

Umweltgefährdung durch insektenresistente *Bt*-Pflanzen

Auf 68 Millionen Hektar wurden im Jahr 2003 weltweit gentechnisch manipulierte Feldfrüchte angebaut. Bei 18 Prozent (12 Millionen Hektar) handelte es sich um Sorten, die gegen Insekten resistent sind.¹ Die meisten dieser Feldfrüchte werden durch Einsetzen einer synthetischen Version eines Gens des vorkommenden Bodenbakteriums, *Bacillus thuringiensis* (*Bt*), hergestellt. Die Pflanzen produzieren ihre eigenen *Bt*-Toxine und vernichten damit Schädlinge.

Insektenresistenter *Bt*- Mais, *Bt*-Baumwolle und *Bt*-Kartoffeln werden vor allem in den USA kommerziell angebaut. Verschiedene andere *Bt*- Pflanzen befinden sich in der Entwicklung (z.B. Raps, Reis und Tomaten).

Ungewollte Auswirkungen auf Insekten

In seiner natürlichen Form wird *Bt* schon seit den 50er Jahren von Landwirten, die biologische und andere naturnahe Anbaumethoden betreiben, als Spray verwendet. Das Spray tötet Schädlinge, ohne dabei Nicht-Ziel-Insekten oder andere wild lebende Tiere zu beeinträchtigen. Die *Bt*-Toxine, die von insektenresistenten Feldfrüchten wie z.B. Monsanto's Gen-Mais MON810 produziert werden, weisen jedoch signifikante Unterschiede auf und betreffen ein breiteres Spektrum von Insekten, bis hin zu so genannten Nützlingen.

Natürliche *Bt*-Sprays haben kaum Auswirkungen auf Nicht-Ziel-Organismen, da sich das bakterielle „Protoxin“ in inaktivem Zustand befindet und erst toxisch wird, wenn es im Darm der Insektenlarven bestimmter (Ziel-)Spezies verdaut wird. Im Gegensatz dazu enthalten viele insektenresistente Pflanzen ein künstliches, verkürztes *Bt*-Gen, das ein geringeres Maß an Verdauung erfordert, um das Toxin zu erzeugen. Es ist daher weniger selektiv und kann außer den Schädlingen, für die es ge-

dacht ist, auch Nicht-Ziel-Insekten schädigen, die über die Enzyme zur Verdauung des Protoxins nicht verfügen (Abb. 1).²

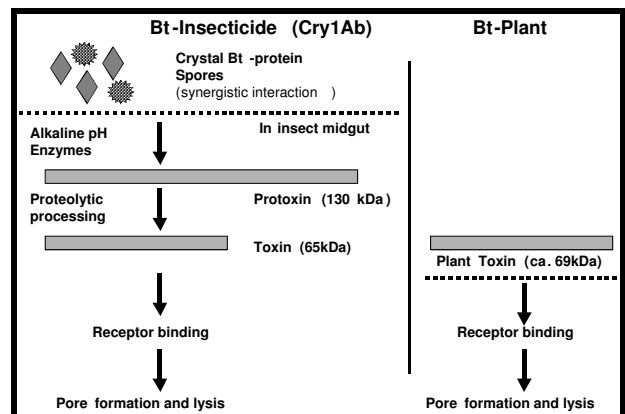


Abb. 1 Unterschiede *Bt*-Insektizide und gentechnisch veränderte *Bt*-Pflanzen²

Gentechnisch veränderte *Bt*-Pflanzen können für Nicht-Ziel-Organismen schädlich sein, die entweder das Gift über Pollen oder Pflanzenabfälle aufnehmen oder auch über das Fressen von Schädlingen, die das Toxin aufgenommen haben. Dadurch können geschützte Spezies oder nützliche Insekten geschädigt werden, die wichtig für den Erhalt des Ökosystems sind.

Gefährdung von Schmetterlingen

Die meisten der derzeitigen *Bt*-Pflanzen sind so gentechnisch verändert, dass sie auf bestimmte Arten von Motten und Schmetterlingen (*Lepidoptera*) toxisch wirken. Dadurch soll unter anderem die Raupe des Maiszünslers, eines im Maisanbau in bestimmten Regionen vorkommenden Schädling, bekämpft werden.

Aber auch die Raupen anderer Schmetterlinge können durch das Fressen in der Nähe von *Bt*-Pflanzen versehentlich zusammen mit dem Pollen auch das *Bt*-Toxin aufnehmen. Die Auswirkungen der Pollen von *Bt*-Mais auf die Larven des Monarchfalters (*Danaus plexippus*)

in Nordamerika sind das bekannteste Beispiel für dieses Phänomen.³ Der Pollen von *Bt*-Mais (Bt176 der Firma Syngenta) hatte die Kontroverse um den Monarchfalter entfacht. Diese Variante des *Bt*-Mais wird inzwischen stufenweise aus dem Verkehr gezogen. Man erkannte außerdem, dass die Pollen des *Bt*-176 auch für die Raupen des Tagpfauenauges (*I-nachis lo*) toxisch sind.⁴

Im August 2004 wurde von Forschern der Universität in Maryland, USA, in einer Langzeitstudie festgestellt, dass es auch nachteilige Folgen für die Raupen des Monarchfalters hat, wenn sie über längere Zeit den Pollen von zwei anderen *Bt*-Mais-Sorten, MON810 und Bt11 ausgesetzt sind, obwohl diese Varianten des *Bt*-Mais wesentlich weniger *Bt* in den Pollen enthalten als Bt176. Obwohl keine Kurzzeitauswirkungen (4–5 Tage) festgestellt wurden⁵, zeigte die Langzeitstudie (2 Jahre), dass über 20% weniger Raupen des Monarchfalters das Stadium des erwachsenen Schmetterlings erreichten, wenn sie natürlich abgelagerten *Bt*-Pollen ausgesetzt waren.⁶ Die Forscher pflanzten für Ihre Untersuchungen Futterpflanzen für die Schmetterlingsraupen in der Nähe von Gen-Mais Feldern an. Dann beobachteten sie die Auswirkungen, die durch den Pollen ausgelöst wurde, der vom Gen-Mais auf die Futterpflanzen geweht wurde und dort von den Raupen zwangsläufig aufgenommen wurde. Im Ergebnis entwickelten sich tatsächlich 23,7% weniger Raupen zu Schmetterlingen.

Zwar sehen die Forscher das Risiko als relativ gering an, dass die Population des Monarchfalters dadurch insgesamt gefährdet wird. Dies liegt u.a. daran, dass das Verbreitungsgebiet des Monarchfalters nicht auf die Regionen konzentriert ist, in denen der Mais angebaut wird.

Die Forschungsergebnisse sind aber nicht nur für den Monarchfalter relevant, da auch für andere Arten bereits eine Empfindlichkeit für *Bt*-Toxine nachgewiesen wurde. Viele Schmetterlingsarten und andere Insektenarten werden bereits durch Faktoren wie Klimawandel und Verlust des Lebensraumes bedroht⁷. Die Gefährdung durch das *Bt*-Gift bedeutet einen zusätzlichen Stress und kann dadurch für bestimmte Arten eine ernsthafte Bedrohung sein.

Im Rahmen von Zulassungsverfahren werden derzeit keine Langzeitstudien über die Gefährdung von Nicht-Ziel-Organismen verlangt, ob-

wohl generell erwartet wird, dass ein längerer Beobachtungszeitraum die Risiko-Einschätzung verbessern würde.⁸ Der Fall des Monarchfalters zeigt die Relevanz von Langzeitstudien deutlich auf.

Gefährdung von nützlichen Insekten

Verschiebungen im Gleichgewicht zwischen Schädlingen und deren natürlichen Feinden lassen sich im Fall der *Bt*-Baumwolle dokumentieren. Untersuchungen aus China zeigen, dass die Verwendung von *Bt*-Baumwolle die Populationen von Sekundärschädlingen anwachsen lassen kann, darunter Blattlaus, Lygus-Wanze, Weiße Fliege, Rote Spinnmilbe und Thrips.⁹ Studien haben zudem einen beachtlichen Rückgang der Populationen von nützlichen Parasiten *Microplitis sp.* (Rückgang um 88,9%) und *Campoletis chloridae* (Rückgang um 79,2%) in *Bt*-Baumwollfeldern ergeben.¹⁰ In den USA wurden Auswirkungen von *Bt*-Mais auf Feldpopulationen von *Coleomegilla maculata*, einem nützlichen Raubinsekt, das häufig in Maisfeldern vorkommt, festgestellt.¹¹ Ein bestimmter Typus des *Bt*-Toxins (Cry1Aa) erwies sich außerdem als toxisch für den Seidenspinner (*Bombyx mori*).¹² Bei Laboruntersuchungen konnte auch gezeigt werden, dass die Grüne Florfliege (*Chrysoperla carnea*) durch *Bt*-Saaten gefährdet wird.¹³ Florfliegen sind Nutzinsekten, die eine wichtige Rolle bei der natürlichen Kontrolle der Schädlinge spielen. Die toxischen Auswirkungen auf Florfliegen werden beobachtet, wenn diese eine Beute fressen, die vorher die *Bt*-Toxine aufgenommen hat. Das *Bt*-Toxin wird also in der Nahrungskette weiter gereicht – ein überraschendes Ergebnis.

Trotz dieser Erkenntnisse werden bei der Prüfung von Zulassungsanträgen von Gen-Pflanzen ihre Auswirkungen auf die Nahrungskette nicht geprüft. Diese Vorgehensweise wird inzwischen von verschiedenen Wissenschaftlern scharf kritisiert.¹⁴

Die beunruhigende Schlussfolgerung lautet, dass *Bt*-Toxine von gentechnisch manipulierten Pflanzen geschützte und nützliche Arten gefährden und sogar in der Nahrungskette weitergereicht werden können. Ein Effekt, der beim *Bt*-Toxin in seiner natürlichen Form bisher niemals beobachtet worden ist.

Wirkung auf Bodenorganismen

Bodenorganismen spielen eine wesentliche Rolle für den Ertrag landwirtschaftlicher Böden. Daher ist es wichtig zu verstehen, wie verschiedene landwirtschaftliche Methoden sie beeinträchtigen. *Bt*-Pflanzen können langfristig ein großes Problem für die Böden werden, da sie auch über die Wurzeln die Stoffe ausscheiden¹⁵, die für bestimmte Insekten toxisch sind. Es besteht der Verdacht, dass im Boden eine ganze Reihe von Nicht-Ziel-Organismen wie der Regenwurm¹⁶ betroffen sein können. Während die Bodenökologie von einer großen Anzahl unbekannter Keime abhängig ist, sind Tests bisher nur an sehr wenigen Spezies und sehr wenigen Bodenarten und Ökosystemen durchgeführt worden.

Falls die im Boden abgelagerten *Bt*-Gifte negative Auswirkungen auf die Bodenorganismen wie Bakterien, Pilze, Insekten, Regenwürmer haben, wird das zwangsläufig weitreichende Folgen haben. Grundlegende Funktionen des Ökosystems, wie die Kompostierung und der Aufbau der Nährstoffkreisläufe können betroffen sein.

Auch die Ernteüberreste auf dem Feld enthalten das *Bt*-Toxin. Das *Bt*-Toxin kann im Boden mehr als 200 Tage lang bestehen, besonders während einer kalten Winterperiode.¹⁷ Daher ist es wahrscheinlich, dass die *Bt*-Proteine auch noch lange nach der Ernte der Gen-Pflanzen im Boden vorhanden sind. Das birgt auch die Möglichkeit der Anreicherung von *Bt*-Toxinen im Boden.¹⁸

Auch hier wären weitere Langzeitstudien unbedingt notwendig, um die Risiken besser abschätzen zu können.

Resistenzprobleme

Eine weitere Gefahr beim Anbau von insektenresistenten Gen-Pflanzen ist, dass die Schädlinge gegenüber der Wirkung von *Bt*-Toxinen unempfindlich werden können. Die Tatsache, dass die Schädlinge permanent den von den Pflanzen produzierten Giften ausgesetzt sind, fördert das Überleben der Schädlinge, die eine natürliche Resistenz gegenüber dem *Bt*-Toxin besitzen. Mit der Zeit könnte dies zur massiven Ausbreitung der resistenten Exemplare führen, damit würde das *Bt*-Gift seine Wirksamkeit verlieren.

In den USA fordert die Environment Protection Agency (EPA, Umweltschutzbehörde) deswegen umfangreiche Pufferzonen, in denen zwischen den Feldern mit Gen-Saaten normale Pflanzen wachsen, um so die Entstehung einer Resistenz gegen das *Bt*-Gift zu verlangsamen. Es gibt jedoch Bedenken, dass diese Rückzugsgebiete (20% der mit *Bt*-Saaten bepflanzten Gebiete) nicht ausreichen¹⁹ und zudem nicht konsequent durchgesetzt werden. Derartige Pufferzonen sind jedenfalls in einer kleinstrukturierten Landwirtschaft, wie sie in Europa meist betrieben wird, kaum durchführbar. Dieses Problem ist auch beim Anbau von *Bt*-Baumwolle in Indien²⁰ wie auch in China²¹ erkannt worden.

Es bestehen aber grundsätzliche Zweifel, ob entsprechende Pufferzonen überhaupt funktionieren können.²² Auf der anderen Seite ist eine Fülle von wissenschaftlichen Daten vorhanden, die die Wahrscheinlichkeit der Entstehung einer Schädlingsresistenz untermauern.²³ Eine weitverbreitete Resistenz unter Schädlingen wäre auch eine ernsthafte Bedrohung für eine nachhaltige und umweltfreundliche Landwirtschaft, da diese die Möglichkeit verlieren würde, das natürliche *Bt*-Mittel wie bisher im Sprühverfahren zu nutzen.

Neue „Superunkräuter“ ?

Eine Insektenresistenz, die von *Bt*-Pflanzen auf Wildkräuter übertragen wird, wird von Wissenschaftlern als eine Eigenschaft eingeschätzt, die einen Überlebensvorteil bietet und sich daher in Populationen verbreiten kann.²⁴ Eine solche Steigerung der Überlebensfähigkeit erhöht das Potenzial für wilde Verwandte, zum Problem-Unkraut zu werden oder die vorhandene wilde Population zu verdrängen.²⁵ Studien mit Raps (*Brassica napus*) haben beispielsweise ergeben, dass das *Bt*-Gen an einen wilden, unkrautartigeren Verwandten weitergegeben werden kann (*B. rapa*).²⁶

Das *Bt*-Gen hätte durch seine Verbreitung möglicherweise tiefgreifende ökologische Auswirkungen:

- Beständigkeit des *Bt*-Proteins im Boden mit einer Toxizität für die Bodenorganismen
- Toxizität für Nicht-Ziel-Organismen wie etwa die natürlichen Feinde der eigentlichen Schädlinge

- die Entwicklung einer Resistenz gegenüber *Bt* bei den Schädlingen.

Auswirkungen auf die nachhaltige Landwirtschaft

Für biologisch und andere umweltbewusst wirtschaftende Landwirte stellt die Verwendung von natürlich vorkommenden *Bt*-Toxinen in Blattsprays schon seit mehreren Jahrzehnten eine wichtige Waffe gegen gefährliche Schädlinge dar. *Bt*-Pestizide töten Zielschädlinge ohne Beeinträchtigung der nützlichen Raubinsekten²⁷, und die Toxine haben keine bekannte nachteilige Auswirkung auf Säugetiere oder Vögel.

Aufgrund seiner Wirksamkeit und Sicherheit im Vergleich zu den Pestiziden, die es ersetzt, ist *Bt* wahrscheinlich das bedeutendste Insektizid, das jemals entdeckt wurde. Falls Schädlinge jedoch eine Resistenz gegen seine Wirkung entwickeln, werden die Landwirte ihres wichtigen Instruments zur Schädlingskontrolle beraubt und müssen unter Umständen zu umweltschädlicheren Pestiziden wechseln. Biologische Methoden zur Schädlingskontrolle könnten außerdem durch die Schädigung von nützlichen Insekten wie der Grünen Florfliege gefährdet werden.

Greenpeace fordert:

Angesichts der ungeklärten Risiken und des Ausbreitungspotentials von gentechnisch veränderten Organismen fordert Greenpeace einen Stop der Freisetzung.

Quellennachweise

- 1 James, C. 2003. Global Review of Commercialized Transgenic Crops: 2003. ISAAA Briefs No. 30. Ithaca, NY: ISAAA. <http://www.isaaa.org/>
- 2 Hillbeck, A. 2001. Transgenic host plant resistance and non-target effects. In: *Genetically engineered organisms: assessing environmental and human health effects*. Letourneau, D.K. and B.E. Burrows [eds.] Boca Raton, FL: CRC Press. Hillbeck, A., M.S. Meier and A. Raps. 2000. Review on non-target organisms and *Bt* plants. Report prepared for Greenpeace International, Amsterdam, EcoStrat GmbH, Ecological Technology Assessment & Environmental Consulting, Zurich, Switzerland
- 3 Losey, J.E., L.S. Raynor and M.E. Carter. 1999. Transgenic pollen harms monarch larvae. *Nature* 399: 214; Hanson-Jesse, L.C. and J.J. Obrycki. 2000. Field deposition of *Bt* transgenic

corn pollen: lethal effects on the monarch butterfly. *Oecologia* 125: 241-248; Sears, M.K., R.L. Hellmich, D.E. Stanley-Horn, K.S. Oberhauser, J.M. Pleasants, H.R. Mattila, B.D. Siegfried, and G.P. Dively. 2001. Impact of *Bt* corn pollen on monarch butterfly populations: A risk assessment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 11937-11942.

- 4 Felke, M. and G.A. Langenbruch. (2003): Wirkung von *Bt*-Mais-Pollen auf Raupen des Tagpfauenauges im Laborversuch (Effect of *Bt*-maize-pollen on caterpillars of *Inachis io* in a laboratory assay). *Gesunde Pflanze* 55: 1-7.
- 5 Stanley-Horn, D.E., G.P. Dively, R.L. Hellmich, H.R. Mattila, M.K. Sears, R. Rose, L.C.H. Jesse, J.E. Losey, J.J. Obrycki and L. Lewis. 2001. Assessing the impact of Cry1Ab-expressing corn pollen on monarch butterfly larvae in field studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 11931-11936.
- 6 Dively, G.P., R. Rose, M.K. Sears, R.L. Hellmich, D.E. Stanley-Horn, D.D. Calvin, J.M. Russo and P.L. Anderson. 2004. Effects on monarch butterfly larvae (Lepidoptera: Danaidae) after continuous exposure to Cry1Ab expressing corn during anthesis. *Environmental Entomology* 33: 1116-1125.
- 7 Thomas, J.A., M.G. Telfer, D.B. Roy, C.D. Preston, J.J.D. Greenwood, J. Asher, R. Fox, R.T. Clarke and J.H. Lawton. 2004. Comparative losses of British butterflies, birds and plants and the global extinction crisis. *Science* 303: 1879-1881.d
- 8 Andow, D.A. and A. Hilbeck. 2004. Science-based risk assessment for non-target effects of transgenic crops. *Bioscience*, 54: 637-649. Ecological Society of America (ESA) 2004. Genetically engineered organisms and the environment: Current status and recommendations. ESA Position Paper http://www.esa.org/pao/esaPositions/Papers/geo_position.htm. Marvier, M. 2002. Improving risk assessment for nontarget safety of transgenic crops. *Ecological Applications* 12: 1119-1124.
- 9 Cui, J. and J. Xia. 1998. Effects of transgenic *Bt* cotton (with early maturity) on population dynamics of main pests and their natural enemies. *Acta Gossypii Sinica* 10: 255-262.
- 10 Cui, J. and J. Xia. 1999. Effects of transgenic *Bt* cotton on the population dynamics of natural enemies. *Acta Gossypii Sinica* 11: 84-91.
- 11 Wold, S.J., E.C. Burkness, W.D. Hutchison, and R.C. Venette. 2001. In-field monitoring of beneficial insect populations in transgenic corn expressing a *Bacillus thuringiensis* toxin. *Journal of Entomological Science* 36: 177-187.
- 12 Fan, L-J., Y-Y. Wu, H-Q. Pang, J-G. Wu, Q-J. Shu, M-K. Xu and J-F. Lu. 2003. *Bt* rice pollen distribution on mulberry leaves near rice fields. *Acta Ecologica Sinica* 23: 826-833.
- 13 Hilbeck, A., W.J. Moar, M. Pusztai-Carey, A. Filippini, and F. Bigler. 1999. Prey-mediated effects of Cry1Ab toxin and protoxin and Cry2A protoxin on the predator *Chrysoperla carnea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 91: 305-316. Dutton A., H. Klein, J. Romeis and F. Bigler. 2002. Uptake of *Bt* toxin by herbivores feeding on transgenic maize and consequences for the predator *Chrysoperla carnea*. *Ecological Entomology* 27: 441-447.
- 14 Knols, B.G.J. and M. Dicke. 2003. *Bt* crop assessment in the Netherlands. *Nature Biotechnology* 21: 973-974. Andow, D.A. & A. Hilbeck. 2004. Science-based risk assessment for non-target effects of transgenic crops. *Bioscience*, 54: 637-649. Ecological Society of America (ESA) 2004. Genetically engineered organisms and the environment: current status and recommendati-

ons. ESA Position Paper

http://www.esa.org/pao/esaPositions/Papers/geo_position.htm

- ¹⁵ Saxena D., S. Flores and G. Stotzky 1999. Transgenic plants: Insecticidal toxin in root exudates from *Bt* corn. *Nature* 402: 480; Saxena, D., S. Flores, and G. Stotzky, 2002. *Bt* toxin is released in root exudates from 12 transgenic corn hybrids representing three transformation events. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 133-137.
- ¹⁶ Marvier, M. 2001. Ecology of transgenic crops. *American Scientist* 89: 160-167. Zwahlen, C. A. Hilbeck, R. Howald and W. Nentwig. 2003, Effects of transgenic *Bt* corn litter on the earthworm *Lumbricus terrestris*. *Molecular Ecology* 12:1077 – 1086.
- ¹⁷ Tapp, H. and G. Stotzky. 1998. Persistence of the insecticidal toxin from *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 471-476. Zwahlen, C., A. Hilbeck, P. Gugerli & W. Nentwig. 2003. Degradation of the Cry1Ab protein within transgenic *Bacillus thuringiensis* corn tissue in the field. *Molecular Ecology* 12: 765-775.
- ¹⁸ Venkateswerlu G. and G. Stotzky. 1992. Binding of the protoxin and toxin proteins of *Bacillus thuringiensis* subsp. *kurstaki* on clay minerals. *Current Microbiology* 25: 225-233.
- ¹⁹ Knight, J. 2003. Agency 'ignores its advisers' over *Bt* maize. *Nature* 422: 5.
- ²⁰ Jayaraman, K.S. 2002. Poor crop management plagues *Bt* cotton experiment in India. *Nature Biotechnology* 20: 1069.
- ²¹ Huang, J. and Q. Wang. 2003. Biotechnology policy and regulation in China. IDS Working Paper, Biotechnology Policy Series 4, Brighton: Institute of Development Studies.
- ²² Gould, F., N. Blair, M. Reid, T.L. Rennie, J. Lopez, and S. Mincinski. 2002. *Bacillus thuringiensis*-toxin resistance management: stable isotope assessment of alternate host use by *Helicoverpa zea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99: 16581-16586.
- ²³ Gould, F., N. Blair, M. Reid, T.L. Rennie, J. Lopez, and S. Mincinski. 2002. *Bacillus thuringiensis*-toxin resistance management: stable isotope assessment of alternate host use by *Helicoverpa zea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99: 16581-16586.
- ²⁴ Gould, F., N. Blair, M. Reid, T.L. Rennie, J. Lopez, and S. Mincinski. 2002. *Bacillus thuringiensis*-toxin resistance management: stable isotope assessment of alternate host use by *Helicoverpa zea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99: 16581-16586.
- ²⁵ Gould, F., N. Blair, M. Reid, T.L. Rennie, J. Lopez, and S. Mincinski. 2002. *Bacillus thuringiensis*-toxin resistance management: stable isotope assessment of alternate host use by *Helicoverpa zea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99: 16581-16586.
- ²⁶ Halfhill, M.D., R.J. Millwood, P.L. Raymer, and C.N. Stewart, Jr. 2002. *Bt*-transgenic oilseed rape hybridization with its weedy relative, *Brassica rapa*. *Environmental Biosafety Research* 1: 19-28. Vacher, C., A.E. Weis, D. Hermann, T. Kossler, C. Y-oung, M.E. Hochberg 2004. Impact of ecological factors on the initial invasion of *Bt* transgenes into wild populations of birdseed rape (*Brassica rapa*). *Theoretical and Applied Genetics* 109: 806-814.
- ²⁷ Halfhill, M.D., R.J. Millwood, P.L. Raymer, and C.N. Stewart, Jr. 2002. *Bt*-transgenic oilseed rape hybridization with its weedy relative, *Brassica rapa*. *Environmental Biosafety Research* 1: 19-28. Vacher, C., A.E. Weis, D. Hermann, T. Kossler, C. Y-oung, M.E. Hochberg 2004. Impact of ecological factors on the initial invasion of *Bt* transgenes into wild populations of birdseed rape (*Brassica rapa*). *Theoretical and Applied Genetics* 109: 806-814.