustoimintaa ei tällä hetkellä ole käytännössä ollenkaan (Lavonen ym., 2011).

Kaupallisesti viljeltyjen lajikkeiden yksipuolistuminen voi johtaa perunan geenivarojen köyhtymiseen, minkä vuoksi perunan geneettisen monimuotoisuuden ylläpitoon tarvitaan erityistoimia. Pohjoismaisia geenivaroja ylläpitää vuonna 1979 perustettu Pohjoismaiden yhteinen siemenpankki ja geenivarojen osaamiskeskus, NordGen. Organisaation päämääränä on varmistaa kotieläinten, kasvien ja metsäpuiden geenivarojen säilyminen ja niiden kestävä käyttö Pohjoismaissa (NordGen, 2024a). NordGen vastaa myös pohjoismaisten perunalajikkeiden säilyttämisestä, ja heidän hallinnoimassaan kokoelmassa on tällä hetkellä noin sata perunalajiketta Tanskasta, Suomesta, Islannista, Norjasta ja Ruotsista. Lajikeominaisuuksien säilyttämiseksi ja patogeenitartuntojen ehkäisemiseksi perunoita säilytetään steriilissä ympäristössä elävinä, klonaalisisina koeputkitaimina NordGenin *in vitro* -laboratoriossa (NordGen, 2024b). Vuonna 2022 NordGenin pohjoismaisten perunalajikkeiden kokoelman varmuuskopiot sijoitettiin Suomeen Tyrnävälle, SPK:n tiloihin (NordGen, 2022). Suomalaisia lajikkeita kokoelmassa on vajaa parikymmentä, ja osa niistä, kuten ”Karjalan musta” ja ”Lemin punanen” ovat vanhaa perua olevia maatiaislajikkeita (NordGen, 2020). Suomessa Luonnonvarakeskus (Luke) toimii geenivaraohjelmien koordinaattorina ja tekee myös yhteistyötä NordGenin kanssa (maa- ja metsätalousministeriö, MMM, 2025). Kasvullisesti lisättävien viljelykasvien kansallinen geenivarakokoelma on Luken ylläpitämä, ja organisaatio tuottaa myös tutkimustietoa suomalaisiin luonnonvaroihin liittyen, sekä toteuttaa esimerkiksi lajikekokeita (Luke, 2025a).

Geenipankkitoiminnan lisäksi yksityishenkilöiden harjoittama ei-kaupallinen ja kotitarveviljely on tärkeä tapa suojella perunan geenivaroja. Esimerkiksi vanhaa perua oleva suomalainen maatiaislajike ”Vaaniin herkku” saatiin Museoviraston käyttöön ja myöhemmin NordGenin perunakokoelmaan harrastajaviljelijältä (Heinonen, 2016; NordGen, 2020). Baltian alueella 2023–2025 toteutettavan MainPotre-hankkeen yksi tavoite onkin kehittää tiedon jakamista vanhoista lajikkeista ei-kaupallisille perunanviljelijöille, ja parantaa mahdollisuuksia hankkia pieniä määriä puhdasta siemenperunaa, ja näin laajentaa geenivarojen säilymistä, ja sitä kautta Baltian alueen ruokaturvaa (Luke, 2025b). Hämeen ammattikorkeakoulun Mustialan opetus- ja tutkimusmaatilalla on myös tehty viljelykokeiluja, joihin on saatu materiaalia NordGeniltä sekä yksityishenkilöiltä. Vuosien 2018–2021 välillä kokeiltiin esimerkiksi aiemmin mainittua ”Early Rose”-lajiketta, sekä monia suomalaisia vanhoja maatiais- ja kauppalajikkeita. Tutkimusdatan keräämisen lisäksi viljelyllä on pyritty osallistumaan suomalaisen perunan elävän geenivaran ylläpitoon (Michelson & Vahtila, 2022).

2.2 Perunan geneettiset ominaispiirteet

2.2.1 Genomi ja lisääntyminen

Solanum-suvun perunoilla on 12 kromosomia ja kromosomisto voi vaihdella lajien välillä diploidisesta heksaploidiseen (Spooner ym., 2014). Viljelty *S. tuberosum* on kromosomistoltaan lähes aina autotetraploidinen, eli kasvilla on neljä identtistä, tai lähes identtistä, kopiota kustakin kromosomista, ja tällöin $2n = 4x = 48$ (Spooner ym., 2014). Haploidi genomi on arvioitu noin 844:n megaemäksen kokoiseksi (Arumuganathan & Earle, 1991; Xu ym., 2011). Tetraploidinen genomi tekee sekä risteytysjalostuksesta että genomien tutkimisesta hankalaa, sillä tetraploidisen perunan tuottamat gameetit eli sukusolut ovat diploideja. Kun gameeteista siis normaalisti voitaisiin sekvensoida haploidi genomi eli haplotyyppi, diploidi gameetti tuottaa kaksinkertaisen määrän samankaltaista materiaalia, jolloin koostettu sekvenssidata ei välttämättä ole kovin luotettavaa. The Potato Genome Sequencing Consortium julkaisi ensimmäisen perunan genomisekvenssin vuonna 2011. Diploidiin *phureja*-ryhmään kuuluva *S. tuberosum* DM1-3 516 R44 muokattiin kaksoishaploidiksi ja sekvensointiin sekä perinteisellä Sanger-sekvenssoinnilla, että kahdella uuden sukupolven sekvenssointimenetelmällä (engl. next-generation sequencing, NGS), ja lopuksi data yhdistettiin SOAPdenovo-ohjelmassa (Xu ym., 2011).

Autotetraploidisten perunalajikkeiden genomien rakenteen selvittäminen on edennyt 2000-luvun aikana genetiikan tutkimusmenetelmien kehittymisen ja mahdollisesti sekvenssointimenetelmien halpenemisen ja tehostumisen myötä. Sun ym. koostivat vuonna 2022 tetraploidisen *S. tuberosum* ”Otava” -lajikkeen genomien tuottamalla suuren määrän sekvenssidataa suuresta määrästä eri diploideja gameetteja PacBion HiFi (highly accurate long reads) -sekvenssointimenetelmällä, joka kuuluu niin kutsuttuihin kolmannen sukupolven sekvenssointimenetelmiin. Tutkimuksessa perusteltiin, että koska kromosomien jakautuminen gameetteihin on satunnaista, sekvensoimalla tarpeeksi monta eri gameettia on mahdollista koostaa datan perusteella kaikkien neljän haplotyyppien sekvenssidatat. Samaa PacBion HiFi-menetelmää käytettiin myös Baon ym. (2022) tutkimuksessa, jossa sekvenssoitiin rutonkestävän Cooperation-88 (C88) -kiinalaislajikkeen genomi. Hoopes ym. (2022) taas koostivat genomidatan kuudesta *S. tuberosum* -lajikkeesta NRGenen DeNovoMagic-koontimenetelmällä. DeNovo viittaa menetelmään, jossa genomien koostaminen tapahtuu sekvenssidatan perusteella ilman mallisekvenssiä.

Useimmat kaupallisesti viljellyt perunalajikkeet ovat autotetraploideja, joiden genomit ovat erittäin heterotsygoottisia (Bao ym., 2022; Hardigan ym., 2017; Sun ym., 2022; Xu ym., 2011) eli haplotyyppien välillä on paljon eroa alleeleissa ja geenien järjestäytymisessä. Heteroosi-ilmiö eli alleeleiltaan heterotsygoottisten yksilöiden parempi fitness, on havaittavissa perunan joissakin ominaisuuksissa, esimerkiksi yksilön tuottamien mukuloiden koossa ja määrässä (Bonierbale ym., 2019). Suuri heterotsygoottisuusaste on kuitenkin vaikeuttanut toivottujen ominaisuuksien taustalla olevien geneettisten perusteiden selvittämistä, risteytysjalostusta ja genomien tutkimista. Tavanomaiset perunanjalostusohjelmat ovatkin olleet tehottomia, mikä on johtanut siihen, että perunan jalostus on ollut hyvin rajallista verrattuna muihin tärkeisiin viljelykasveihin, kuten maissiin ja riisiin (Bao ym., 2022). Samalla tiedetään, että viljeltävien lajikkeiden varsinainen geneettinen pohja on hyvin suppea: lajikkeiden jalostushistoria sisältää usein sisäsiittoisia risteytyksiä sekä useaan kertaan eri vaiheissa toistuvia risteytyksiä jonkin tietyn lajin tai lajikkeen kanssa, ja keskenään risteytettävien lajikkeiden sukupuissa saattaa taten myös olla monia samoja esivanhempia (Love, 1999).

Perunakasvi lisääntyy suvullisesti siemenestä tai suvuttomasti mukuloistaan. Viljeltyä perunaa kasvatetaan ja lisätään nimenomaan mukulasta eli niin kutsutusta siemenperunasta. Mukula on morfologisesti erilaistunut maanalainen, päävarresta kasvavan rönsyn päätyosa, joka toimii kasvin tärkkelysvarastona, mutta tarvittaessa voi kasvattaa kasvupisteistään eli "silmistään" uuden, geneettisesti identtisen kasviyksilön. Siemenperunasta kasvatettu kasvi ja sen tuottamat mukulat ovat siis siemenperunan kloonija. Tällä tavoin varmistetaan tasalaatuinen ja ominaisuuksiltaan ennustettava sato, sekä haluttujen ominaisuuksien pysyminen lajikkeessa (Bonierbale ym., 2019; Fry, 2008). Toisaalta kasvin klonaalinen lisääminen alkaa ennen pitkää kerryttää lajikkeen genomiin haitallisia alleeleja, mikä voi johtaa sukusiitostaantumaa eli lajikkeen ominaisuuksien heikkenemiseen (Charlesworth & Willis, 2009; Zhang ym., 2019).

Perunakasvi tuottaa myös siemeniä, mikäli sen kukinnot pölyttyvät. Siemenen genomissa voi meioosin aikana tapahtua rekombinaatiota eli perinnöllisen aineen uudelleenjärjestymistä siten, että syntyy uusia kromosomi- ja geeniyhdistelmiä, alleeleja tai nukleotidijaksoja. Siemenestä kasvava uusi kasviyksilö mukuloineen voi siis poiketa geneettisesti ja ominaisuuksiltaan siemenen tuottaneesta kasviyksilöstä (Bonierbale ym., 2019). Diploidit perunat ovat usein ristipölytteisiä eli kasviyksilö ei voi pölyttää itse itseään, mikä ehkäisee sukusiitoksen tapahtumista ja tästä seuraavaa sukusiitostaantumaa (Kardile ym., 2022). Autotetraploidisista perunalajikkeista monet periaatteessa kykenevät itse-pölytykseen (Bonierbale ym., 2019), mutta moni nykyinen lajike on kuitenkin urossteriili (Watanabe, 2015) eli ne eivät juurikaan tuota

siitepölyä. Verraten villeihin lajeihin, joihin kohdistuu luonnonvalintaa, jalostettaessa aseksuaalisesti lisättäviä viljeltäviä lajikkeita geeneihin, jotka edistäisivät hyviä lisääntymisominaisuuksia, ei juurikaan kohdistu jalostusprosessin aikana valintaa (Clot ym., 2020; Hardigan ym., 2017). The European cultivated potato -tietokanta listaa 201 Euroopassa viljeltävää lajiketta, jotka tuottavat marjoja useammin kuin satunnaisesti, ja 1099 lajiketta, jotka tuottavat marjoja harvemmin kuin satunnaisesti, joista 467 lajiketta eivät muodosta ollenkaan marjoja (The European cultivated potato, 2025).

2.2.2 Risteytykset villien sukulaisten kanssa

Tarkastellessa *S. tuberosum*-lajikkeiden tunnettuja sukupuita ja jalostushistoriaa havaitaan usein, että lajikkeen taustalla on useaan kertaan toistuneita risteytyksiä monien eri villien sukulaislajien ja maatiaislajikkeiden kanssa (Love, 1999). Tällä tavoin on pyritty sopeuttamaan lajikkeita uusiin kasvuympäristöihin, lisäämään lajikkeiden heterotsygoottisuusastetta, tuomaan genomiin haluttuja geenejä, kuten resistenssigeenejä, sekä yleisesti laajentamaan geneettistä pohjaa jalostusta varten (Bradshaw, 2022). Resistenssi- eli kestävyysgeenillä (*R*-geeni) tarkoitetaan geeniä, jonka koodaama proteiini tunnistaa esimerkiksi patogeenin rakenteen, tai infektion synnyttämän muutoksen solussa ja laukaisee yliherkkyyss- eli hypersensitiivisen vasteen (HR) (Tieteen termipankki, 2014).

Loven (1999) artikkelissa tarkasteltiin 44:n Yhdysvalloissa 1990-luvulla eniten viljellyn *S. tuberosum* -lajikkeen jalostushistoriaa. Datasta nousi lopulta esiin 12 merkittävää esivanhempaa (engl. major contributing ancestor, MCA), joihin kuuluivat mm. maatiaislajikkeet ”Daber” ja ”Sutton's Flourball”, maatiaislajikkeiden suoria jälkeläisiä, varhaisia hyväksi todettuja lajikkeita, sekä yksi tietty, todennäköisesti saksalainen *Solanum demissum* x *S. tuberosum* -risteytys, alkio numero 3895-13. Määritellyt 12 MCA:ta esiintyivät lähes kaikkien 44:n lajikkeen jalostushistoriassa, ja niiden lisäksi jalostushistorioissa oli risteytyksiä esimerkiksi *S. tuberosum* ryhmän *phujera*, *S. tuberosum* ryhmän *andigena*, villilajin *S. acaule* ja villilajin *S. chacoense* kanssa. Yleisesti *S. demissum*-laji esiintyi 64 %:ssa jalostushistorioista.

Myös Eurooppalaisten lajikkeiden sukupuut sisältävät risteytyksiä villien sukulaisten, erityisesti *S. demissum*in kanssa. Kuten aiemmin mainitsin, 1800-luvun puolivälissä Eurooppaan tuotiin uusia lajeja ja lajikkeita risteytyksiä varten. Tuolloin rutonkestävyyttä koodanneita geenejä sisältänyt *S. demissum* saapui meksikosta Saksaan risteytettäväksi. Nämä 1800-luvun puolivälissä tehtyjen risteytysten jälkeläiset saattoivat toimia esivanhempina

Saksassa myöhemmin kehitetyille rutonkestäville lajikkeille (Hawkes, 1979 viitaten Klotzsch (1849; 1852) ja Ross (1958)).

Bradshaw (2022) kuvailee katsausartikkelissaan perunan jalostuksen historiaa. Artikkelissaan hän argumentoi, että kun *R*-geenejä on pyritty siirtämään risteyttämällä viljeltävää perunaa sen villien sukulaisten kanssa, takaisinristeyttäminen on saattanut loppua jo ennen varmuutta siitä, että *R*-geeni on ainoa jäljelle jäänyt villin sukulaisten geeni viljeltävän perunan genomissa. Villit perunalajit sisältävät paljon myös jalostuksen kannalta ei-toivottuja alleleja, ja tämän ei-toivotun geneettisen materiaalin poistaminen risteyttämällä, samalla kuitenkin säilyttäen toivotut alleelit lajikkeen genomissa, voi viedä vuosikymmeniä (Bonierbale ym., 2019). Lisäksi jatkojalostuksessa käytetyt yksilöt on perinteisesti valittu visuaalisen arvion perusteella, jolloin tärkein tieto jalostajalle on ollut yksilön ilmiäsu eli fenotyyppi (Bradshaw, 2022).

3 PERUNARUTTO JA PERUNAN PUOLUSTAUTUMINEN PATOGEENEILTA

3.1 *Perunarutto*

Globaalisti perunaa uhkaavat monet patogeenit ja tuholaiset kuten sienitaudit, bakteerit, kasvivirukset, tuhohyönteiset ja muut eläimet. Erilaisten patogeenien ja tuholaisien lisäksi myös ilmastonmuutoksen myötä muuttuvat kasvatusolosuhteet voivat vaikeuttaa perunan viljelyä. Esimerkiksi lisääntynyt kuivuus tai märkyys, lämpötilanmuutokset ja vuodenaikaspesifisten olosuhteiden muuttuminen voivat haitata perunakasvin alkukehitystä ja kasvua. Ilmastonmuutoksella voi myös olla vaikutusta patogeeneihin ja tuhoeläimiin, sillä ne saattavat ilmasto-olosuhteiden muuttuessa siirtyä uusille elinalueille ja pärjätä aikaisempaa paremmin alueilla missä ne eivät aikaisemmin ole viihtyneet. Esimerkiksi leudomprien talvien ansiosta yhä useammat kasvintuhoojat voivat selvitä talven yli suomalaisessa maaperässä (Lavonen, ym., 2011).

Ruokavirasto jakaa kasvintuhoojat kolmeen ryhmään: laatutuhoojiin, karanteenituhoojiin sekä kolmanteen ryhmään, joka sisältää kahteen muuhun ryhmään kuulumattomat tuhoajat. Laatutuhoojia ei saa esiintyä myytävissä kasviyksilöissä, ja karanteenituhoojia ei saa esiintyä myytävissä tai kasvatettavissa kasveissa, eikä luonnossa. Perunan karanteenituhoojia ovat muun muassa koloradokuoriainen (*Leptinotarsa decemlineata*), peruna-ankeroiset (*Globodera*

spp.) tummarengasmätä (*Ralstonia solanacearum*) ja vaalearengasmätä (*Clavibacter sepedonicus*). Perunan sukkulamukulaviroidi (engl. Potato spindle tuber viroid, PSTVd) on perunan laatutuhooja. Kolmanteen ryhmään kuuluvat muut kuin lainsäädännössä säädellyt kasvintuhoojat. Ryhmään kuuluu useita ikäviä kasvintuhoojia, esimerkiksi useita virustauteja, kuten perunan Y-virus (*Potyvirus yituberosi*, PVY), perunan kierrelehtisyysvirus (engl. Potato leafroll virus, PLRV) sekä bakteeritauteja, kuten tyvi- ja märkämätä (*Dickeya* spp. ja *Pectobacterium* spp.). Tähän ryhmään kuuluu myös *Phytophthora infestans*, joka on yksi globaalisti tunnetuimpia perunantuhoojia. (Ruokavirasto, 2024a.)

P. infestans, joka suomeksi tunnetaan nimellä perunarutto ja englanniksi “potato late blight”, on *Oomycetes*-luokkaan kuuluva sienimäinen taudinaiheuttaja. Se on hemibiotrofinen taudinaiheuttaja eli se tarvitsee isäntäkasvin elävää solukkoa selviytyäkseen, mutta elää taudin myöhemmässä vaiheessa myös kuolleessa solukossa. *P. infestans* on kenties tunnetuin perunan patogeeneista, mahdollisesti sekä historiallisista syistä että globaalin levinneisyytensä vuoksi. Se esiintyy lähes kaikkialla maailmassa ja sen alueellinen esiintyminen on vahvasti sidoksissa patogeneita kantavien siemenperunoiden tuontiin, mistä syystä patogeenin havaitseminen viljelyalueella voi myös vaihdella vuosien välillä (CABI, 2021).

Oomycetes-luokka eli munasienet, on joukko sienenkaltaisia aitotumaisia eliöitä, joille ovat sukua muun muassa ruskolevät (*Phaeophyceae*) ja piilevät (*Bacillariophyceae*). Munasienet viihtyvät yleensä kosteissa ja märissä olosuhteissa (Fry & Goodwin, 1997; Kamoun, 2009). Niillä on joitakin aitosienimäisiä ominaisuuksia, kuten sienimäinen kasvutapa ja leviäminen itiöiden avulla, mutta ne eroavat aitosienistä monin tavoin. Esimerkiksi Judelsonin ja Blancon (2005) ja Kamounin (2009) katsausartikkeleissa mainitaan, että aitosienten soluseinä koostuu pääosin kitiinistä, kun munasienillä soluseinän päärakennusaine on selluloosa. Lisäksi aitosienet esiintyvät usein haploidisessa muodossaan ja niiden elinkaari sisältää vain lyhyen diploidisen vaiheen mahdollisen suvullisen lisääntymisen yhteydessä. Munasienet ovat diploideja koko elinkiertonsa ajan, lukuun ottamatta haploidin sukusolun tuottamista suvullisen lisääntymisen yhteydessä.

Perunarutto on aiheuttanut historian saatossa suuria tuhoja perunanviljelmille. Esimerkiksi Irlannin 1800-luvun suuren nälänhädän taustalla oli *P. infestans*in leviäminen alueelle, minkä seurauksena perunasadot tuhoutuivat lähes täysin. Perunaruton uhka ei kuitenkaan ole vain historiaa, sillä *P. infestans* -infektioille altis *S. tuberosum* on edelleen yleisin maailmalla viljelty perunalaji. *P. infestans* voi infektoida perunan lisäksi myös tomaattikasveja (Ruokavirasto,

2024), mutta se tunnetaan kuitenkin ensisijaisesti perunan patogeenina, kuten sen arkikielisiä nimistöäkin voi päätellä. *P. infestans*in lisäksi maailmalla tunnetaan muitakin *Phytophthora*-suvun kasvipatogeenia, kuten soijapavun varsi- ja juurimätää aiheuttava *P. sojae* ja tammen versopolte *P. ramorum*.

Perunaruton infektoimaan kasviin ilmestyy usein ensin ruskeita, kuolleita laikkuja ja homemaista nukkaa lehtiin ja varsiin. Ennen pitkää kasvin maanpäälliset osat tuhoutuvat kokonaan. Rutto voi myös levitä maan alle mukuloihin ja aiheuttaa tummia laikkuja sekä ruskeaa, kuivaa ja kuollutta solukkoa. Viljelyn kannalta tämä tarkoittaa sitä, että mukuloiden kasvu loppuu varren ja lehtien tuhoutuessa, ja myös itse mukulasato voi tuhoutua tai saatu sato vähentyä merkittävästi. Infektoituneet mukulat voivat myös viljelysmaahan jäädessään mahdollistaa ruton säilymisen maaperässä, jolloin se voi tarttua seuraavaan viljelmään. Siemenperunat, jotka kantavat perunaruttoa, voivat taas tartuttaa sen muihin siemenperunoihin, ja tätä kautta patogeenia leviää uusiin viljelymaihin. (Ruokavirasto, 2024b; Perunantutkimuslaitos PETLA, 2025; CABI, 2021).

P. infestans tuottaa kolmelaisia itiöitä, joilla se leviää. Kuromaitiöt (engl. sporangia) tuotetaan infektoituneeseen kasvisoluksoon muodostuvassa kuromankannattimessa (engl. sporangiophore) ja ne voivat oikeissa olosuhteissa tuottaa liikuntakykyisiä parveiluitiöitä (engl. zoospore) (Kamoun, 2009). Kuromaitiöt ja parveiluitiöt muodostuvat aseksuaalisesti eli niiden genomi vastaa lähtökasvuston genomia. Aseksuaalisesti tuotettujen itiöiden lisäksi *P. infestans* voi tietyssä tilanteessa tuottaa seksuaalisesti munaitiöitä eli oosporeja. Yksittäinen *P. infestans* -itiö on biseksuaalinen eli se voi muodostaa sekä naaraspuolisia oogonio- että koiraspuolisia siittiöpesäkerakenteita, joiden kautta geneettisen materiaalin yhdistyminen tapahtuu (Fry & Goodwin, 1997). Galindo ja Gallegly (1960) kuitenkin havaitsivat, että *P. infestans* on heterotallinen organismi eli sen suvullinen lisääntyminen vaatii kahden pariutumistyyppin, A1 ja A2 kohtaamisen. A2-pariutumistyyppin puuttuminen esti Väli-Amerikan ulkopuolella pitkän aikaa *P. infestans*in seksuaalisen lisääntymisen, mutta 1980-luvulla A2-tyyppiä alettiin havaita myös Euroopassa (Hohl & Iselin, 1984; Fry ym., 1993). Seksuaalinen lisääntyminen mahdollistaa paitsi uudenlaisten geeniyhdistelmien syntymisen, myös taudinaiheuttajan paremman selviytymisen maaperässä. Munaitiöt ovat huomattavasti kestävämpiä ja pitkäikäisempiä kuin kuroma- tai parveiluitiöt, ja ne voivat säilyä maaperässä infektointikykyisenä jopa neljä vuotta (Turkensteen ym., 2000). Munaitiö selviää aseksuaalisesti tuotettavista itiöistä poiketen ilman isäntäsolukon tarjoamaa ravintoa, ja toimii

siis lepoitönä patogeenille, jolloin se voi selvitä huonon tilanteen yli ilman isäntäkasvia (Kamoun, 2009).

P. infestans lisääntyy suvullisesti ja tuottaa oosporeja myös Suomessa. A2-pariutumistyyppiä havaittiin Suomessa ensimmäisen kerran vuonna 1992 (Hermansen ym., 2000), jolloin noin 3 % tutkituista isolaateista edusti A2-tyyppiä. Vuosina 1993–1996 tutkituissa isolaateissa A2:n osuus oli noussut noin 20 %:iin (Hermansen ym., 2000) ja vuosina 2001–2007 50 %:iin (Runno-Paurson ym., 2014). Lehtinen ja Hannukkala (2004) raportoivat Suomessa vuosina 2000-2002 havaituista perunaruttotartunnoista, jotka aiheutti suurella todennäköisyydellä A1- ja A2-pariutumistyyppien välisen suvullisen lisääntymisen tuottamat munaitiöt, jotka säilyivät maaperässä yli talven. Runno-Paurson ym. (2014) mukaan *P. infestans*in suvullinen lisääntyminen oli mahdollinen syy A2-pariutumistyyppin kasvaneelle osuudelle Suomessa 2000-luvun aikana.

Perunaruttoinfektio saa alkunsa, kun *P. infestans* -itiö laskeutuu kasvin päälle. Kamounin (2009) mukaan flagellojen avulla liikkuvat parveiluitiöt ovat yleisiä uuden infektion aiheuttajia, mutta infektion voi myös aiheuttaa kuromaitiö tai maaperään jäänyt munaitiö. Löydettyään sopivan kasvupinnan, itiö kasvattaa ituputken ja alkaa muodostaa rakenteita, joilla se tarttuu kasvisoluun ja infektoi sen. Kuromaitiö voi muodostaa ituputken yli noin 14 celsiusasteen lämpötilassa ja infektoi solun siinä valmiiksi olevan vaurion tai reiän, esimerkiksi ilmaraon eli stooman kautta (Judelson & Blanco, 2005). Matalammassa lämpötilassa kuromaitiö tuottaa parveiluitiöitä, jotka muodostavat kystan ja alkavat sen jälkeen kasvattaa infektointia edistäviä rakenteita. Parveiluitiöt kykenevät tunkeutumaan soluseinän läpi: ituputken muodostumisen jälkeen soluseinän ulkopuolelle kasvaa painerihmoja (engl. appressorium), joiden kärkeen muodostuu rakenne, joka auttaa soluseinän läpäisemisessä. Tämän jälkeen painerihma kasvattaa solun sisään infektorakkulan (Kamoun, 2009). Kasvisolujen väliin alkaa myös kasvaa rihmasto (engl. mycelium) ja imurihmoja (engl. haustorium), joilla patogeeni imee isäntäkasvista tarvitsemiaan ravinteita ja toisaalta erittää erilaisia enstyymejä ja efektoreja isäntäsolukoon (Avrova ym., 2008; Bozkurt ym., 2011; Kagda ym., 2020; Wang ym., 2018). *Phytophthora*-suvun munasienet ovat auksotrofeja tiamiinin ja β -hydroksiproliinin suhteen eli ne eivät voi valmistaa näitä kasvuun ja itiöiden muodostamiseen vaatimiansa molekyyliä itse, vaan niiden on saatava ravinteet ulkoisesta lähteestä eli isäntäsolukolta (Kamoun, 2009). Taudin edetessä infektoituneet solut alkavat nekrotisoitua eli ne kuolevat. Solukon nekrotisoituminen näkyy vaurioina eli leasioina lehden pinnassa. Myöhemmässä infektion vaiheessa patogeenin kasvattamaan solukoon alkaa muodostua kuromankannattimia, joista syntyy kuromaitiöitä

jotka levittävät infektiota ympäröiviin soluihin, lehtiin ja kasviyksilöihin. Kuromaitiot voivat myös tuottaa parveilutiota. Infektiota edistävien rakenteiden muodostamisen lisäksi *P. infestans* myös erittää isäntäsolukoon erilaisia molekyyliä, kuten toksiineja, isäntäsolun soluseinän rakenteita hajottavia entsyymejä sekä isäntäsolukon tuottamia molekyyliä inhiboivia proteiineja (Kamoun, 2009).

3.2 Perunan ja perunaruton väliset interaktiot

*Phytophthora infestans*in torjuminen viljelmillä perustuu pitkälti fungisidien levittämiseen (Ruokavirasto, 2024). Näitä ovat esimerkiksi mankotsebi (Inglis & Dorrance, 1999; Samoucha & Cohen, 1990), metalakssyyli (Fry, ym., 1979) ja propamokarbi (PETLA, 2025; (Samoucha & Cohen, 1990). Fungisidialttius vaihtelee kuitenkin eri *P. infestans* -kantojen välillä. Esimerkiksi metalakssyyllille resistenttejä *P. infestans* -kantoja esiintyy nykyisin ympäri maailmaa, myös Suomessa (Hermansen ym., 2000). Toisaalta metalakssyylin käytön vähentäminen viljelmillä voi johtaa yllättävän nopeasti resistenttiyden vähenemiseen *P. infestans* -kannoissa ja näin onkin käynyt Suomessa (Hermansen ym., 2000). Fungisidia voi myös joutua levittämään pellolle ennaltaehkäisevästi ja suuria määriä, jotta pystytään torjumaan tehokkaasti *P. infestans*-tartuntoja viljelmällä (Inglis & Dorrance, 1999; Samoucha & Cohen, 1990). On myös mahdollista, että muillekin torjunta-aineille resistentit *P. infestans*-kannat yleistyisivät. Tällä hetkellä Perunantutkimuslaitos (PETLA) suosittelee perunaruton kemialliseen torjuntaan propamokarbia tai oksatiapiproliinia (PETLA, 2025). Luomuviljelyssä kemiallista torjuntaa ei kuitenkaan sallita.

Kuten johdannossa jo mainitsin, fungisidien käyttö tuottaa viljelijöille merkittäviä kuluja. Lisäksi kuluttajien ostokäyttäytymistä ohjaa yhä enemmän kiinnostus luonnollisiin tuotantomenetelmiin ja pyrkimys välttää ravintoa, jota on tuotettu keinotekoisilla lannoitteilla ja torjunta-aineilla. Torjunta-aineiden käyttöön liittyvät huolet ovat saaneet monet kääntämään katseensa kohti perunakasvien omia puolustusmekanismeja, ja näiden mekanismien tehostamista ja parempaa hyödyntämistä rutiinikäyttöisten lajikkeiden jalostamiseksi.

Kasvin fyysiset ja fysiologiset ominaisuudet, kuten lehden yläepidermin paksu, vahamaisia yhdisteitä sisältävä kutikula, kasvisolujen paksu ja kova soluseinä sekä kasvin tuottamat kemialliset komponentit, kuten glykoalkaloidit, toimivat ikään kuin ensimmäisen asteen passiivisena suojauksena monia tuholaisia ja patogeenejä vastaan (Dangl & Jones, 2001; Fu & Dong, 2013). Kaikkia kasvin potentiaalisia tuhon- ja taudinaiheuttajia vastaan nämä

ominaisuudet eivät kuitenkaan riitä, joten kasveille on myös kehittynyt erilaisia signalointireittejä ja puolustautumismekanismeja, jotka yleisesti käsitetään kasvin immuunijärjestelmäksi. Kasvien immuunipuolustuksen ja eläinten synnynnäisen immunitetin välillä on yhtäläisyyksiä patogeenien tunnistamiseen liittyen (Jones ym., 2016). Toisin kuin eläimillä, kasvien immuunijärjestelmässä ei kuitenkaan ole varsinaisesti adaptiivista osaa eli kasviyksilöt eivät voi oppia tunnistamaan uusia patogeeneja aikaisempien infektioiden perusteella (Jones & Dangl, 2006; Ngou ym., 2021). Ne turvautuvat siis yksinomaan synnynnäiseen immunitettiin tunnistukseen ja torjuakseen mikrobipatogeenit ja tuholaiset. Kasvien immuunijärjestelmä ei myöskään sisällä valkosolujen tapaisia liikkuvia puolustussoluja, vaan puolustutuminen perustuu herbivorian, infektion tai patogeenin rakenteiden havaitsemisen aiheuttamiin solusignaaleihin, jotka ohjaavat kasvisolua fyysisiin ja fysiologisiin muutoksiin joilla pyritään ehkäisemään esimerkiksi patogeenin kasvu ja levittäytyminen solukossa.

Kasvien immuunipuolustus jaetaan usein kahteen haaraan: solukalvolla sijaitsevien reseptoreiden välittämään laajempaan patogeenien tunnistukseen ja pääosin solun sisällä tapahtuvaan spesifisempään tunnistukseen (Jones & Dangl, 2006). Tätä näkemystä on kuvattu niin kutsutulla siksak-mallilla, jossa ensimmäinen osuus saa aikaan lievemmän reaktion kasvisolussa, ja seuraava rajumman (Jones & Dangl, 2006). Nämä esitetään usein ikään kuin erillisinä signaalireitteinä, mutta viime aikoina on alettu ymmärtää, että solukalvon ja solunsisäisten molekyylien välittämät immuunireitit toimivat yhdessä infektion vastustamiseksi, ja immuunipuolustus heikkenee mikäli toinen puolustusmekanismi hiljennetään (Ngou ym., 2021).

Yliherkkyys- eli hypersensitiivinen vaste, HR (engl. hypersensitive response) on suojautumiskeino, jota kasvit käyttävät estämään mikrobipatogeenien aiheuttaman infektion leviämistä. Patogeenin havaitseminen johtaa kasvisolussa biokemiallisiin ja toiminnallisiin muutoksiin, mitkä saavat lopulta aikaan solukuoleman. Nopea HR on tehokas suoja bio- ja hemibiotrofisia patogeeneja kohtaan, sillä isäntäsolun kuolema estää patogeenin ravinteiden saannin ennen kuin se ehtii kasvaa ja levittäytyä ympäröiviin soluihin (Vleeshouwers ym., 1999).

3.2.1 Solukalvon reseptorien aktivoima immuunipuolustus

Kasvin hahmontunnistusreseptori eli PRR-reseptori (engl. pattern recognition receptor) voi tunnistaa erilaisia patogeeneihin tai infektiioon liittyviä molekulaarisia rakenteita. Näitä ovat

esimerkiksi patogeeniiliitännäiset molekyyliarakenteet eli PAMP:it (engl. pathogen associated molecular pattern), joita kutsutaan myös mikrobiiliitännäisiksi molekyyliarakenteiksi eli MAMP:eiksi. Ne ovat patogeeneille tyypillisiä, yleensä konservoituneita molekyyliarakenteita, esimerkiksi soluseinän rakenteita, joita kasvit voivat tunnistaa (Fu & Dong, 2013; J. Jones & Dangl, 2006). Munasienillä, joihin *P. infestans* kuuluu, tällainen on esimerkiksi soluseinän glukaani (Kamoun, 2009). Infektion aiheuttamiin vaurioihin liittyviä molekyyliarakenteita, kutsutaan DAMP:eiksi (engl. damage associated molecular patterns). PAMP/MAMP- tai DAMP-rakenteen tunnistaminen aiheuttaa immuunivasteen, jota yleensä kutsutaan PAMP:in laukaisemaksi immuunireaktioksi eli PTI:ksi (engl. PAMP triggered immunity) (Jones & Dangl, 2006). PTI-reaktiossa PRR-reseptorin aktivaatio saa aikaan mitogeneeniaktivoitavien proteiinikinaasien (MAPK:t) fosforylaatiopohjaisten signaalikaskadien aktivaation, reaktiivisten happilajien (ROS) tuotannon kasvun ja kalsiumionien pitoisuuden kasvun solulimassa (Feechan ym., 2015). Signaloinnin aikaansaamat transkriptionaaliset muutokset solussa saavat aikaan esimerkiksi soluseinän rakenteita vahvistavien yhdisteiden, esimerkiksi kalloosin ja ligniinin tuotannon, ja infektoituneen solun soluseinän lähelle kertyy fenolisia yhdisteitä (Feechan ym., 2015; Glazebrook, 2005; Ngou ym., 2021; Vleeshouwers ym., 1999). Koska esimerkiksi *P. infestans*in parveiluitöiden infektointimekanismi perustuu soluseinän läpi tunkeutumiseen ja infektiorakenteiden kasvattamiseen solun sisään, sellaiset puolustautumisreaktiot, jotka lisäävät soluseinän kestävyyttä ja soluliman antipatogeenisuutta vaikuttavat loogiselta tavalta suojaantua.

Patogeenin havaitseminen aiheuttaa useissa tutkituissa kasveissa paikallisen puolustusreaktion lisäksi myös laajemmalle ulottuvan systeemisen hankitun resistenssi- eli SAR-reaktion, (engl. systemic acquired resistance) (Fu & Dong, 2013). Paikallinen puolustusreaktio aktivoi signaalinvälityksen kasvin kauempana sijaitseviin soluihin ja solukoihin, jotka alkavat ekspressoida patogeeniiliitännäisiä *PR*-geenejä (engl. pathogen related genes), ja tuottaa ennaltaehkäisevästi patogeeniiliitännäisiä *PR*-proteiineja (engl. pathogen related proteins), esimerkiksi hydrolyyttisiä glukanaasi-, kitinaasi ja proteaasientsyymejä, jotka hajottavat useille patogeeneille tyypillisiä molekyyliarakenteita (Kamoun, 2006; Fu & Dong, 2013).

3.2.2 Solunsisäisten reseptorien aktivoima immuunipuolustus

Jos kasvi ei tunnista patogeenin rakenteita, eikä immuunireaktiota synny, puhutaan yhteensopivasta vuorovaikutuksesta (engl. compatible interaction), joka johtaa siihen, että patogeeni infektoi kasvin onnistuneesti. Ei-yhteensopiva (engl. incompatible)

vuorovaikutustilanne patogeenin tuottamien molekyylien ja kasvinsolun patogeenispesifisiä rakenteita tunnistavien molekyylien välillä taas johtaa kasvin puolustautumiseen ja infektion epäonnistumiseen. Kasvin PTI-vaste saa joillain patogeeneilla, myös *P. infestans*illa, aikaan infektointikykyä edistävien ja kasvin puolustusta vastustavien efektoriproteiinien tuotannon (Jones & Dangl, 2006; Kamoun, 2006). Efektoriproteiinit saattavat kumota PTI:n, jolloin kasvi altistuu jälleen infektiolle (Jones & Dangl, 2006; Kamoun, 2006). Tätä kutsutaan efektorin laukaisemaksi alttiudeksi, eli ETS:ksi (engl. effector triggered susceptibility). Efektoriproteiinit voidaan jakaa kahteen ryhmään niiden vaikutusalueen mukaan: apoplastiset efektoriproteiinit vaikuttavat solujenvälisessä tilassa, sytoplasmiset efektoriproteiinit taas solun sisässä (Kamoun, 2006). *Phytophthora*-suvun patogeeneilla havaittuja apoplastisia efektorimolekyylejä ovat esimerkiksi glukanaasi-inhibiittoriproteiinit (GIP:it), proteaasi-inhibiittorit, kuten seriiniproteaasi-inhibiittorit EPI1 ja EPI10 ja kystatiinin kaltaiset kysteiiniproteaasi-inhibiittorit EPIC1 ja EPIC2, jotka nimiensä mukaisesti inhiboivat kasvin puolustautuessaan tuottamia glukanaasi- ja proteaasientsyymejä, joilla se pyrkii hajottamaan patogeenien rakenteita (Kamoun, 2006).

P. infestans-kannat tuottavat usein sytoplasmisia RXLR- ja CRN-efektoreja. RXLR-efektoriperheen nimi viittaa proteiinien konservoituneeseen animohapposekvenssiin, jossa on järjestyksessä arginiini (R), mikä tahansa aminohappo (X), leusiini (L) ja arginiini (R) (Kamoun, 2006). CRN-efektoriperheen nimi taas viittaa rypistymiseen ja nekroosiin (engl. crinkling and necrosis) – oireisiin, joita perheen proteiineja koodaavat geenit indusoivat Torton ym., (2003) tutkimuksessa, jossa CRN-perhe ensimmäisen kerran kuvattiin. RXLR-efektoriperheen proteiineja ja niitä koodaavia genejä on tunnistettu ja nimetty *P. infestans* -kannoista useita. Esimerkiksi *Avrblb2*-geenin koodaama AVRblb2-proteiini, jonka havaittiin kertyvän imurihmojen läheisyyteen kasvisolun sisässä, estää isäntäsolun tuottamaa puolustautumisentsyymejä, papaiinin kaltaista kysteiiniproteaasi C14:ta, erittymästä solujenväliseen tilaan (Bozkurt ym., 2011).

Monilla kasveilla on genomissaan kuitenkin niin kutsuttuja kestävyys- eli resistenssigeenejä (*R*-geenit), joiden tuottamat proteiinit voivat tunnistaa tiettyjä efektoreja, ja saada aikaan tehostetun, yleensä HR:ään perustuvan immuunireaktion (Jones & Dangl, 2006). Tällainen efektorin laukaisema immunitetti eli ETI-vaste (engl. effector triggered immunity) noudattaa niin kutsuttua ”gene-for-gene”, suomeksi ”geeni vastaan geeni”, -mallia eli tietyn *R*-geenin tuote tunnistaa tietyn *avr*-geenin koodaaman efektorin (Vleeshouwers ym., 1999; Kamoun, 2006). Immunitetti syntyy siis tiettyä patogeenikantaa vastaan, jonka tietyn efektorin

tunnistamiseen kasvilla on sopiva geenituote. Kantaspesifinen immunitteettikaan ei kuitenkaan tuo lopullista helpotusta esimerkiksi *P. infestans*-infektoita vastaan, sillä patogeenikannan *avr*-geenit voivat mutatoitua ja rekombinoitua, jolloin kanta voi alkaa tuottaa sellaista efektoria jota *R*-geenin tuote ei tunnistaakaan (Haas ym., 2009).

Useimmat *R*-geenien tuottamat proteiinit kuuluvat NB-LRR-proteiiniperheeseen, jota kutsutaan myös NLR-perheeksi (Lukasik & Takken, 2009). NB viittaa nukleotidejä sitovaan domeeniin (nucleotide binding domain) ja LRR leusiinirikkaisiin toistojaksoihin (leucine rich repeats). *R*-geenit voidaan periaatteessa jakaa kvalitatiivisiin ja kvantitatiivisiin *R*-geeneihin (Rietman ym., 2012; Vleeshouwers ym., 1999). Kvalitatiiviset *R*-geenit noudattavat edellä esiteltyä geeni vastaan geeni -mallia eli yhden *R*-geenin tuote tunnistaa yhtä tiettyä efektoria. Kvantitatiiviset geenit taas saavat aikaan osittaisen, hitaamman immunitetin, saattavat tunnistaa useita eri kantoja ja efektoreja, ja ovat tehokkaimmillaan jos genomissa on useampia *R*-geenejä, kvantitatiivisten lisäksi myös kvalitatiivisia (Vleeshouwers ym., 1999; Rietman ym., 2012). *P. infestans* -spesifisiä *Rpi*-resistenssigeenejä on havaittu useista villoista *Solanum*-suvun perunoista, mutta *S. tuberosum* -lajilla ei ole toimivia *Rpi*-geenejä luonnostaan.

Haasin ym. (2009) julkaisemassa tutkimuksessa sekvensoitiin *P. infestans*in genomi ja tutkittiin sen efektoriproteiineja mahdollisesti koodaavia geenejä. Tutkimuksessa arvioitiin genomien kooksi noin 240 megabasea, mikä on kooltaan merkittävästi suurempi kuin tutkimuksessa vertailukohteina käytetyillä *Phytophthora*-lajeilla. Genomista myös pyrittiin tunnistamaan tunnettujen sekvenssien ja aihoiden perusteella mahdolliset RXLR-geenit, joita havaittiin yhteensä 563, sekä CRN-geenit, joita havaittiin genomista 196. Täten myös kummassakin geeniperheessä havaittujen mahdollisten geenien määrä oli huomattavasti suurempi kuin vertailukohteilla. Verrattuna muihin maailmanlaajuisesti ongelmia aiheuttaviin *Phytophthora*-lajeihin, kuten soijapavun *P. sojae*-patogeeniin, *P. infestans* näyttäisi siis olevan laajempi genomiltaan ja geeneiltään, sekä sisältävän paljon vaihtelua sekvenssien välillä. Se kykenee mahdollisesti tuottamaan monipuolisemmin erilaisia efektoriproteiineja, jotka voivat muuntua nopeasti yksittäisen *R*-geenin omaavalle kasville tunnistamattomaksi.

3.3 Rutonkestävien perunalajikkeiden jalostus *R*-geenejä hyödyntäen

Kuten aiemmin mainitsin, useiden perunalajikkeiden jalostushistoriaan sisältyy risteytyksiä villien lajien ja maatiaislajien ja -lajikkeiden kanssa, ja moni näistä risteytyksistä on erityisesti liittynyt pyrkimykseen lisätä kulloisenkin lajikkeen rutonkestävyyttä. Yleensä pyrkimys on

ollut saada yksittäinen *R*-geeni siirtymään lajikkeeseen, mutta risteytysjalostuksen hitauden vuoksi *R*-geenien hyödyntäminen on harvoin tuonut pysyvää helpotusta viljelijöille. Lajikkeen jalostus risteyttämällä vie vuosia, jopa vuosikymmeniä (Fry, 2008), ja *P. infestans* -kannan ominaisuudet saattavat tässä ajassa jo mahdollisesti muuttua. Yhden *R*-geenin yleistynyt käyttö viljeltävissä lajikkeissa myös aiheuttaa suuren valintapaineen alueen *P. infestans*-kannoille, jolloin yhteensopivat kannat alkavat yleistyä nopeasti (Fry, 2008).

Villeistä perunalajeista ja maatiaislajikkeista on tunnistettu useita *P. infestans* -efektoreja tunnistavia proteiineja koodaavia *R*-geenejä. Laajimmin tunnetut ja jalostukseenkin käytetyt *R1-11*-geenit kuvattiin 1900-luvun alkupuolella villistä *S. demissum* -perunalajista ja tämän seurauksena pyrittiin jalostamaan lajikkeita, jotka sisälsivät yhden tai useamman näistä geeneistä (Fry, 2008). *P. infestans* kuitenkin onnistui murtamaan yksittäisen *R*-geenin tuottaman resistenssin nopeasti (Haverkort ym., 2009). Risteytyskokeilut kuitenkin johtivat siihen, että joidenkin rutonkestävien lajikkeiden genomeista on havaittu tutkimuksissa myös näitä *S. demissum*in *R*-geenejä. Esimerkiksi rutonkestävyydestään tunnetulla unkarilaisella ”Sarpomira” -lajikkeella on genomissaan toimivat *R3a*, *R3b* ja *R4* -geenit.

Toinen laji, josta *R*-geenejä on koitettu risteyttämällä siirtää, on villi *S. bulbocastanum*, josta on tunnistettu geenit *Rpi-blb1*, *Rpi-blb2*, *Rpi-bt1* ja *Rpi-blb3* (Rakosy-Tican ym., 2020). *Rpi-blb*-geenit antavat laaja-alaisemman suojan perunaruttoa vastaan, ja siksi niiden havaitseminen aiheutti uuden innon *R*-geenein aikaansaataavaa perunaruttoresistenssiä kohtaan (Song ym., 2003; Fry, 2008). *Rpi-blb*-geenejäkin on koitettu tuoda kaupallisiin lajikkeisiin jo pitkään. Esimerkiksi Alankomaissa Wageningenin yliopisto ja tutkimuskeskus yhteistyössä yksityisten jalostusyriyten kanssa kehittivät 46 vuoden ajan *S. bulbocastanum*in kanssa risteytettyä kaupallista lajiketta, ja vuonna 2005 julkistettiin ”Bionica” ja ”Toluca” -lajikkeet, jotka sisälsivät *Rpi-blb2*-geenin (Haverkort ym., 2009).

Jalostusprosessia olisi mahdollista nopeuttaa geenitekniikalla siirtämällä esimerkiksi agrobakteeri (*Agrobacterium tumefaciens*) -välitteisesti uusia *R*-geenejä kehitettävään lajikkeeseen, mutta tämä ei tietenkään poista *P. infestans*in nopean muuntumisen aiheuttamaa ongelmaa, vaan tehostaa vain jalostajien reaktionopeutta uusien patogeenikantojen kehittymiseen.

Paluchowskan ym. (2022) katsausartikkelissa esitettiin kestävästi ja laaja-alaisesti resistenttien lajikkeiden jalostus mahdolliseksi valitsemalla konservoituneita efektorimolekyylejä tunnistavia *R*-geenejä, ja muodostamalla näistä geenipyramideja siirrettäväksi. Artikkelissa

myös arvioitiin, että geeniteknologiset menetelmät voisivat nopeuttaa prosessia. Geenipyramidien siirtoa ja niiden sisältämien lajikkeiden rutonkestävyyttä on tutkittu paljon 2010-luvulla. Esimerkiksi ruttoaalttiiseen ”Desiree”-lajikkeeseen siirrettiin kahdessa eri tutkimuksessa samat kolme eri *R*-geeniä: *Rpi-sto1* (villilajista *S. stoloniferum*), *Rpi-vnt1.1* (villilajista *S. venturii*) ja *Rpi-blb3* (villilajista *S. bulbocastanum*) (Haesaert ym., 2015; Zhu ym., 2012). Molemmissa tutkimuksissa todettiin, että kasviyksilöt joihin oli siirretty kaikki kolme geeniä, pärjäsivät parhaiten tutkimuksessa käytettyjä *P. infestans* -isolaatteja vastaan. Zhu ym. (2012) myös totesivat, ettei tutkittujen *R*-geenien välillä ollut havaittavissa minkäänlaisia ristivaikutuksia, esimerkiksi että geenit olisivat hiljentäneet toisiaan. Molemmissa tutkimuksissa vertailtiin geenipyramidin sisältäviä kasviyksilöitä myös vain yhden kolmesta tutkitusta geenistä sisältäneisiin yksilöihin, ja havaittiin eroja yksittäisten geenien tuottamassa rutonkestävyydessä. Zhu ym. (2012) havaitsivat, että yksin *Rpi-vnt1.1*-geenin tai *Rpi-sto1*-geenin sisältäneet kasvit olivat täysin resistenttejä kaikille tutkimuksessa käytetyille kiinalaisille isolaateille, kun taas *Rpi-blb3*-geenin sisältäneet kasvit olivat resistenttejä vain osalle. Haesaert ym. (2015) taas havaitsivat, että *Rpi-vnt1.1* oli yksittäisenä siirrettynä geeninä tehokkaampi heidän tutkimuksensa *P. infestans* -isolaatteja vastaan kuin *Rpi-sto1*.

Siirrettävien geenipyramidien koostamisessa on otettava huomioon suunnitellulla viljelyalueella havaittavat *P. infestans* -kannat ja niiden sisältämät *avr*-geenit, vaikka tämäkään ei välttämättä aina riitä. Fry ottaa vuoden 2008 katsaustartikkelissaan esimerkiksi 1960-luvulla viljellyn ”Pentland Dell” -lajikkeen, jonka tiedettiin sisältäneen *S. demissum* -lajin *R1*, *R2* ja *R3* -geenit, ja joka oli aikanaan suosittu juuri rutonkestävyytensä takia. Lajike otettiin kaupalliseen viljelyyn vuonna 1963, ja jo vuonna 1967 viljelyalueilla alettiin havaita *P. infestans* -kantoja, jotka kykenivät murtamaan lajikkeen resistenssin. Kun patogeenikantoja tutkittiin tarkemmin, havaittiin että moni niistä oli jo yhteensopiva sellaistenkin *S. demissum* -lähtöisten *R*-geenien kanssa, joita ei oltu vielä edes yritetty tuoda viljeltäviin lajikkeisiin.

Lisääntyvä tieto *R*-geenien sijainneista ja sekvensseistä yhdistettynä 2010-luvulla kehitettyyn CRISPR-Cas9 -geenieditointimenetelmään saattaa tuoda geeninsiirtoon perustuvien menetelmien rinnalle uudenlaisia vaihtoehtoja. CRISPR-Cas9 -systeemi kuuluu bakteerien puolustusjärjestelmään, ja siinä hajotetaan esimerkiksi bakteriofagin perintöainesta, ja talletetaan siitä fragmentteja bakteerigenomin CRISPR, eli tasaisesti järjestäytyneiden, klusteroituneiden palindromisten toistojaksojen (engl. clustered regularly interspaced short palindromic repeats) -alueeseen (Kivimäki, 2016). Menetelmä perustuu kykyyn ohjata DNA:ta

pilkkova Cas9-restriktioentsyymi haluttuun kohteeseen ohjaus-RNA -sekvenssin avulla (Kivimäki, 2016), eli esimerkiksi jonkin perunalajikkeen sisältävä toimimaton *R*-geeni olisi mahdollista muokata toimivaksi mikäli sekvenssi tunnetaan (Bonierbale ym., 2019).

4 POHDINTAA TULEVAISUUDESTA

Jos uusia rutonkestäviä lajikkeita halutaan tuottaa nopeasti ja tehokkaasti, uusilla menetelmillä tuotettujen muuntogeenisten (GM) perunalajikkeiden kasvatusta on todennäköisesti ennen pitkää sallittava. Perinteiset jalostusmenetelmät ovat paitsi hitaampia, myös toisinaan geneettisesti lopputuloksiltaan epävarmoja, kuten Bradshaw (2022) artikkelissaan toi esiin.

GM-kasvien viljelyyn liittyy kuitenkin usein huoli geneettisen materiaalin karkaamisesta luonnonvaraisiin kasveihin. Lajitietokeskuksen mukaan Suomessa kasvaa luonnonvaraisena kahta *Solanum*-sukuun ja suomalaiseen kasvilajistoon kuuluvaa kasvia: alkuperäislajistoon kuuluva *Solanum dulcamara* eli punakoiso ja vakiintunut muinaistulokas *S. nigrum* eli mustakoiso. Eijlander ym. vuonna 1994 julkaisemassa tutkimuksessa tutkittiin geenien siirtymisen todennäköisyyttä viljeltävistä perunalajikkeista näihin luonnonvaraisiin kasvilajeihin, ja todettiin tämä hyvin epätodennäköiseksi. Artikkelissa myös tuotiin esille, että moni viljeltävä perunalajike on osin tai täysin steriili, ja että mikäli halutaan pyrkiä varmistamaan, ettei geenivirtaa viljelmien ja luonnonkasvien välillä tapahdu, kannattaa transgeenisistä kasveista tehdä urossteriilejä. Tällöin ne eivät tuota siitepölyä eli transgeeninen *S. tuberosum* ei voisi toimia pölyttävänä osapuolena luonnonvaraiselle kasville. Maa- ja metsätalousministeriön Rinnakkaiselon asiantuntijatyöryhmän raportissa (2005) todennäköisimpinä ongelmina Suomessa pidettiin geenimuunnellun perunan mahdollista risteytymistä tavallisten perunalajikkeiden kanssa, sekä edellisvuotisten jäännösmukuloiden sekoittumista seuraavan vuoden istutusten kanssa, mikäli viljeltävä lajike vaihtuu.

Geneettisesti modifioituihin kasveihin liittyy perusteltujen huolenaiheiden lisäksi myös yleistä epäluuloa ja suoranaista pelkoa. Transgeenisten kasvien viljelyä myös säädellään EU-alueella tiukasti. Mielenkiintoinen tulokulma geenien siirtoon perustuvaan perunanjalostukseen esitettiin Schouten ym. (2006) näkökulma-artikkelissa, jossa argumentoitiin, että geenien siirtoa eri perunalajien välillä tulisi ajatella erillisenä asiana transgeenisistä menetelmistä, sillä lajeja, joista genejä on yleensä siirretty, on myös hyödynnetty perinteisessä risteytysjalostuksessa. Artikkelien kirjoittajat ovatkin sitä mieltä, että transgeenisten

perunalajikkeiden sijaan tulisi puhua cisgeenisistä lajikkeista, joita tulisi ajatella lainsäädännöllisesti risteytyksellä aikaansaatuja lajikkeita vastaavina. Haverkort ym. (2008) artikkelissa cisgeenit määriteltiin sellaisiksi geneiksi, jotka esiintyvät luonnostaan perunakasveilla, tai sellaisilla lajeilla, joiden on mahdollista risteytyä perunan kanssa, ja joita on jo hyödynnetty, tai joita kyettäisiin hyödyntämään, perinteisesti risteyttäen.

Wageningenin yliopiston vuosien 2006–2016 välillä johtamassa DuRPh-projektissa, jossa haluttiin tuottaa tietoa resistenttien lajikkeiden jalostuksesta perunanjalostajille, painotettiin myös vahvasti cisgeenisistä menetelmiä. Haverkortin ym., (2008) artikkelissa, jossa projektia käsiteltiin, mainittiin yhtenä tärkeänä osana projektia myös kommunikointi kansalaisten kanssa, ajatuksena että läpinäkyvyys ja tiedon jakaminen julkisesti antaa kaikille mahdollisuuden muodostaa oma mielipiteensä asiasta tutkitun tiedon ja avoimen viestinnän pohjalta.

Vaikka geenitekniikkaan liittyvä lainsäädäntö laahaa huomattavasti geenitekniikan kehityksen jäljessä, julkisen mielipiteen kehittyminen ja tutkimustiedon lisääntyminen on saanut liikkeelle lainsäädännöllisten muutosten valmistelun EU-alueella. Tällä hetkellä cisgeenisten viljelykasvien käyttöä säätelee sama EU:n GMO-lainsäädäntö kuin transgeenisistä kasveja (Geenitekniikan lautakunta, 2025), jonka direktiivit ja säädökset on säädetty vuosien 2001 ja 2009 välillä (Euroopan komissio, 2025). Suomessa GM-organismien kehittämistä ja käyttöä säätelee EU-lainsäädäntöön pohjautuva geenitekniikkalaki, valtioneuvoston asetus geenitekniikasta ja sosiaali- ja terveysministeriön asetukset.

Vuonna 2023 Euroopan komissio esitti muutosehdotuksia lakiin, erityisesti liittyen uusien geenitekniikoiden (engl. New genomic techniques, NGTs), kuten cisgeenisten menetelmien parempaan hyödyntämismahdollisuuteen EU-alueella (Hiilamo, 2023; EUR-Lex, 2023). Ajatuksena on jakaa NGT-menetelmin kehitetyt kasvin kahteen ryhmään, joista toista säädelään tiukemmin ja toista löyhemmin. Löyhemmin säädellyt ryhmän 1 NGT-kasvit käsittäisivät sellaiset kasvit, joita olisi mahdollista tuottaa perinteisinkin jalostusmenetelmin, tai jotka voisivat esiintyä luonnossa eli se voisi sisältää cisgeenisin menetelmin tuotettuja kasveja (Eurooppa-neuvoston lehdistötiedote, 2025). Maaliskuussa 2025 EU-jäsenmaiden edustajat hyväksyivät neuvotteluvaltuutuksen, joidenkin muutosehdotusten kera, joten seuraavaksi asetuksen lopullisen muodon käsittely pääsee alkamaan Euroopan parlamentissa (Eurooppa-neuvoston lehdistötiedote, 2025). On siis mahdollista, että cisgeenisten menetelmien hyödyntäminen kaupalliseen viljelyyn tähtäävässä jalostuksessa helpottuu lakiteknilisesti jo lähivuosina.

5 LÄHTEET

Aho, M., Hassinen, S., Hömmö, L., Kinnunen, K., Lähdetie, P., Oravuo, M., Peltonen, S., Salovuori, I., Suihkonen, K., Heinonen, K., Hyövelä, M., Kinnari, M., Korkman, R., Mannonen, L., Partanen, E., Pitkäjärvi, J., Sarvas, M., Tuohiniitty, H., Tammissola, J. (2005). Muuntogeenisten viljelykasvien sekä tavanomaisen ja luonnonmukaisen maataloustuotannon rinnakkaiselon mahdollistaminen Suomessa Loppuraportti. (s. 30-34). Työryhmämuistio Rinnakkaiselon työryhmä MMM 2005:16. Luovutettu Maa- ja metsätalousministeriölle 7.12.2005.

Ames, M., & Spooner, D. M. (2008). DNA from herbarium specimens settles a controversy about origins of the European potato. *American Journal of Botany*, 95(2), 252–257. <https://doi.org/10.3732/ajb.95.2.252>

Arumuganathan, K., & Earle, E. D. (1991). Nuclear DNA content of some important plant species. *Plant Molecular Biology Reporter*, 9(3), 208–218. <https://doi.org/10.1007/BF02672069>

Avrova, A. O., Boevink, P. C., Young, V., Grenville-Briggs, L. J., Van West, P., Birch, P. R. J., & Whisson, S. C. (2008). A novel *Phytophthora infestans* haustorium-specific membrane protein is required for infection of potato. *Cellular Microbiology*, 10(11), 2271–2284. <https://doi.org/10.1111/j.1462-5822.2008.01206.x>

Bao, Z., Li, C., Li, G., Wang, P., Peng, Z., Cheng, L., Li, H., Zhang, Z., Li, Y., Huang, W., Ye, M., Dong, D., Cheng, Z., VanderZaag, P., Jacobsen, E., Bachem, C. W. B., Dong, S., Zhang, C., Huang, S., & Zhou, Q. (2022). Genome architecture and tetrasomic inheritance of autotetraploid potato. *Molecular Plant*, 15(7), 1211–1226. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.06.009>

Bonierbale, M. W., Amoros, W. R., Salas, E., & De Jong, W. (2019). Potato breeding. Teoksessa *The Potato Crop: Its Agricultural, Nutritional and Social Contribution to Humankind* (ss. 163–217). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-28683-5_6

Bonierbale, M., Amoros, W., Salas, E., De Jong, W. (2020). Potato Breeding, *The Potato Crop: Its Agricultural, Nutritional and Social Contribution to Humankind*, 2020, 163-217. 978-3-030-28682-8. doi:10.1007/978-3-030-28683-5_6

Bozkurt, T. O., Schornack, S., Win, J., Shindo, T., Ilyas, M., Oliva, R., Cano, L. M., Jones, A. M. E., Huitema, E., Van Der Hoorn, R. A. L., & Kamoun, S. (2011). *Phytophthora infestans* effector AVRblb2 prevents secretion of a plant immune protease at the haustorial interface. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(51), 20832–20837. <https://doi.org/10.1073/pnas.1112708109>

Bradshaw, J. E. (2022). A Brief History of the Impact of Potato Genetics on the Breeding of Tetraploid Potato Cultivars for Tuber Propagation. Teoksessa *Potato Research* (Vsk. 65, Numero 3, ss. 461–501). Springer Science and Business Media B.V. <https://doi.org/10.1007/s11540-021-09517-w>

CABI (2021) *Phytophthora infestans* (*Phytophthora* blight). CABI Compendium 40970. 16.11.2021. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.40970> [Luettu 3.5.2025]

Charlesworth, D., & Willis, J. H. (2009). The genetics of inbreeding depression. Teoksessa *Nature Reviews Genetics* (Vsk. 10, Numero 11, ss. 783–796). <https://doi.org/10.1038/nrg2664>

- Clot, C. R., Polzer, C., Prodhomme, C., Schuit, C., Engelen, C. J. M., Hutten, R. C. B., & van Eck, H. J. (2020). The origin and widespread occurrence of Sli-based self-compatibility in potato. *Theoretical and Applied Genetics*, 133(9), 2713–2728. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03627-8>
- Dangl, J. L., & Jones, J. D. G. (2001). Plant pathogens and integrated defence responses to infection. *Nature*, 411, 826–833. www.nature.com
- Eijlander, R., & Stiekema, W. J. (1994). Biological containment of potato (*Solanum tuberosum*): outcrossing to the related wild species black nightshade (*Solanum nigrum*) and bittersweet (*Solanum dulcamara*). *Sex Plant Reprod*, 7, 29–40.
- Euroopan unionin neuvosto (2025). Lehdistöiedote, Uudet genomitekniikat: neuvostolta valtuutus neuvotteluihin, 14.3.2025. <https://www.consilium.europa.eu/fi/press/press-releases/2025/03/14/new-genomic-techniques-council-agrees-negotiating-mandate/> [Luettu 10.5.2025]
- European Commission (2025). GMO legislation. https://food.ec.europa.eu/plants/genetically-modified-organisms/gmo-legislation_en [Luettu 10.5.2025]
- European Union: EUR-Lex (2025). Proposal for a regulation of the european parliament and of the council on plants obtained by certain new genomic techniques and their food and feed, and amending, Regulation (EU) 2017/625. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX:52023PC0411> [Luettu 10.5.2025]
- Feechan, A., Turnbull, D., Stevens, L. J., Engelhardt, S., Birch, P. R. J., Hein, I., & Gilroy, E. M. (2015). The hypersensitive response in PAMP- and effector-triggered immune responses. Teoksessa *Plant Programmed Cell Death* (ss. 327–368). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-21033-9_10
- Fry, W. (2008). *Phytophthora infestans*: The plant (and R gene) destroyer. Teoksessa *Molecular Plant Pathology* (Vsk. 9, Numero 3, ss. 385–402). <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2007.00465.x>
- Fry, W. E., & Goodwin, S. B. (1997). Resurgence of the Irish Potato Famine Fungus. *BioScience*, 47(6), 363–371. <http://bioscience.oxfordjournals.org/>
- Fry, W. E., Bruck, R. I., and Mundt, C. C. (1979). Retardation of potato late blight epidemics by fungicides with eradicator and protectant properties. *Plant Dis. Rep.* 63:970-974.
- Fry, W. E., Dyer, A. T., Goodwin, S. B., Koh, Y. J., Matuszak, J. M., Drenth, A., Cohen, B. A., Spielman, L. J., Tooley, P. W., Inglis, D. A., Sujkowski, L. S., & Sandlan, K. P. (1993). Historical and Recent Migrations of *Phytophthora infestans*: Chronology, Pathways, and Implications. *Plant Disease*, 77(7), 653–661.
- Fu, Z. Q., & Dong, X. (2013). Systemic acquired resistance: Turning local infection into global defense. Teoksessa *Annual Review of Plant Biology* (Vsk. 64, ss. 839–863). <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105606>
- Galindo, J. & Gallegly, M.E. (1960). The nature of sexuality in *Phytophthora infestans*. *Phytopathology* 50, 123–8.
- Geenitekniikan lautakunta (2025). Lainsäädäntö. <https://geenitekniikanlautakunta.fi/lainsaadanto> [Luettu 10.5.2025]

- Glazebrook, J. (2005). Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Teoksessa Annual Review of Phytopathology* (Vsk. 43, ss. 205–227). <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.43.040204.135923>
- Haas, B. J., Kamoun, S., Zody, M. C., Jiang, R. H. Y., Handsaker, R. E., Cano, L. M., Grabherr, M., Kodira, C. D., Raffaele, S., Torto-Alalibo, T., Bozkurt, T. O., Ah-Fong, A. M. V., Alvarado, L., Anderson, V. L., Armstrong, M. R., Avrova, A., Baxter, L., Beynon, J., Boevink, P. C., Nusbaum, C. (2009). Genome sequence and analysis of the Irish potato famine pathogen *Phytophthora infestans*. *Nature*, 461(7262), 393–398. <https://doi.org/10.1038/nature08358>
- 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 Desiree with single or multiple resistance genes increases resistance to late blight under field conditions. *Crop Protection*, 77, 163–175. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2015.07.018>
- Hardigan, M. A., Laimbeer, F. P. E., Newton, L., Crisovan, E., Hamilton, J. P., Vaillancourt, B., Wiegert-Rininger, K., Wood, J. C., Douches, D. S., Farré, E. M., Veilleux, R. E., & Buell, C. R. (2017). Genome diversity of tuber-bearing *Solanum* uncovers complex evolutionary history and targets of domestication in the cultivated potato. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(46), E9999–E10008. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714380114>
- Haverkort, A. J., Boonekamp, P. M., Hutten, R., Jacobsen, E., Lotz, L. A. P., Kessel, G. J. T., Visser, R. G. F., & Van Der Vossen, E. A. G. (2008). Societal costs of late blight in potato and prospects of durable resistance through cisgenic modification. *Teoksessa Potato Research* (Vsk. 51, Numero 1, ss. 47–57). <https://doi.org/10.1007/s11540-008-9089-y>
- 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(3), 249–264. <https://doi.org/10.1007/s11540-009-9136-3>
- Hawkes, J. G. (1979). Genetic poverty of the potato in Europe. *Proceedings of the Conference, Broadening the Genetic Base of Crops, Wageningen, Netherlands, 3-7.7.1978*, s. 19-27. Editoinut Zeven, A. C. & van Harten, A. M.. Pudoc, Centre for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, 1979.
- Hawkes, J. G., & Francisco-Ortega, J. (1992). The Potato in Spain During the Late 16th Century. *Economic Botany*, 46(1), 86–97.
- Heinonen, M. (2016). Vaaniin Herkku -maatiaisperuna löytyi harrasteviljelijän avulla. <https://www.luke.fi/fi/blogit/vaaniin-herkku-maatiaisperuna-loytyi-harrasteviljelijan-avulla> Julkaistu 4.4.2016. [Luettu 14.5.2025]
- Hermansen, A., Hannukkala, A., Nærstad, R. H., & Brurberg, M. B. (2000). Variation in populations of *Phytophthora infestans* in Finland and Norway: Mating type, metalaxyl resistance and virulence phenotype. *Plant Pathology*, 49(1), 11–22. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.2000.00426.x>
- Hiilamo, E-A. (2023). Syödäänkö Suomessa pian luonnottomia supervihanneksia? EU haluaa helpottaa kasvien perimän muokkaamista, tätä se tarkoittaa, Yle-uutiset 15.7.2023, päivitetty 17.7.2023. <https://yle.fi/a/74-20040422> [Luettu 10.5.2025]

- Hohl, H. R., Iselin, K. (1984). Strains of *Phytophthora infestans* from Switzerland with A2 mating type behaviour, *Transactions of the British Mycological Society*, Vol. 83, Iss. 3, 1984, s. 529-530, ISSN 0007-1536. [https://doi.org/10.1016/S0007-1536\(84\)80057-1](https://doi.org/10.1016/S0007-1536(84)80057-1).
- Hoopes, G., Meng, X., Hamilton, J. P., Achakkagari, S. R., de Alves Freitas Guesdes, F., Bolger, M. E., Coombs, J. J., Esselink, D., Kaiser, N. R., Kodde, L., Kyriakidou, M., Lavrijssen, B., van Lieshout, N., Shereda, R., Tuttle, H. K., Vaillancourt, B., Wood, J. C., de Boer, J. M., Bornowski, N., ... Finkers, R. (2022). Phased, chromosome-scale genome assemblies of tetraploid potato reveal a complex genome, transcriptome, and predicted proteome landscape underpinning genetic diversity. *Molecular Plant*, 15(3), 520–536. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.01.003>
- Inglis, D. A., & Dorrance, A. E. (1999). Effect of Registered Potato Seed Piece Fungicides on Tuber-borne *Phytophthora infestans*.
- Jones, J. D. G., Vance, R. E., & Dangl, J. L. (2016). Intracellular innate immune surveillance devices in plants and animals. *Teoksessa Science* (Vsk. 354, Numero 6316). American Association for the Advancement of Science. <https://doi.org/10.1126/science.aaf6395>
- Jones, J., & Dangl, J. (2006). The plant immune system. *Nature*, 444, 323–329.
- Judelson, H. S., & Blanco, F. A. (2005). The spores of *Phytophthora*: Weapons of the plant destroyer. *Teoksessa Nature Reviews Microbiology* (Vsk. 3, Numero 1, ss. 47–58). <https://doi.org/10.1038/nrmicro1064>
- Juzepczuk, S. W. & Bukasov, S. M. (1929). A contribution to the question of the origin of the potato. *Proceedings of the USSR Congress of Genetics (venäjänkielinen)*. *Plant Animal Breeding* 3: 592–611.
- Kagda, M. S., Martínez-Soto, D., Ah-Fong, A. M. V., & Judelson, H. S. (2020). Invertases in *phytophthora infestans* localize to haustoria and are programmed for infection-specific expression. *mBio*, 11(5), 1–17. <https://doi.org/10.1128/mBio.01251-20>
- Kamoun, S. (2006). A catalogue of the effector secretome of plant pathogenic oomycetes. *Teoksessa Annual Review of Phytopathology* (Vsk. 44, ss. 41–60). <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.44.070505.143436>
- Kamoun, S. (2009). Plant Pathogens: Oomycetes (water mold). *Encyclopedia of Microbiology* (Third Edition), Academic Press, 2009, 689-695. <https://doi.org/10.1016/B978-012373944-5.00349-7>
- Kamoun, S. (2009). Plant Pathogens: Oomycetes (water mold). *Teoksessa S. Kamoun, Plant Pathogens: Oomycetes (water mold)*, Editor(s): Moselio Schaechter, *Encyclopedia of Microbiology* (Third Edition), Academic Press, 2009, Pages 689-695, ISBN 9780123739445, <https://doi.org/10.1016/B978-012373944-5.00349-7>. (ss. 689–695).
- Kardile, H. B., Yilma, S., & Sathuvalli, V. (2022). Molecular Approaches to Overcome Self-Incompatibility in Diploid Potatoes. *Teoksessa Plants* (Vsk. 11, Numero 10). MDPI. <https://doi.org/10.3390/plants11101328>
- Kivimäki, A. (2016). Naps: geenit poikki! <https://www.helsinki.fi/fi/uutiset/elamantieteet/naps-geeni-poikki>. Julkaistu 3.6.2016. [Luettu 16.5.2025]
- Klotzsch, J. F. (1849). *Solanum utile*, eine neue unserer Kartoffel ähnliche Art nebst ihren Verwandtschaften. *Allg.-Gärtnerztg* 17: 313-316.

Klotzsch, J. F. (1852). Über Solanum tuberoso-utile, eine neue bastardkartoffel. Ber. Königl. Preuss. Akad. Wiss. 1851. S. 674-676.

Lajitietokeskus (2025) Lajihaku, laji.fi. <https://laji.fi/taxon/list?target=MX.39547> [Luettu 2.5.2025]

Lavonen, A. (2025). Perunan ja sokerijuurikkaan tuotanto, Artikkelit – Maatalous ja suomalainen ruoka, Maa- ja metsätaloustuottajain Keskusliitto MTK, 1.2.2025. <https://www.mtk.fi/-/peruna-ja-sokerijuurikas> [Luettu 9.5.2025]

Lavonen, A., Porander, J., Kuisma, P., Hiiva, E. (2011). Maa- ja metsätalousministeriö: Ruoka- ja ruokateollisuusperunastrategia 2020.

Love, S. L. (1999). Founding Clones, Major Contributing Ancestors, and Exotic Progenitors of Prominent North American Potato Cultivars. Teoksessa *Amer J of Potato Res* (Vsk. 76).

Lukasik, E., & Takken, F. L. (2009). STANDING strong, resistance proteins instigators of plant defence. Teoksessa *Current Opinion in Plant Biology* (Vsk. 12, Numero 4, ss. 427–436). <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.03.001>

Luonnonvarakeskus (2022). Suomen korkealaatuisen siemenperunan tuotantoalue. https://projects.luke.fi/ruokafakta/peltomaan_kasvit/siemenperunan-tuotantoalue/ Päivitetty 3.10.2022. [Luettu 9.5.2025]

Luonnonvarakeskus (2025a). Geenivarojen suojeleminen ja säilytys. <https://www.luke.fi/fi/luonnonvaratieto/tiedetta-ja-tietoa/viljelykasvien-geenivarat/geenivarojen-suojelu-ja-sailytys> [Luettu 15.5.2025]

Luonnonvarakeskus (2025b). Maintenance and scaling up potato growing and consumption heritage in Northern Baltic region to build up resilient communities – MainPotre. <https://www.luke.fi/fi/projektit/mainpotre> [Luettu 15.5.2025]

Luonnonvarakeskus. (2020). Perunamaatiaisista ja vanhoista lajikkeista. <https://portal.mtt.fi/portal/page/portal/www/Tietopaketti/Kasvigeenivarat/MaatiaisTietoPankki/Peruna/Perunamaatiaisista%20ja%20vanhoista%20lajikkeista> [Michelson, A & Vahtila, O. lukeneet 24.11.2020, viitanneet 2022] Verkkolinkki ei enää toiminnassa.

Maa- ja metsätalousministeriö (2025). Maatalouden kasvien ja eläinten geenivarojen suojeleminen. <https://mmm.fi/elaimet-kasvit/maatalouden-kasvien-ja-elainten-geenivarojen-suojelu> [Luettu 15.5.2025]

Michelson, A & Vahtila, O. (2022). Perunoiden monimuotoisuuden säilyttämiseen tarvitaan uusia voimia. <https://unlimited.hamk.fi/biotalous-ja-luonnonvara-ala/perunoiden-monimuotoisuuden-sailyttamiseen-tarvitaan-uusia-voimia/> Julkaistu 01.08.2022. [Luettu 14.5.2025]

Ngou, B. P. M., Ahn, H. K., Ding, P., & Jones, J. D. G. (2021). Mutual potentiation of plant immunity by cell-surface and intracellular receptors. *Nature*, 592(7852), 110–115. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03315-7>

NordGen (2020). List of potato accessions conserved at NordGen. <https://www.nordgen.org/media/jajb1ggs/potato-collection-march-2020.pdf> Julkaistu maaliskuussa 2020. [Luettu 14.5.2025]

NordGen (2022). Pohjoismaisten perunalajikkeiden varmuuskokoelma vihittiin käyttöön – Tyrnävällä säilytetään ruokaturvan kannalta tärkeitä lajikkeita.

<https://www.nordgen.org/fi/uutiset/pohjoismaisten-perunalajikkeiden-varmuuskokoelma-vihittiin-kayttoon-tyrnavalla-sailytetaan-ruokaturvan-kannalta-tarkeita-lajikkeita/> Julkaistu 16.3.2022. [Luettu 14.5.2025]

NordGen (2024a). Organisaatio. <https://www.nordgen.org/fi/organisaatio/> Päivitetty 2024. [Luettu 14.5.2025]

NordGen (2024b). In vitro-laboratorio. <https://www.nordgen.org/fi/mita-teemme/geenipankki/in-vitro-laboratorio/> Päivitetty 2024. [Luettu 14.5.2025]

Paluchowska, P., Śliwka, J., & Yin, Z. (2022). Late blight resistance genes in potato breeding. Teoksessa *Planta* (Vsk. 255, Numero 6). Springer Science and Business Media Deutschland GmbH. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03910-6>

Perunantutkimuslaitos PETLA (2025). <https://petla.fi/viljelyohjeet/perunarutto/> [Luettu 2.5.2025]

Rakosy-Tican, E., Thieme, R., König, J., Nachtigall, M., Hammann, T., Denes, T. E., Kruppa, K., & Molnár-Láng, M. (2020). Introgression of Two Broad-Spectrum Late Blight Resistance Genes, Rpi-Blb1 and Rpi-Blb3, From *Solanum bulbocastanum* Dun Plus Race-Specific R Genes Into Potato Pre-breeding Lines. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00699>

Rietman, H., Bijsterbosch, G., Cano, L. M., Lee, H.-R., Vossen, J. H., Jacobsen, E., Visser, R. G. F., Kamoun, S., & Vleeshouwers, V. G. A. A. (2012). Qualitative and Quantitative Late Blight Resistance in the Potato Cultivar Sarpo Mira Is Determined by the Perception of Five Distinct RXLR Effectors. *Molecular Plant-Microbe Interactions MPMI*, 25(7). <https://doi.org/10.1094/MPMI>

Ríos, D., Ghislain, M., Rodríguez, F., & Spooner, D. M. (2007). What is the origin of the European potato? Evidence from Canary Island landraces. *Crop Science*, 47(3), 1271–1280. <https://doi.org/10.2135/cropsci2006.05.0336>

Ross, H. (1958). Ausgangsmaterial für die Züchtung. In *Handbuch der Pflanzenzüchtung*. 3 Züchtung der Knollen - und Wurzelfruchtarten, Editoinut Kappert, H, Rudolf, W. & Parey, P., Berlin & Hamburg, s. 43-59.

Ruokavirasto (2024a). Perunan kasvitaudit ja tuholaiset. <https://www.ruokavirasto.fi/kasvit/kylvosiemenet-ja-siemenperuna/siemenperunan-tuotanto/perunan-kasvintuhoojat/> Päivitetty 5.8.2024. [Luettu 2.5.2025]

Ruokavirasto (2024b). Perunarutto. <https://www.ruokavirasto.fi/kasvit/kasvitaudit-ja-tuholaiset/kasvintuhoojahaku/muut-tuhoojat/perunarutto/> Päivitetty 5.8.2024. [Luettu 2.5.2025]

Salaman, R. N. & Hawkes, J. G. (1949). The character of the early European potato. *Proceedings of the Linnean Society of London* 161:71 – 84.

Salaman, R. N. (1937). The potato in its early home and its introduction into Europe. *Journal of the Royal Horticultural Society* 62:61 – 67, 112 – 113, 156 – 62, 253 – 266.

Samoucha, Y., & Cohen, Y. (1990). Toxicity of propamocarb to the late blight fungus on potato. Teoksessa *Phytoparasitica* (Vsk. 18, Numero 1).

Schouten, H. J., Krens, F. A., & Jacobsen, E. (2006). Cisgenic plants are similar to traditionally bred plants: International regulations for genetically modified organisms should be altered to

exempt cisgenesis. Teoksessa *EMBO Reports* (Vsk. 7, Numero 8, ss. 750–753). <https://doi.org/10.1038/sj.embor.7400769>

Song, J., Bradeen, J. M., Kristine Naess, S., Raasch, J. A., Wielgus, S. M., Haberlach, G. T., Liu, J., Kuang, H., Austin-Phillips, S., Robin Buell, C., Helgeson, J. P., & Jiang, J. (2003). Gene RB cloned from *Solanum bulbocastanum* confers broad spectrum resistance to potato late blight. Teoksessa *PNAS August* (Vsk. 5, Numero 16). www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1533501100

Spooner, D. M., Ghislain, M., Simon, R., Jansky, S. H., & Gavrilenko, T. (2014). Systematics, Diversity, Genetics, and Evolution of Wild and Cultivated Potatoes. *Botanical Review*, 80(4), 283–383. <https://doi.org/10.1007/s12229-014-9146-y>

Sun, H., Jiao, W. B., Krause, K., Campoy, J. A., Goel, M., Folz-Donahue, K., Kukat, C., Huettel, B., & Schneeberger, K. (2022). Chromosome-scale and haplotype-resolved genome assembly of a tetraploid potato cultivar. *Nature Genetics*, 54(3), 342–348. <https://doi.org/10.1038/s41588-022-01015-0>

The European cultivated potato database (2025). Berries. <https://www.europotato.org/characters/view/4482/berries> [Luettu 12.5.2025] The Food and Agriculture Organization of the United Nations (2025). FAOSTAT-tietokanta. <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize> Viimeisin päivitys 27.2.2025. [Luettu 2.5.2025]

Tieteen termipankki (2014). Nimitys: R-geeni. <https://tieteentermipankki.fi/wiki/Nimitys:R-geeni> Viimeisin päivitys 5.12.2014. [Luettu 19.5.2025]

Torto, T. A., Li, S., Styer, A., Huitema, E., Testa, A., Gow, N. A. R., van West, P., & Kamoun, S. (2003). EST mining and functional expression assays identify extracellular effector proteins from the plant pathogen *Phytophthora*. Teoksessa *Genome Research* (Vsk. 13, Numero 7, ss. 167–1685). <https://doi.org/10.1101/gr.910003>

Turkensteen, L. J., Flier, W. G., Wannigen, R., & Mulder, A. (2000). Production, survival and infectivity of oospores of *Phytophthora infestans*. *Plant Pathology*, 49(6), 688–696. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.2000.00515.x>

Valkonen, J., Vesterberg, M. & Bremer, K. (1992). Englantilais-Suomalainen Kasvivirus- ja molekyylibiologinen sanasto, Kasvinsuojeluseura ry, Kasvinsuojeluseuran julkaisu 86, 1992.

Vleeshouwers, V. G. A. A., van Dooijeweert, W., Govers, F., Kamoun, S., & Colon, L. T. (1999). The hypersensitive response is associated with host and nonhost resistance to *Phytophthora infestans*. *Planta, Planta (2000) 210: 853-864*, 853–864.

Wang, S., Welsh, L., Thorpe, P., Whisson, S. C., Boevink, P. C., & Birch, P. R. J. (2018). The *Phytophthora infestans* haustorium is a site for secretion of diverse classes of infection-associated proteins. *mBio*, 9(4). <https://doi.org/10.1128/mBio.01216-18>

Watanabe, K. (2015). Potato genetics, genomics, and applications. Teoksessa *Breeding Science* (Vsk. 65, Numero 1, ss. 53–68). Japanese Society of Breeding. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.65.53>

Xu, X., Pan, S., Cheng, S., Zhang, B., Mu, D., Ni, P., Zhang, G., Yang, S., Li, R., Wang, J., Orjeda, G., Guzman, F., Torres, M., Lozano, R., Ponce, O., Martinez, D., De La Cruz, G., Chakrabarti, S. K., Patil, V. U., ... Visser, R. G. F. (2011). Genome sequence and analysis of the tuber crop potato. *Nature*, 475(7355), 189–195. <https://doi.org/10.1038/nature10158>

Zhang, C., Wang, P., Tang, D., Yang, Z., Lu, F., Qi, J., Tawari, N. R., Shang, Y., Li, C., & Huang, S. (2019). The genetic basis of inbreeding depression in potato. *Teoksessa Nature Genetics* (Vsk. 51, Numero 3, ss. 374–378). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/s41588-018-0319-1>

Zhu, S., Li, Y., Vossen, J. H., Visser, R. G. F., & Jacobsen, E. (2012). Functional stacking of three resistance genes against *Phytophthora infestans* in potato. *Transgenic Research*, *21*(1), 89–99. <https://doi.org/10.1007/s11248-011-9510-1>