

Resistenzzüchtung beim Steirischen Ölkürbis

Resistance breeding in Styrian oil pumpkin

Martin Pachner^{1*}, Johanna Winkler² und Tamas Lelley¹

Abstract

An epidemic with zucchini yellow mosaic virus (ZYMV) in 1997 showed that the Austrian oil pumpkin (*Cucurbita pepo*) varieties possessed no genetically conditioned resistance to the virus. We started crossing oil pumpkin with American and Israeli zucchini varieties which carry resistance genes from the tropical pumpkin *C. moschata*. In *C. moschata* we had identified seven different resistance genes against ZYMV. We transferred some of these genes by bridge crossings with zucchini, into oil pumpkin. In a pyramiding programme we combined five resistance genes in one oil pumpkin genotype. Later fruit rot, mainly caused by the fungus *Didymella*, led to considerable crop failures. This pathogen could be counteracted by a genetically conditioned harder fruit rind. Furthermore, we observed regularly infestations with cucumber mosaic virus (CMV) which, however, up to now did not reach a yield reducing level. We have identified resistance genes against CMV in zucchini and transferred them into oil pumpkin. Future varieties will be equipped with combined ZYMV/CMV resistance. We were also able to improve tolerance against powdery mildew, which can pose a problem when it appears too early. During the past 15 years resistances to ZYMV, fruit rot, CMV and powdery mildew were introduced into the breeding programme of Saatzucht Gleisdorf within the scope of several research projects. Leaf diseases caused by fungal and bacterial pathogens, which find increasingly more favourable conditions through global warming, pose the future challenges in resistance breeding in oil pumpkin.

Keywords

Cucurbita pepo, cucumber mosaic virus, fruit rot, zucchini yellow mosaic virus

Einleitung

Die katastrophale Virusepidemie mit Zucchini-Gelbmosaikvirus (ZYMV) im Steirischen Ölkürbis-Anbau im Jahr 1997 mit Erntausfällen bis zu 50% (RIEDLE-BAUER 1998) markiert den Startpunkt für eine Reihe von Forschungsprojekten und damit verbundenen Züchtungsarbeiten am

Steirischen Ölkürbis (*Cucurbita pepo*). Gegen ZYMV gibt es mittlerweile eine Reihe von Resistenzgenen, welche auch in den neu zugelassenen Ölkürbissorten Anwendung gefunden haben.

Eine weitere große Bedrohung für den Steirischen Ölkürbis zeigte sich im verstärkten Auftreten von Beständen, die mit Fruchtfäule befallen waren. Nachdem die Ursache nicht gleich eindeutig festgestellt werden konnte, verschiedene bakterielle und pilzliche Schaderreger wurden nachgewiesen, konzentrierten wir uns darauf, die Fruchtschale des Ölkürbis mit einem besseren Schutz auszustatten. Durch Einkreuzung von hartschaligen Genotypen bietet die ursprünglich sehr weiche Fruchtschale nun einen besseren Widerstand gegen eindringende Schaderreger. Schließlich wurden der Pilz *Didymella* und das Bakterium *Erwinia* als Hauptverursacher der Fruchtfäule beim Steirischen Ölkürbis nachgewiesen (HUSS et al. 2007, HUSS 2009).

Die nächsten Bedrohungen für den Ölkürbis stehen aber schon in den Startlöchern. So werden immer häufiger Befälle mit Gurkenmosaikvirus (CMV) und Blattkrankheiten beobachtet.

Wir fassen in diesem Bericht die Ergebnisse von 15 Jahren Resistenzzüchtung zusammen und werfen einen Blick auf die zukünftigen Herausforderungen der Ölkürbiszüchtung.

Material und Methoden

Als Ölkürbis-Ausgangsmaterial verwendeten wir die beiden traditionellen österreichischen Sorten 'Gleisdorfer Ölkürbis' und 'Retzer Gold'. Die ZYMV-toleranten amerikanischen Zucchini-Sorten 'Tigress', 'Jaguar' und 'Puma', sowie die für die Erhöhung der Fruchtschalenhärte verwendete Halloweenkürbissorte 'Lil Ironsides' und die CMV-resistente Zuchinisorte 'Linda' stammen von der Fa. Harris Moran Seed Company, Davis California. Die ZYMV-resistenten Zuchinisorten 'Dividend' und 'Revenue' stammen von Novartis Seeds, Inc. Naples, Florida. Die auf ZYMV-Resistenz selektierten *C. moschata* Landrassen 'Menina 15' aus Portugal und 'Nigerian Local' aus Afrika wurden uns von M. Pitrat (INRA, Frankreich), 'Soler' aus Puerto Rico von Linda Wessel-Beaver (Univ. Puerto Rico) zur Verfügung gestellt. Die ZYMV-anfällige *C. moschata*-Sorte 'Waltham Butternut' und die für die Artkreuzungen *C. pepo* × *C. mo-*

¹ Universität für Bodenkultur Wien, Department für Nutzpflanzenwissenschaften, Abt. Pflanzzüchtung, Konrad Lorenz Straße 24, A-3430 TULLN

² Saatzucht Gleisdorf, Am Tieberhof 33, A-8200 GLEISDORF

* Ansprechpartner: Martin PACHNER, martin.pachner@boku.ac.at



schata verwendete Brücke, die israelische Zucchini Linie 381e, erhielten wir von H. S. Paris (Newe Ya'ar Research Center, Israel). Diese Linie enthält drei Resistenzgene, ein dominantes Hauptgen (*Zym-1*) und zwei Modifikatorgene (*Zym-2* und *Zym-3*) gegen ZYMV aus der portugiesischen Landrasse Menina, die in die Zucchini-Sorte 'True French' übertragen wurden (PARIS und COHEN 2000).

Für künstliche Virusinfektionstests wurden die Pflanzen im Glashaus unter kontrollierten Bedingungen (23-25°C Tag, 20-22°C Nacht, 50-70% RF, Zusatzbelichtung mit Metallampfen für 14 h pro Tag) gehalten. Für die ZYMV-Infektionen verwendeten wir ein Mischisolat, das aus mehreren Einzelisolaten, die an verschiedenen österreichischen Standorten gesammelt wurden, zusammengefügt war (RIEDLE-BAUER 1998). Für die CMV-Infektionen verwendeten wir ein Isolat, das aus Fruchtfleisch von in der Steiermark gesammelten Kürbissen stammt, welches wir auf Tabakpflanzen, die nicht anfällig für ZYMV sind, isoliert haben. Das Homogenat wurde, kurz vor der Infektion, aus gefrorenen infizierten Blättern, mit 1% K₂HPO₄ Lösung als Inokulationspuffer, und Celite® 545 in einem Mörser auf Eis hergestellt. Die Infektionen erfolgten bei ZYMV durch Aufreiben des Homogenats zunächst auf die beiden Keimblätter und 3 Tage später auf das erste Laubblatt. Bei CMV-Inokulationen wurde nur das dritte Laubblatt behandelt. Die Symptome wurden 10 bzw. 24 Tage nach Infektion ausgewertet. Zur Klassifizierung der Pflanzen als resistent oder anfällig verwendeten wir eine Skala von 0 bis 9, wobei 0 als nicht infiziert, 1 bis 4 als tolerant und 6 bis 9 als anfällig bewertet wurde. Die Bonitur 5 stellt eine nicht eindeutig zuordenbare Übergangssituation dar. Es soll festgehalten werden, nachdem die Grenze zwischen Resistenz und Toleranz nicht klar definierbar ist, dass wir von leichter bis hin zu tolerabler Symptomausprägung von einer Resistenz sprechen.

Für die Markeranalysen wurde in mehreren Bulk-SEGREGANT Analysen eine Sammlung von über 700 *Cucurbita* spezifischen SSR-Markern, die im Rahmen eines FWF-Projektes an unserem Institut entwickelt wurden (GONG et al. 2008), getestet.

Ergebnisse und Diskussion

Zucchini-Gelbmosaikvirusresistenz

Die ZYMV-Resistenzen haben wir zuerst aus mehreren amerikanischen bzw. einer israelischen Zuchinisorte in Ölkürbis eingekreuzt. Alle Resistenzgene stammen aus der Art *C. moschata*. Die Ausprägung von Reaktionssymptomen war jedoch nach künstlicher Infektion mit unserem ZYMV-Isolat bei den unterschiedlichen Genotypen klar unterscheidbar. Diese Tatsache veranlasste uns dazu, die genetische Struktur dieser Resistenzen in *C. moschata* zu untersuchen, aber auch um eventuell weitere Resistenzgene in *C. moschata* zu finden. Letztendlich fanden wir in *C. moschata* sieben Resistenzgene (PACHNER et al. 2011). Wir haben danach alle von uns identifizierten Resistenzen aus *C. moschata* in Ölkürbis eingekreuzt. Da sich Ölkürbis nicht direkt mit *C. moschata* kreuzen lässt, mussten wir Brückenkreuzung mit Zucchini durchführen. Nach jeweils 2-3 Rückkreuzungen

und darauf folgend mehreren Selbstungen haben wir die verschiedenen ZYMV-Resistenzgene von homogenen Nachkommenschaften in einem Pyramiding-Programm zu unterschiedlichen Kombinationen zusammengeführt. Die Ergebnisse dazu wurden bei der 59. Tagung der Vereinigung der Pflanzenzüchter und Saatgutkaufleute Österreichs 2008 präsentiert (PACHNER und LELLEY 2009). Zusammenfassend sei hier erwähnt, dass die Untersuchungen zeigten, dass die Kombination mehrerer ZYMV-Resistenzgene in Ölkürbis einen additiven Effekt hat. Während Ölkürbislinien mit nur einem Resistenzgen einen mittleren Boniturwert von 4,5 haben, erreichen Genotypen mit vierfacher Resistenz die Durchschnittsnote von 1,5.

Pyramiding von Resistenzgenen ist eine aussichtsreiche Strategie, die Selektion neuer Virusstämme zu verzögern und beständigere Resistenzen zu erzeugen. Diese Methode wurde bei Getreidearten aber auch bei dicotylen Arten wie z.B. Bohnen und Paprika erfolgreich angewendet (WERNER et al. 2005). Für die Ölkürbiszüchtung stehen derzeit fünf Resistenzgene gegen ZYMV zur Verfügung.

Fruchtfäuleresistenz

Als Hauptverursacher der Fruchtfäule beim Steirischen Ölkürbis wurde der Pilz *Didymella bryoniae* nachgewiesen (HUSS et al. 2007). Der Pilz ist weltweit von den tropischen bis zu den temperierten Regionen verbreitet und befällt neben zahlreichen Kürbisgewächsen auch die Sonnenblume und verursacht dort eine Stängelfäule. An Früchten konnte hauptsächlich die Nebenfruchtform (*Phoma cucurbitacearum*) nachgewiesen werden. Diese wird überwiegend durch Regen verbreitet. Auch andere Pilze, wie *Sclerotinia* und *Fusarium*, wurden in gefaulten Früchten nachgewiesen, tragen aber insgesamt nur gering zum Anteil gefaulten Früchte bei. Eine weitaus wichtigere Rolle spielt das Bakterium *Erwinia carotovorum*, das 2008 erstmals größere Schäden verursachte (HUSS 2009). Verletzungen und Infektionsstellen von *Didymella* an den Früchten, sowie regenreiche Sommer begünstigen den Befall mit diesem Bakterium.

Es wird angenommen, dass die weiche Fruchtschale der Kürbisgewächse durch Selektion nach Domestikation entstand. Die harte Fruchtschale diente der Wildform demnach als Schutz gegen Verbiss und Eindringen von Krankheitserregern. Beim Ölkürbis wurden scheinbar wegen der leichteren händischen Ernte der Samen, weichschalige Früchte bevorzugt und somit unbewusst für Fäulnis anfälligere Genotypen selektiert. Für die heutige fast ausschließlich maschinelle Ernte stellt jedoch eine etwas härtere Fruchtschale kein Hindernis dar. Die Fruchtschalenhärte von *C. pepo* wurde in der Literatur als ein Merkmal beschrieben, das von einem dominanten Einzelgen (Hr für hard rind) determiniert wird (MAINS 1950, loc. cit. SCHAFFER et al. 1986). Wie wir festgestellt haben, dürfte jedoch die Fruchtschalenhärte eine komplexere Vererbung, als bisher angenommen, haben. Untersuchungen haben gezeigt, dass die lignifizierte Fruchtwand mehr oder weniger längliche bis kugelförmige Kieselsäureeinlagerungen, so genannte Phytolithen, enthält (PIPERNO et al. 2002). Phytolithen bieten der Pflanze sowohl Festigkeit als auch Elastizität und, wie viele Publikationen belegen, Schutz gegen biotische Stressfaktoren, wie pilz-

lichen oder bakteriellen Befall (siehe Zusammenfassung bei EPSTEIN 1994). Dies bietet die Möglichkeit, durch eine genetische Beeinflussung die Fruchtschalenhärte weichschaliger Genotypen anzuheben und einen möglichen Schutzmechanismus gegen Fruchtfäule aufzubauen.

Das verwendete Versuchsmaterial entstand aus der Kreuzung der Sorte 'Lil Ironsides', ein hartschaliger Halloweenkürbis, mit einer weichschaligen Ölkürbiszuchtlinie der Saatzucht Gleisdorf. Obwohl die harte Fruchtschale in den meisten Fällen einer spaltenden F_2 -Population mit verholzter Samenschale korreliert, und auch in den wenigen schalenlosen Selbstungsnachkommenschaften eine härtere Fruchtschale nicht stabilisiert werden konnte, ist es uns in den Rückkreuzungen mit Ölkürbis gelungen, in bestimmten Linien der BC_2F_5 bzw. BC_3F_5 , die härtere Fruchtschale auf einem mittleren Niveau zu stabilisieren. Die in der Literatur angegebene monogene Vererbung der Rindenhärte dürfte sich im schalenlosen Ölkürbis anders verhalten. Darüber hinaus scheint der genetische Hintergrund für die Merkmalsausprägung ausschlaggebend zu sein.

Im Sommer 2007 trat im Zuchtgarten in Tulln ein starker Fruchtfäulebefall auf. Dadurch konnten wir zur Erntezeit durch Auszählen der gefaulten Früchte das Verhältnis gesunder zu gefaulten Früchte in den verschiedenen Populationen bestimmen. Die Fäulnisrate bei 'Gleisdorfer Ölkürbis', durchschnittliche Härte $5-7 \text{ N}\cdot\text{mm}^{-2}$ (Kraftaufwand um einen 2,7 mm dicken Stahl Nagel mit abgeflachter Spitze durch die Fruchtschale zu drücken, 10 Newton (N) entsprechen $1,019 \text{ kg}$), lag bei 32%, die Fäulnisrate bei den Hardrind-Nachkommenschaften (durchschnittliche Härte bei $10-15 \text{ N}\cdot\text{mm}^{-2}$) war deutlich geringer, nämlich 7%. Dieses Niveau an Fruchtfäuletoleranz hat sich an auf agronomische Merkmale selektierten Hard-Rind-Ölkürbislinien in den zweiortigen Parzellenprüfungen der Saatzucht Gleisdorf 2012, einem Jahr mit sehr starkem Fäulnisdruck, bestätigt. Diese Ergebnisse bestätigen unsere Annahme, dass härtere Fruchtschale einen wirksamen Schutz gegen Fruchtfäule bieten kann. Die verwendete Quelle für die harte Fruchtrinde, 'Lil Ironsides', besitzt eine Fruchtschalenhärte von $20 \text{ N}\cdot\text{mm}^{-2}$ (entspricht 100%). Im Vergleich zu Lil Ironsides' hat der herkömmliche Ölkürbis eine Fruchtschalenhärte von nur etwa 25-35%. Das erzeugte Zuchtmaterial mit härterer Fruchtschale besitzt demnach zwischen 50-75% der Härte von 'Lil Ironsides'. Auch in der Praxis war die Ölkürbishybrid-sorten 'Diamant', welche eine etwas härtere Fruchtschale aufweist ($8-10 \text{ N}\cdot\text{mm}^{-2}$), eindeutig weniger von Fruchtfäule betroffen, als Sorten mit weicher Fruchtschale.

Gurkenmosaikvirusresistenz

Im Sommer 2005 wurden erstmalig im Zuchtgarten der Saatzucht Gleisdorf Pflanzen mit starkem Befall von Gurkenmosaikvirus (CMV) gefunden. Die Beobachtungen wurden durch ELISA-Tests bestätigt. Wir haben daher sämtliche uns zur Verfügung stehenden Genotypen mit drei Virusstämmen in Infektionsversuchen getestet. Ein Vergleich der Ergebnisse zeigte, dass das österreichische Isolat (AUTI) aus den dreien das aggressivste ist. Die Symptome die durch das ungarische Isolat (HI) verursacht werden, sind halb so stark als jene von AUTI, die des französischen

Isolats (FI) sind noch ein wenig milder. Wenn man die Ergebnisse von *C. pepo* und *C. moschata* vergleicht, kann man erkennen, dass, außer gegen AUTI, die meisten der *C. moschata* Genotypen einen hohen Grad an Resistenz gegenüber CMV besitzen (PACHNER und LELLEY 2007). Leider entwickelte 'Nigerian Local' bei AUTI starke Symptome, obwohl diese Landrasse als die beste Resistenzquelle gegen viele Viruserkrankungen gilt (BROWN et. al. 2003). Ein ähnliches Ergebnis erzielten wir mit 'Menina', welche eine sehr hohe Resistenz gegen ZYMV besitzt. Lediglich 'Zhou', ein schalenloser *C. moschata* aus China, und 'Soler' aus Puerto Rico scheinen Resistenz gegen CMV AUTI zu besitzen. Alle *C. pepo* Genotypen, inklusive 'Linda', eine als CMV resistent beschriebene amerikanische Zucchini-sorte, zeigten hohe Anfälligkeit.

Das bereits vorhandene Ölkürbis-Zuchtmaterial aus den diversen Artkreuzungen wurde in Infektionsversuchen mit CMV auf mögliche Resistenzen überprüft. Alle potentiellen Genotypen erwiesen sich jedoch als anfällig für das österreichische Isolat von CMV. Allerdings hat die Selbstung der Zuchinisorte 'Linda', eine F_1 -Hybride, eine spaltende F_2 -Population erbracht. Die Spaltung deutete auf ein rezessives Gen für die CMV-Toleranz in dieser Sorte hin. Mit homozygoten 'Linda' F_2 -Pflanzen und einer weiteren neuen resistenten Zuchinisorte wurde ein Rückkreuzungsprogramm mit Ölkürbis gestartet. Das Zuchtmaterial ist noch nicht homogen, aber es konnten bereits molekulare Marker, die mit der CMV-Resistenz gekoppelt sind, identifiziert werden. Künftige Sorten sollen mit kombinierter ZYMV/CMV-Resistenz ausgestattet werden.

Mehltauresistenz

Echter Mehltau (*Sphaerotheca fuliginea*), der in der Regel als Abreifebeschleuniger angesehen wird, kann, wenn er zu früh auftritt, ein Problem darstellen. Es fehlt dann die nötige Blattmasse, um Assimilate in den Kernen einzulagern. Eine verbesserte Toleranz konnte durch die Einkreuzung der *C. moschata* Sorte Soler erzielt werden. Sie zeigt sich dadurch, dass Genotypen mit dieser Resistenz später befallen werden und der Befall milder verläuft.

Ausgehend von einer mehlttauresistenten F_2 Pflanze aus der Kreuzung *C. moschata* 'Soler' mit einem Zucchini (*C. pepo*) wurden mehrere Rückkreuzungen mit Ölkürbis erstellt. Die Pflanzen wurden jeweils in den Sommergenerationen bezüglich ihrer Mehltautoleranz, unter natürlichen Infektionsbedingungen, selektiert. Die toleranten Genotypen weisen eine homogene Mehltautoleranz unter Feldbedingungen auf, das bedeutet 1-2 Wochen späterer Befallsbeginn und um 1-2 Boniturnoten schwächere Ausprägung des Befalls. Damit haben die Früchte zwei bis drei Wochen mehr Zeit um Assimilate für die Samenentwicklung einzulagern.

Herausforderungen der Zukunft

Die zukünftigen Herausforderungen in der Resistenzzüchtung beim Ölkürbis stellen vor allem Blattwelkekrankheiten dar. Pilzliche und bakterielle Schaderreger finden durch die Klimaveränderung zunehmend günstigere Bedingungen vor. Die Blattdürrekrankheit wird durch den schon von der Fruchtfäule bekannten Pilz *Didymella bryoniae* verursacht.

Durch die von diesem Pilz verursachte Fäule in den Gefäßbündeln der Blattstiele wird die Nährstoff- und Wasserzufuhr zu den Blättern unterbunden, wodurch diese verdorren. An Blättern konnten beide Fruchtformen, *Didymella* und *Phoma* nachgewiesen werden. Da die Hauptfruchtform (*Didymella*) flugfähige Sporen bildet, spielt hier auch der Wind zur Verbreitung eine große Rolle. Gleichzeitig wurde in den gefaulten Blattstielen auch das Bakterium *Pseudomonas viridiflava* nachgewiesen (HUSS 2007). Eine Studie von GRUBE et al. (2011) hat das kombinierte Agieren von *Dydymella* mit Bakterien nachgewiesen und für den raschen Anstieg der multi-pathogenen Erkrankungen von Kürbissen verantwortlich gemacht.

Die eckige Blattfleckenkrankheit ist die am meisten verbreitete Bakteriose in *Cucurbitaceen* und wird durch das weltweit verbreitete Bakterium *Pseudomonas* hervorgerufen. Das Bakterium kann mit den Samen übertragen werden oder auf Pflanzenrückständen im Boden überwintern. Die günstigsten Wachstumsbedingungen findet es in humiden und semihumiden Regionen bei 25-28°C vor. Die zuerst glasig durchscheinenden runden Blattflecken verfärben sich später braun und werden von den Blattadern eckig begrenzt. Ältere Blattflecken reißen an den Rändern ein und fallen ab. Auch an den Stängeln und Früchten sind ähnliche Symptome zu beobachten, die meist oberflächlich bestehen bleiben, aber anderen Schadorganismen Eintrittspforten bieten (Bedlan, pers. Mitt.).

Danksagung

Die Arbeiten wurden vom BMLFUW und in Kooperation mit der Saatucht Gleisdorf GmbH im Rahmen mehrerer Forschungsprojekte (FFF und FFG) finanziert.

Literatur

BROWN RN, BOLANOS-HERRERA A, MYERS JR, JAHN MM, 2003: Inheritance of resistance to four cucurbit viruses in *Cucurbita moschata*. Euphytica 129, 253-258.

- EPSTEIN E, 1994: The anomaly of silicon in plant biology (Review). Proc Natl Acad Sci USA 91, 11-17.
- GONG L, STIFT G, KOFLER R, PACHNER M, LELLEY T, 2008: Microsatellites for the genus *Cucurbita* and an SSR-based genetic linkage map of *Cucurbita pepo* L. Theor Appl Genet 117, 37-48.
- GRUBE M, FÜRNKRANZ M, ZITZENBACHER S, HUSS H, BERG G, 2011: Emerging multi-pathogen disease caused by *Dydymella bryoniae* and pathogenic bacteria on Styrian oil pumpkin. Eur J Plant Pathol 131, 539-548.
- HUSS H, WINKLER J, GREIMEL C, 2007: Fruchtfäule statt Kernöl. Der Pflanzenarzt 60 (6-7), 14-16.
- HUSS H, 2007: Blattdürre am Ölkürbis. Der Pflanzenarzt 60 (11-12), 10-11.
- HUSS H, 2009: Weiche Schale, kein Kern. Der Pflanzenarzt 62 (6-7), 14-15.
- MAINS EB, 1950: Inheritance in *Cucurbita pepo*. Papers Mich Acad Sci Arts Lett 36, 27-30.
- PACHNER M, LELLEY T, 2007: An Austrian cucumber mosaic virus isolate is causing severe symptoms on resistant *Cucurbita pepo* cultivars. Cucurbit Genet Cooperative Rep 30, 50-51.
- PACHNER M, LELLEY T, 2009: Pyramiding von Resistenzgenen gegen das Zucchini Gelbmosaikvirus in Ölkürbis (*Cucurbita pepo*). 59. Tagung der Vereinigung der Pflanzzüchter und Saatgutkaufleute Österreichs 2008, 81-84.
- PACHNER M, PARIS HS, LELLEY T, 2011: Genes for resistance to zucchini yellow mosaic in tropical pumpkin. J Hered 102, 330-335.
- PARIS HS, COHEN S, 2000: Oligogenic inheritance for resistance to zucchini yellow mosaic virus in *Cucurbita pepo*. Ann Appl Biol 136, 209-214.
- PIPERNO DR, ANDRES TC, WESSEL-BEAVER L. 2002: Evidence for the control of phytolith formation in *Cucurbita* fruits by the hard rind (*Hr*) genetic locus: Archaeological and ecological implications. Proc Natl Acad Sci USA 99, 535-540.
- RIEDLE-BAUER M, 1998: Ölkürbis & Co.: Was tun gegen das Zucchini-gelbmosaikvirus? Der Pflanzenarzt 4, 1-4.
- SCHAFFER AA, BOYER CD, PARIS HS. 1986: Inheritance of rind lignification and warts in *Cucurbita pepo* L. and a role for phenylalanine ammonia lyase in their control. Z Pflanzenzüchtg 96, 147-153.
- WERNER, K, FRIEDT W, ORDON F. 2005: Strategies for pyramiding resistance genes against the barley yellow mosaic virus complex (BaMMV, BaYMV, BaYMV-2). Mol Breed 16, 45-55.