

# CONSIDERAÇÕES SOBRE O FLUXO GÊNICO



Quais são os verdadeiros riscos do escape gênico

**Aluizio Borém**

Eng. Agrônomo, M.S., Ph.D. e Professor da  
Universidade Federal de Viçosa  
borem@ufv.br

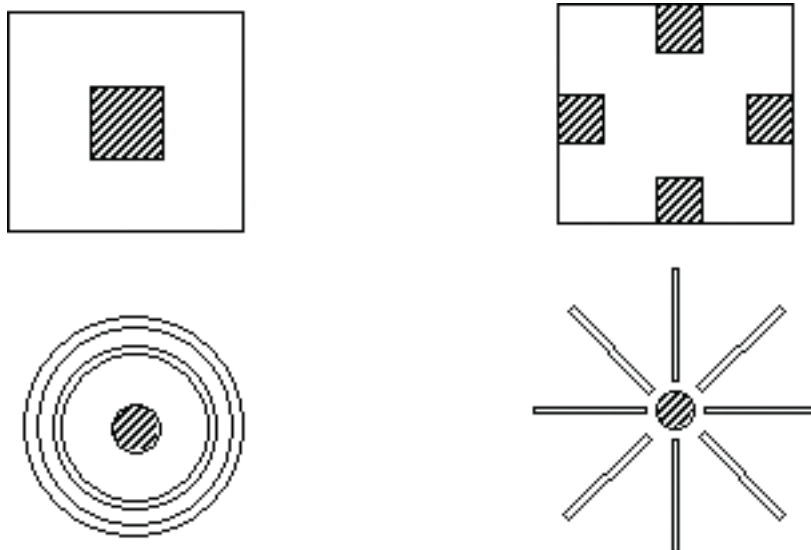
Imagem cedida pelo autor

A transformação gênica tem potencial para melhorar a produtividade, resistência, qualidade nutricional e outras características das plantas cultivadas. As técnicas moleculares utilizadas na transformação gênica consistem basicamente na introdução e integração de pequenos fragmentos de DNA isolados e clonados a partir de genes de outros organismos no genoma da espécie receptora. Apesar dos benefícios evidentes dos cultivares geneticamente modificados, a preocupação de que estes possam apresentar algum efeito adverso ao meio ambiente, como o escape dos transgenes, tem sido alvo de estudos por pesquisadores em diversas instituições.

Um dos argumentos contra o emprego de cultivares transgênicos é o risco de fluxo gênico, também

denominado escape gênico ou dispersão gênica, que, no contexto de biossegurança, pode ser entendido como a troca de alelos entre populações ou espécies. De outra forma é a transferência de alelos de uma população/espécie para outra, com a permanência do gene exógeno na população receptora nas gerações seguintes à transferência. A possibilidade de ocorrência de dispersão de transgenes para espécies silvestres tem recebido grande atenção na análise de biossegurança, porque, segundo alguns ambientalistas, esse fato poderia mudar as propriedades genéticas das espécies nativas, com prejuízo para a biodiversidade.

Do ponto de vista evolucionário, o fluxo gênico é um processo migratório de alelos, como se verifica nos compêndios de genética de populações. Como se sabe, o efeito da migração entre populações da mesma espécie depende da proporção de indivíduos migrantes e da diferença nas frequências do alelo nas duas populações (Falconer e Mackay, 1996). No caso dos transgênicos, como a população receptora não possui ainda o gene, não é como a transferência de alelos que normalmente ocorre entre populações. Contudo, ela pode ser tratada do mesmo modo. Deve ser salientado também que genes, uma vez introduzidos no parente silvestre, poderão, por meio da recombinação, ser disseminados. É evidente que a seleção natural irá atuar e, assim, ele só permanecerá na população se conferir alguma vantagem seletiva. Em realidade, o fluxo gênico entre espé-



**Figura 1.** Alguns possíveis delineamentos para avaliação de fluxo gênico

cies relacionadas, que sobrevivem em um mesmo ambiente por milhares de anos, certamente ocorre com frequência e mesmo assim elas podem permanecer com suas propriedades genéticas particulares. Como esse assunto tem sido muito comentado na atualidade, é importante que alguns aspectos do fluxo gênico sejam discutidos e, quando necessário, que sejam adotadas medidas para atenuar algum eventual efeito adverso.

O fluxo gênico pode ocorrer por meio de semente ou por dispersão de pólen. Neste capítulo, a ênfase será a discussão sobre pólen como veículo do fluxo gênico. É também necessário salientar que o fluxo gênico pode ser vertical, quando envolve cultivares e, ou, populações da mesma espécie, ou horizontal, quando envolve a hibridação entre espécies diferentes, aparentadas ou não. Nesse aspecto, é preciso ressaltar que, embora o termo híbrido seja utilizado em diferentes conotações, em genética de populações, ele é utilizado quando envolve o cruzamento entre espécies. Já a expressão recombinação é restrita para os cruzamentos entre populações de mesma espécie (fluxo gênico vertical).

A dispersão de genes de espécies cultivadas para parentes silvestres e espécies daninhas pode ser um problema ecológico. A literatura disponível sobre o assunto sugere que a dispersão de um gene, no espaço e no tempo, dependerá, em parte, da vantagem competitiva do gene, do fluxo gênico e da probabilidade do movimento do gene de um indivíduo para outro em uma geração (Manasse, 1992).

O fluxo gênico por si não é fator de risco. O risco existe quando o gene transferido confere algum perigo à população receptora, alterando sua adaptabilidade ou capacidade de sobrevivência. Se o gene transferido for neutro com relação à capacidade de sobrevivência da população, ele não oferecerá risco ambiental. Entretanto, se o gene reduzir a capacidade de sobrevivência da população receptora, ela poderá eventualmente ser eliminada. De outra for-

ma, se o gene em questão aumentar a adaptabilidade da população, ela poderá prevalecer no meio ambiente. Dessa forma, qualquer avaliação de segurança ambiental decorrente de fluxo gênico deve considerar as possíveis alterações e o gene específico transferido. O leitor deve se referir aos capítulos 6 (Análise de risco) e 13 (Agressividade de plantas daninhas e transgenese) para maiores informações sobre este assunto.

As alterações que ocorrem nas enzimas ou em sua regulação podem interferir em sua atividade original, resultando em vantagem ou desvantagem para o biótipo resistente na presença ou ausência da pressão de seleção. As plantas resistentes podem tornar-se predominantes quando ocorrerem mudanças no ambiente que as favoreçam, isto é, se elas possuírem vantagem competitiva. Entretanto, se a pressão de seleção for removida, sua vantagem comparativa será eliminada e os indivíduos resistentes poderão desaparecer (Vargas et al., 1999). Esse princípio tem sido utilizado no manejo de biótipos resistentes a herbicidas.

Considerando o conceito de espécie (Ramalho et al., 2001), não é esperado que ocorram hibridações. Contudo, em casos esporádicos, com a interferência do homem ou não, ela pode ocorrer. Foi esse fenômeno que deu origem a um grande número de novas espécies, entre elas o trigo cultivado *Triticum aestivum* L., o algodão *Gossypium hirsutum* e várias outras. É importante salientar que esses casos ocorreram há milhares de anos e, na realidade, o fluxo gênico envolveu o genoma inteiro, e não apenas alelos ou genes.

### **Fatores que afetam a dispersão de pólen e o fluxo gênico**

**Tipos de espécie:** As espécies cultivadas diferem na taxa de fecundação cruzada. Inclusive são classificadas em autógamas – quando predomina autofecundação, e alógamas, se predomina a fecundação cruzada, além das intermediárias. Como espécies autógamas típicas, citam-se: soja, trigo, feijão e alface, cuja fre-

quência de fecundação cruzada é inferior a 5%. Como alógamas, têm-se o milho, o girassol, a cebola e o eucalipto, entre outras em que a fecundação cruzada é alta, normalmente acima de 90%. Já nas espécies intermediárias, como o algodão, a taxa de alogamia é superior a 5% das autógamas, mas inferior aos 90% das alógamas. O pólen de milho, por exemplo, pode percorrer distâncias superiores a 100 m, pela ação do vento. No caso da soja, o grão de pólen possui maior densidade e a única maneira de dispersá-lo na natureza é de forma entomófila. Mesmo assim, a dispersão do pólen de soja é extremamente limitada.

**Diferença entre cultivares da mesma espécie:** Há diferença entre os cultivares com relação à cor e ao tamanho das flores, atraindo mais ou menos polinizadores, e à produção de pólen, os quais afetam a taxa de fecundação cruzada. No milho, por exemplo, há grande diferença no tamanho do pendão entre cultivares e por consequência na produção de pólen.

A taxa de fecundação cruzada entre espécies ou entre cultivares da mesma espécie depende da produção e dispersão de pólen (Raybould e Gray, 1993). Modelos matemáticos têm sido utilizados para simular os padrões de dispersão de pólen em milho e outras espécies (Borém, 2001).

Várias condições são necessárias para que o fluxo gênico ocorra em condições de campo: *i*) existência de indivíduos sexualmente compatíveis, *ii*) coincidência temporal e espacial dos indivíduos, *iii*) polinização cruzada, *iv*) grande longevidade do pólen, *v*) híbridos viáveis, *vi*) transmissão gênica nas gerações seguintes, *vii*) recombinação gênica entre os genomas e *viii*) não exclusão do gene do genoma receptor (Chèvre et al., 1998).

A ocorrência de fluxo gênico tem sido investigada em várias espécies utilizando-se diferentes delineamentos de plantio. A escolha de determinado delineamento deve levar em consideração o modo de reprodução da espécie, o veículo de dispersão do pólen, além de aspec-

tos referentes às condições ambientais. Alguns dos mais comuns delineamentos são apresentados na Figura 1.

Fluxo gênico entre as espécies do gênero *Brassica* tem sido observado em alguns trabalhos envolvendo rabanete, canola e espécies afins (Salisbury, 2000; Chrève et al., 1998; Scheduler e Dale, 1994; Klinger et al., 1991).

A dispersão gênica do girassol cultivado para espécies silvestres foi analisada por Arias e Rieseberg (1994) e por Whitton (1997), nos Estados Unidos, onde existem diversas formas silvestres de girassol. Esses pesquisadores detectaram moderados níveis de fluxo gênico entre essas espécies.

A probabilidade de um gene específico de um OGM tolerante a um herbicida ser transferido para uma espécie daninha depende de uma série de fatores, como observado por Conner e Dale (1996). O intercâmbio gênico entre diferentes espécies é extremamente complexo e requer a quebra de várias barreiras de isolamento reprodutivo, sendo algumas das mais frequentes: espécies com *habitats* distintos, espécies com maturidade sexual em épocas distintas, incompatibilidade genética, fraqueza do híbrido, esterilidade híbrida, dreno metabólico e eliminação gênica.

Para que o fluxo gênico entre dois biótipos ocorra, eles devem compartilhar o mesmo *habitat* e deve existir sobreposição do período de florescimento deles. Neste caso, a ocorrência da polinização cruzada dependerá da existência de um agente polinizador eficiente. Se as espécies forem geneticamente compatíveis e houver a fecundação cruzada com a formação de um híbrido viável, o fluxo gênico poderá se estabelecer se o gene transferido não resultar em menor competitividade para o biótipo receptor, bem como não ocorrer a eliminação do gene exótico nas gerações seguintes.

O risco de escape gênico para várias espécies de interesse agrônomo da Inglaterra foi classificado em três categorias, com base na taxa de fecundação cruzada e na existência

de parentes silvestres na natureza: Grupo I (mínimo risco), Grupo II (médio risco) e Grupo III (alto risco) (Raybould e Gray, 1993). No Grupo I foram incluídos batata, milho, trigo, centeio, tomate, dentre outros. O Grupo III inclui cenoura, beterraba, repolho, pinus, maçã, dentre outros. O risco de fluxo gênico do milho para uma espécie silvestre, na Inglaterra, é mínimo, embora seja uma espécie com elevada taxa de fecundação cruzada. Essa reduzida probabilidade de escape gênico deve-se ao fato de naquele país não existirem parentes silvestres do milho ocorrendo na natureza. No entanto, o milho deveria ser classificado no grupo de alto risco no México, centro de diversidade dessa espécie, onde seus parentes silvestres ocorrem espontaneamente na natureza. Portanto, para existir alto risco de escape gênico, a espécie deve apresentar elevada taxa de fecundação cruzada e devem existir parentes silvestres compatíveis com ela, compartilhando o mesmo *habitat*, geográfica e temporalmente. Mesmo nessas condições, outros aspectos relacionados ao isolamento reprodutivo devem ser considerados.

Lonetti e Smale (2000) analisaram o fluxo gênico entre variedades crioulas e variedades melhoradas de milho em uma localidade próxima a uma reserva biológica no México. Apesar dos inúmeros fatores concorrendo para a instabilidade genética das variedades crioulas, a análise morfológica e genética destas parece indicar que a expressão fenotípica dos caracteres agrônômicos permaneceu estável.

A resistência de plantas daninhas a herbicidas já registrada em diferentes países, proveniente da seleção de tipos preexistentes na população nativa (não de escape gênico), tem sido contornada com a adoção de técnicas adequadas de manejo, que incluem rotação de princípio ativo do herbicida, rotação de culturas, mistura de herbicidas com diferentes mecanismos de ação, controle cultural e cultivo mecânico, entre outros. Dessa forma, na eventualidade de um escape gênico ocor-

rer de uma variedade transgênica tolerante a um herbicida para espécies silvestres, uma das práticas agrícolas anteriormente descritas pode ser adotada com o objetivo de eliminar os biótipos resistentes.

## Bibliografia

- Baker, H. G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker, H.G., Stebbins, G. L. (eds.). The genetics of colonizing species. New York: Academic Press. p. 147-172.
- Bateman, A. J. 1947. Contamination in seed crops - I. Insect pollination. J. Genet. 48: 257-275.
- Borém, A. 2005. Biotecnologia e meio ambiente. Viçosa, MG: UFV. 1. ed. 425 p.
- Borém, A. 2000. Escape gênico: os riscos do escape gênico da soja no Brasil. Biotecnologia, Ciência e Desenvolvimento 10:101-107.
- Borém, A. 2001. Escape gênico e transgênicos. Rio Branco: Editora Suprema. 204 p.
- Borém, A. 2003. Melhoramento de plantas. Viçosa: Editora UFV. 3. ed. 500 p.
- Borém, A. e Ramalho, M.A.P. 2002. Escape gênico e impacto ambiental. Biotecnologia, Ciência e Desenvolvimento 28: 44-47.
- Borém, A., Freire, E.C., Pena, J.C.V. e Barroso, P.A.V. 2003. Considerations about cotton gene escape in Brazil: a review. Crop Breeding and Applied Biotechnology 3: 315-332.
- Brasileiro, A.C.M. e Cançado, G.M.A. 2000. Plantas transgênicas. Informe Agropecuário 21: 28-35.
- Brubaker, C.L., Brown, A.H.D., Stewart, J.M., Kilby, M.J. e Grace, J.P. 1999. Production of fertile hybrid germplasm with diploid Australian *Gossypium* species for cotton improvement. Euphytica 108: 199-213.
- Burrows, P. 1999. Deliberate release of genetically modified organisms: the

- UK regulatory framework. In: Gene flow and agriculture: relevance for transgenic crops. Proceedings of a symposium held at Keele, UK 13-21pp. BCPC Symposium Proceedings No.72. Farnham, UK: British Crop Protection Council.
- Cançado, G.M.A. 2000. Plantas transgênicas e biossegurança. Informe Agropecuário 21: 89-96.
- Carvalho, N.F., Frendo, P. Montagu, M., e Cornelissen, M. 1995. Post-transcriptional cosuppression of  $\beta$ -1, 3-glucanase genes does not affect accumulation of transgene nuclear mRNA. The Plant Cell 7: 347-358.
- Chèvre, M.A., Eber, F., Baranger, A., Hureau, G. Barret, P., Picault, H., Renard, M. 1998. Characterization of backcross generations obtained under field conditions from oilseed rape-wild radish F1 interspecific hybrids: an assessment of transgene dispersal. Theoretical and Applied Genetics 97: 90-98.
- Conner, A.J., Dale, P.J. 1996. Reconsideration of pollen dispersal data from field trials of transgenic potatoes TAG, 92: 505-508.
- Department of the Environment. 1994. Genetically modified crops and their wild relatives - A UK perspective. Research Report No. 1.
- Doebley, J., Stec, A. , Wendel, J. e Edwards, M. 1990. Genetic and morphological analysis of a maize-teosinto F2 population: implications for the origin of maize. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 87: 9888-9892.
- Eastham, K. e Sweet, J. 2002. Genetically modified organisms (GMOs): The significance of gene flow through pollen transfer. European Environment Agency. Copenhagen, Germany.
- Emberlin, J., Adams-Groom, B. e Tidmarsh, J. 1999. The dispersal of maize (*Zea mays*) pollen. A report commissioned by the Soil Association: National Pollen Research Unit, University College Woecester, UK.
- Falconer, D. S., Mackay, T. F. C. 1998. Introduction to quantitative genetics. 4 ed. Edinburgh: Longman Group. 464 p.
- Freire, E.C., Barroso, P.A.V., Pena, J.C.V. e Borém, A. 2002. Fluxo gênico: análise do caso do algodão no Brasil. Biotecnologia, Ciência e Desenvolvimento 29: 104-113.
- Gabriel, W. 1993. Technologically modified genes in natural populations: some skeptical remarks on risk assessment from the view of population genetics. In: Wohrman, K. e Tomiuk, J. (eds.). Transgenic Organisms: Risk Assessment of Deliberate Release. Basel: Birkhause Verlag. p. 109-116.
- Gliddon, C., Boudry, P. e Walker, D.S. 1990. Gene flow - a review of experimental evidence. In: Gray, A.J., Amijes, F. e Gliddon, C.J. (eds.). Environmental impact of genetically modified crops. Genetically Modified Organisms Research Report 10-pp 67-81. Londres: DETR.
- Govindaraju, D. R. 1988. Relationship between dispersal ability and levels of gene flow in plants. Oikos 52: 31-35.
- Greef, W. 1999. A long term perspective on Ag-biotech. In: Gene flow and agriculture: relevance for transgenic crops. Proceedings of a symposium held at Keele, 33-37p. BCPC Symposium Proceedings No.72. British Crop Protection Council.
- Haldane, J.B.S. 1948. The theory of a cline. Journal of Genetics 48: 277-284.
- Hamner, K.C., Bonner, J. 1938. Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. Botanical Gazette 100: 388-431.
- Hartwig, E.E. 1973. Varietal development. In: Caldwell, B.E. (ed.). Soybeans: improvement, production, and uses. Madison, WI: ASA Press. p.187-210.
- Hersnsen, J. G. T. 1992. Introductory considerations on distant hybridization. In: Kalloo, G. e Chowdhury, J. B. (eds.): Distant hybridization of crop plants. Berlin: Springer Verlag p. 1-14.
- Hinson, K. 1989. The use of long juvenile trait in cultivar development. In: Pascale, A.J. (ed.). Actas. Conferência Mundial de Investigacion en Soja. Buenos Aires: Argentina. p.983-987.
- Ingram, J. 2000. Report on the separation distances required to ensure cross-pollinations is below specified limits in non-seed crops of sugar beet, maize and oilseed rape. MAFF Project No 0123.
- Jones, M. D. e Brooks, J. S. 1950. Effectiveness of distance and border rows in preventing outcrossing in corn. Oklahoma Agricultural Experimental Station. Technical Bulletin No. T-38.
- Kareiva, P., Morris, W. e Jacobi, C. M. 1994. Studying and managing the risk of cross-fertilization between transgenic crops and wild relatives. Molecular Ecology 3: 15-21.
- Kissmann, K.G. 1996. Resistência de plantas a herbicidas. São Paulo: Basf Brasileira S.A. 33p.
- Klingler, T., Elan, D.R. e Ellstrand, N.C. 1991. Radish as a model system for the study of engineering gene escape rates via cropweed mating. Conservation Biology 4: 531-535.
- Kuehl, R.O. 1961. Pollen viability and stigma receptivity of *Glycine max* (L.) Merrill. Raleigh: North Carolina State College. (MS Thesis).
- Lavigne, C., Godelle, B., Reboud, X. e Gonyon, P.H. 1996. A method to determine the mean pollen dispersal of individual plants growing within a large pollen source. Theoretical and Applied Genetics 93: 1319-1326.
- Levin, D.A. e Kerster, H. 1974. Gene flow in seed plants. Evolutionary Biology 7: 139-220.
- Louette, D., Smale, M. 2000. Farmer's seed selection practices and traditional maize varieties in Cuzalapa,

- Mexico. *Euphytica*, 113: 25-41.
- Luna, V. et al. 2001. Maize pollen longevity and distance isolation requirements for effective pollen control. *Crop Science* 41: 1551-1557.
- Manasse, R.S. 1992. Ecological risks of transgenic plants – effects of spatial dispersion on gene flow. *Ecological Applications* 2:431-438.
- Nelson, R.L., Bernard, R.L. 1984. Production and performance of hybrid soybeans. *Crop Sci.* 24: 549-553.
- Paterniani, E. e Goodman, M.M. 1977. Races of maize in Brazil and adjacent areas. International Maize and Wheat Improvement Center. Mexico, DF. CYMMIT.
- Paterniani, E. e Stort, A. C. 1974. Effective maize pollen dispersal in the field. *Euphytica* 23: 129-134.
- Ramalho, M. A. P., Santos, J. B. e Pinto, C. A. B. P. 2001. Genética na agropecuária. 2.ed. Lavras: UFLA 472 p.
- Raybould, A. F. e Gray, A. J. 1993. Genetically modified crops e hybridization with wild relatives: A UK perspective. *Journal of Applied Ecology* 30: 199-219.
- Raybould, A.F., Gray, A.J. 1993. The impact of genetically modified crops on wild species in United Kingdom. In: Proceeding of Symposium Gene Transfer: Are Wild Slecoes Om Damger. Le Louvain, Suíça.
- Regal, P.J. 1994. Scientific principles for ecologically based risk assessment of transgenic organisms. *Mol. Eco.* 3: 5-13.
- Sage, G.C.M. 1999. The role of DNA technologies in crop breeding. In: Gene flow and agriculture: relevance for transgenic crops. Proceedings of a Symposium Held at Keele, 23-31pp. BCPC Symposium Proceedings No.72. British Crop Protection Council.
- Salamov, A. B. (1940) About isolation in corn. Sel. I. Sem., 3. (Russian translation by Michael Afanasiev in 1949).
- Salisbury, P.A. 2000. Proceedings of The myths of gene transfer – a canola case study. Biotechnology Seminar. Clayton: Manash University Press. p. 71-76.
- Schettler, J.A., Dale, P.J. 1994. Opportunities for gene transfer from transgenic oilseed rape (*Brassica napus*) to related species. *Transgenic Research* 3: 263-278.
- Sears, M. K. e Stanley-Horn, D. 2000. Impact of *Bt* corn pollen on monarch butterfly populations. In: Fairbairn, C., Scoles, G. e McHughen, A. (eds.). Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Symposium on The Biosafety of Genetically Modified Organisms. University Extension Press, Canada.
- Shanmugasundaram, S. 1981. Varietal differences and genetic behavior for the photoperiodic responses in soybeans. *Bull. Inst. Trop. Agr., Kyusho Univ. (Japan)* 4: 1-61.
- Singh, R.J., Kollipara, K.P., Hymowitz T. 1988. Further data on the genomic relationships among wild perennial species of the genus *Glycine* Willd. *Genome* 33: 166-176.
- Skorupska, H., Albertsen, M.C., Langholz, K.D., Palmer R.G. 1989. Detection of ribosomal-rna genes in soybean (*Glycine max*(L) Merr., by insitu hybridization. *Genome*, 32: 1091-1095.
- Skvortzov, G. 1927. The soybean - wild and cultivated in Eastern Asia. *Proc. Manchurian Res. Pub. Ser. A. Nat. History Sec.* 22: 1-8.
- Thomas, J.F. 1989. The flowering process in soybean. In: Proceedings of World Soybean Research Conference IV. Buenos Aires. p.250-255.
- Tiedje, J.M., Clwell, R.K., Grossman, Y.L., Hodoson, R.E., Lenski, R.E., Mack, R.N., Regal, P.J. 1989. The planned introduction of genetically engineered organisms: ecological considerations and recommendations. *Ecology* 70: 289-315.
- Treu, R. e Emberlin, J. 2000. Pollen dispersal in the crops maize (*Zea mays*), oil seed rape (*Brassica napus*ssp. *oleifera*), potatoes (*Solanum tuberosum*), sugar beet (*Beta vulgaris* ssp. *vulgaris*) and wheat (*Triticum aestivum*). *Soil Association* 2: 144-149.
- Tufto, J., Engen, S. e Hindar, K. 1997. Stochastic dispersal process in plant population. *Theoretical and Applied Genetics* 28: 114-138.
- Van Schaik, P.H., Probst, A.H. 1958. Effects of some environmental factors on flower production and reproductive efficiency in soybeans. *Agronomy Journal* 50: 192-197.
- Walker, A. K., Cianzio, S. R., Bravo, J.A. 1979. Comparison of emasculation and non-emasculation for artificial hybridization of soybeans. *Crop Sci.* 19: 285-286.
- Weatherwax, p. 1955. Structure and development of reproductive organs. In: Sprague, G. F. (ed.). Corn and corn improvement. New York: Academic Press. p. 89-121.
- Weber, F.R., Hanson, P. 1961. Natural hybridization with and without ionizing radiation in soybeans. *Crop Sci.* 1: 389-392.
- Whitton, J., Wolf, D.E., Arias, D.M., Snow, A.A., Rieseberg, L.H. 1997. The persistence of cultivar alleles in wild populations of sunflowers generations after hybridization. *Theoretical and Applied Genetics* 95: 33-4
- Wilkes, H. G. 1977. Hybridization of maize and teosinte, in Mexico and Guatemala e the improvement of maize. *Economic Botany* 31: 254-293.
- Wohrmann, K., Tomiuk, J., Pollex, C. e Grimm, A. 1993. Evolutionsbiologische Risiken bei Freisetzungen genetisch veränderter Organismen in die Umwelt. Berlin: Bundesminister für Umwelt. 183p.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138.