

Franco Lorenzetti, Emidio Albertini, Luigi Frusciante,
Daniele Rosellini, Luigi Russi, Roberto Tuberosa,
Fabio Veronesi

Miglioramento genetico delle piante agrarie

1ª edizione: marzo 2018



© Copyright 2018 by «Edagricole - Edizioni Agricole di New Business Media srl»

via Eritrea 21 - 20157 Milano

I disegni alle pagine: 20, 28, 32, 33, 35, 36, 39, 40, 41, 114, 115, 117, 120, 128, 129, 131, 132, 133, 134, 144, 162, 189, 190, 191, 222, 231, 241, 253, 311 sono di Gabriele Peddes

Redazione: Piazza G. Galilei, 6 - 40123 Bologna

Vendite: tel. 051/6575833; fax 051/6575999

email: libri.edagricole@newbusinessmedia.it – www.edagricole.it

5509

Proprietà letteraria riservata - printed in Italy

La riproduzione con qualsiasi processo di duplicazione delle pubblicazioni tutelate dal diritto d'autore è vietata e penalmente perseguibile (art. II della legge 22 aprile 1941, n. 633). Quest'opera è protetta ai sensi della legge sul diritto d'autore e delle Convenzioni internazionali per la protezione del diritto d'autore (Convenzione di Berna, Convenzione di Ginevra). Nessuna parte di questa pubblicazione può quindi essere riprodotta, memorizzata o trasmessa con qualsiasi mezzo e in qualsiasi forma (fotomeccanica, fotocopia, elettronica, ecc.) senza l'autorizzazione scritta dell'editore. In ogni caso di riproduzione abusiva si procederà d'ufficio a norma di legge.

Realizzazione grafica: Emmegi Group, via F. Confalonieri, 36 – 20124 Milano

Impianti e stampa: Rotolito S.p.A. via Sondrio, 3 – 20096 Seggiano di Pioltello (MI)

Finito di stampare nel marzo 2018

ISBN 978-88-506-5509-0

Presentazione della seconda edizione

A distanza di 24 anni dalla pubblicazione della prima edizione, e diversi anni dopo la cessazione della ristampa, presentiamo la nuova edizione di un testo che ha avuto una notevole diffusione nelle Facoltà di Agraria italiane. È stato infatti per diversi anni l'unico manuale universitario sul miglioramento genetico delle piante agrarie in lingua italiana.

Ventitré anni sono quasi un'era geologica se si considera l'evoluzione delle tecnologie di analisi e di modificazione mirata del genoma delle piante coltivate. Queste tecnologie hanno messo a disposizione dei miglioratori strumenti e strategie supplementari per aumentare la variabilità genetica e l'efficienza della selezione. Il nuovo testo dedica a questi argomenti capitoli supplementari o molto ampliati come il capitolo 6 (Strumenti molecolari per la selezione, il capitolo 7 (Miglioramento genetico assistito e selezione genomica) ed il capitolo 13 (Trasformazione genetica e genome editing).

Resta però invariata la presentazione generale della materia: dopo un'introduzione (ampliata con un breve capitolo sulla domesticazione delle piante) si tratta dei sistemi riproduttivi e della struttura genetica delle popolazioni vegetali; delle basi genetiche della selezione (con l'aggiunta di appendici con esempi numerici sulla scomposizione della varianza fenotipica); di tutte le fonti di variabilità genetica; dei metodi di selezione; della legislazione sementiera e dell'industria della produzione delle sementi.

Un'aggiunta molto significativa è il capitolo 20 dedicato all'attualità del miglioramento genetico di specie rilevanti per l'Italia ed introdotto da un breve capitolo sugli obiettivi del miglioramento. In questo capitolo, esperti di enti pubblici e privati presentano sintesi sul miglioramento genetico di singole specie agrarie, fornendo agli studenti e ai tecnici un utilissimo "stato dell'arte" di primissima mano.

Come per la prima edizione, il nostro intento è quello di fornire uno strumento agile ed aggiornato per comprendere i fondamentali del miglioramento genetico delle piante, destinato ai tecnici e agli studenti delle lauree magistrali e triennali. Su queste basi potranno approfondire con la pratica un'attività che offre opportunità di lavoro gratificanti in tutto il mondo. Il miglioramento genetico delle piante, infatti, è un'attività che iniziò 10.000 anni fa e non si prevede che potrà mai cessare, specialmente di fronte al cambiamento ambientale in corso, che chiede piante coltivate con caratteristiche nuove, sempre più resistenti alle avversità e adatte ad un'agricoltura più produttiva e sostenibile, capace di fornire alimenti più nutritivi e salubri.

Ringraziamo tutto il personale dell'unità di ricerca di Genetica agraria e biotecnologie genetiche, Dipartimento di scienze agrarie, alimentari e ambientali, Università degli studi di Perugia, per aver contribuito a questo lavoro con il dibattito scientifico e l'attività didattica di 50 anni. Un ringraziamento particolare agli autori della parte speciale, che generosamente hanno dedicato parte del loro tempo alla presentazione dell'attualità pratica, di aspetti storici e di tendenze del miglioramento.

Gli Autori

Presentazione della prima edizione (1994)

Solo a partire dal 1982 il Miglioramento Genetico delle Piante Agrarie ha trovato adeguata collocazione nell'ambito degli studi agrari universitari. La trattazione di questa disciplina non può tendere, nel quadro di un regolare corso degli studi, a creare dei miglioratori genetici vegetali. Il fine ultimo è viceversa quello di formare laureati che, all'occorrenza, possano specializzarsi nel settore e che, sempre, siano in grado di valutare e utilizzare quanto il miglioramento, attraverso la costituzione varietale e la produzione delle relative sementi, mette a disposizione. Non si può dimenticare infatti che il lavoro di miglioramento genetico delle piante agrarie va trasferito nel seme; se questo non accade, tale lavoro rimane sterile. Il testo che si propone è stato organizzato in modo tale da fornire agli studenti una guida snella per la loro preparazione. Esso considera prima i sistemi riproduttivi delle piante e la variabilità genetica naturale e poi introduce tutte le tecniche, anche più moderne, volte a incrementare la variabilità che è alla base della costituzione varietale. Nella parte finale vengono considerati gli aspetti della costituzione varietale e della produzione delle sementi. La successione dei temi trattati è originale rispetto a quella presente in altri testi già disponibili sul mercato sia nazionale che internazionale e consente di fornire un quadro unitario dell'intera materia. Nella maggior parte dei casi i testi attualmente presenti sul mercato si concludono con capitoli riservati alle "Tecniche speciali di miglioramento" (poliploidizzazione, mutagenesi, ingegneria genetica e cromosomica, eccetera). Qui si è ritenuto che tutte le tecniche disponibili concorrano a predisporre il materiale di base per la costituzione di varietà che rappresentano il fine ultimo del miglioramento. Nella impostazione del testo si è tenuto conto sia dell'esperienza didattica che dei suggerimenti degli studenti. Ciò vale in particolare per il capitolo 10 ("Fondamenti genetici del lavoro di selezione") che presenta i disegni sperimentali e i modelli più comuni utilizzati nella scomposizione della varianza fenotipica che, per esperienza didattica, risultano essere di particolare difficoltà per gli studenti.

Il testo è rivolto fondamentalmente agli studenti delle Facoltà di Agraria, ma il modo piano e agevole con cui è stato preparato lo rende facilmente consultabile anche da tutti i tecnici agricoli che desiderino aggiornarsi sui problemi della costituzione varietale e degli aspetti genetici della produzione delle sementi. Desideriamo ringraziare i Prof. Mario Marte e Paolo Montalbini e il Dott. Roberto Buonauro, dell'Istituto di Patologia vegetale dell'Università degli studi di Perugia, per il sostegno dato nella stesura di parte del capitolo 11 ("Selezione per caratteri dipendenti dall'interazione di due sistemi genetici"), i Prof. Egizia Falistocco e Valeria Negri e i Dott. Gianni Barcaccia, Mario Pezzotti e Daniele Rosellini, dell'Istituto di Miglioramento genetico vegetale dell'Università degli Studi di Perugia, per la collaborazione fornitaci nello sviluppo del testo nel suo complesso. Un particolare ringraziamento va al Prof. Carlo Tomassini, del Dipartimento di Agrobiologia e Agrochimica dell'Università degli Studi della Tuscia, per il prezioso contributo e per i suggerimenti dati nel corso della stesura e rilettura dell'opera. Infine ringraziamo il personale tutto dell'Istituto di Miglioramento genetico vegetale dell'Università degli Studi di Perugia senza il cui continuo supporto non sarebbe stato possibile giungere alla conclusione del lavoro.

**Franco Lorenzetti
Mario Falcinelli
Fabio Veronesi**

Hanno collaborato

Andrea Allavena

CREA Consiglio per la ricerca e in agricoltura e l'analisi dell'economia agraria, Istituto per la floricoltura, Sanremo

Giovanna Attene

Dipartimento di Agraria, Università degli Studi di Sassari

Gianni Barcaccia

Dipartimento Agronomia Animali Alimenti Risorse Naturali e Ambiente, Università degli Studi di Padova

Enrico Biancardi

Stazione Sperimentale di Bieticoltura, Rovigo

Antonio Blanco

Dipartimento di Biologia e Chimica Agro-Forestale ed Ambientale, Università degli Studi di Bari "Aldo Moro"

Ferdinando Branca

Dipartimento di Agricoltura, Alimentazione e Ambiente, Università degli Studi di Catania

Franco Capocasa

Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari ed Ambientali, Università Politecnica delle Marche

Domenico Carputo

Dipartimento di Agraria, Università degli Studi di Napoli "Federico II"

Andrea Cavallini

Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari e Agro-ambientali, Università degli Studi di Pisa

Sergio Conti

Università degli Studi di Bologna

Antonio di Matteo

Dipartimento di Agraria, Università degli Studi di Napoli "Federico II"

Elisabetta Frascaroli

Dipartimento di Scienze Agrarie, Alma Mater Studiorum Università di Bologna

Agata Gadaleta

Dipartimento di Scienze Agro Ambientali e Territoriali, Università degli Studi di Bari "Aldo Moro"

Hanno collaborato

Gianpaolo Grassi

CREA-CIN, Consiglio per la ricerca e in agricoltura e l'analisi dell'economia agraria, Azienda sperimentale di Rovigo

Elen Jones-Evans

Monsanto Agricoltura Italia, Latina

Pierangelo Landi

(Già) Dipartimento di Scienze Agrarie, Alma Mater Studiorum Università di Bologna

Sergio Lanteri

Dipartimento di Scienze Agrarie, Forestali e Alimentari, Università degli Studi di Torino

Marina Laura

CREA Consiglio per la ricerca e in agricoltura e l'analisi dell'economia agraria, Istituto per la floricoltura, Sanremo

Carlo Lorenzoni

(Già) Università Cattolica del Sacro Cuore, Piacenza

Elisabetta Lupotto

CREA – Consiglio per la ricerca in agricoltura e l'analisi dell'economia agraria

Tommaso Maggiore

(già) Università degli Studi di Milano

Giuseppe Mandolino

CREA-CIN, Consiglio per la ricerca e in agricoltura e l'analisi dell'economia agraria, Centro di ricerca per la cerealicoltura e le colture industriali, Bologna

Andrea Mazzucato

Dipartimento di Scienze Agrarie e Forestali, Università degli Studi della Tuscia

Bruno Mezzetti

Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari ed Ambientali, Università Politecnica delle Marche

Maurizio Micheli

Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari ed Ambientali, Università degli Studi di Perugia

Marco Napolitano

Monsanto Agricoltura Italia, Latina

Nicola Pecchioni

CREA – Centro di Ricerca per la Cerealicoltura di Foggia

Claudio Pugliesi

Dipartimento di Scienze Agrarie, Alimentari e Agro-ambientali, Università degli Studi di Pisa

Paolo Ranalli

(Già) direttore del Dipartimento di trasformazione e valorizzazione dei prodotti agro-industriali di dipartimento del Consiglio per la Ricerca e la Sperimentazione in Agricoltura

Domenico Rau

Dipartimento di Agraria, Università degli Studi di Sassari

Stefano Ravaglia

Società Italiana Sementi, Responsabile Ricerca e Sviluppo

Giuseppe Reforgiato Recupero

CREA-ACM, Consiglio per la ricerca e in agricoltura e l'analisi dell'economia agraria, Centro di ricerca per l'agrumicoltura e le colture mediterranee, Acireale

Giuseppe Leonardo Rotino

CREA-ORT, Consiglio per la ricerca e in agricoltura e l'analisi dell'economia agraria, Unità di Ricerca per l'Orticoltura, Montanaso Lombardo (LO)

Eddo Rugini

Dipartimento di Scienze Agrarie e Forestali, Università degli Studi della Tuscia

Sergio Salvi

Biologo, ricercatore in genetica, biografo di Nazareno Strampelli

Silvio Salvi

Dipartimento di Scienze Agrarie, Alma Mater Studiorum Università di Bologna

Silviero Sansavini

Dipartimento di Scienze Agrarie, Alma Mater Studiorum Università di Bologna

Alessandro Schiappa

Enza Zaden Italia research, Tarquinia

Cristian Silvestri

Dipartimento di Scienze Agrarie e Forestali, Università degli Studi della Tuscia

Antonio Michele Stanca

Unione Nazionale delle Accademie per le Scienze Applicate allo Sviluppo dell'Agricoltura, alla Sicurezza Alimentare ed alla Tutela Ambientale (UNASA) – Università di Modena-Reggio Emilia

Piergiorgio Stevanato

Dipartimento di Agronomia Animali Alimenti Risorse Naturali Ambiente (DAFNAE), Università degli Studi di Padova

Raffaele Testolin

Dipartimento di Scienze agrarie e ambientali, Università degli Studi di Udine

Laura Toppino

CREA-ORT, Consiglio per la ricerca e in agricoltura e l'analisi dell'economia agraria, Unità di Ricerca per l'Orticoltura, Montanaso Lombardo (LO)

Renzo Torricelli

Dipartimento di Scienze Agrarie Alimentari e Ambientali, Università degli Studi di Perugia

Pasquale Tripodi

CREA-ORT, Consiglio per la ricerca in agricoltura e l'analisi dell'economia agraria, Centro di ricerca per l'orticoltura, Pontecagnano Faiano (SA)

Ignazio Verde

CREA-Fru, Consiglio per la ricerca in agricoltura e l'analisi dell'economia agraria, Centro di ricerca per la frutticoltura, Roma

Indice generale

PARTE GENERALE

Sezione 1 - Introduzione

1.	Il miglioramento genetico delle piante agrarie e il suo ruolo nell'agricoltura	Pag.	3
1.1	Introduzione	"	3
1.2	Dalla domesticazione delle piante alla nascita della genetica	"	3
1.3	Gli strumenti genetici al servizio del miglioramento dopo la nascita della genetica	"	7
1.4	La varietà coltivata	"	8
1.5	Miglioramento genetico e progresso dell'agricoltura	"	9
1.6	Il miglioratore di piante agrarie (<i>plant breeder</i>)	"	12
1.7	Il miglioramento genetico delle piante nell'insegnamento universitario	"	13
1.8	Dal miglioramento genetico al seme	"	13
2.	La domesticazione delle piante	"	15
2.1	L'archeologia studia l'origine delle piante coltivate	"	15
2.2	Dalle piante selvatiche alle piante domesticate	"	17
2.3	I caratteri delle piante domesticate	"	17
2.3.1	Perdita o attenuazione della disseminazione	"	17
2.3.2	Perdita o attenuazione della dormienza	"	19
2.3.3	Cambiamenti nel sistema riproduttivo	"	19
2.3.4	Aumento della dimensione del seme e gigantismo	"	20
2.3.5	Abito di crescita compatto	"	21
2.4	La domesticazione delle specie il cui prodotto non è il seme	"	21
2.5	Le piante trasformate dalla domesticazione e la loro variabilità	"	22
2.6	Conclusione: la domesticazione come base del miglioramento genetico moderno	"	23

Sezione 2 - Basi biologiche e genetiche del miglioramento genetico

3.	Sistemi riproduttivi e propagazione delle piante coltivate	"	27
3.1	I sistemi riproduttivi delle piante coltivate	"	27
3.2	Specie a propagazione sessuale o gamica	"	27
3.2.1	Autogamia e allogamia	"	27
3.2.2	Monoicismo, dioicismo, fecondazione	"	27
3.2.3	Strutture fiorali di specie autogame	"	35
3.2.4	Strutture fiorali di specie allogame	"	35
3.2.5	Meccanismi genetici che interagiscono con le strutture fiorali	"	37
	3.2.5.1 Incompatibilità e controllo molecolare delle reazioni di incompatibilità	"	37
	3.2.5.2 Maschiosterilità	"	40
3.3	Specie a propagazione asessuale o vegetativa o agamica	"	41

Indice generale

3.3.1	Apomissia	Pag.	42
3.4	Verifica sperimentale del sistema riproduttivo	"	44
3.4.1	Determinazione della quota di incrocio naturale con l'impiego di marcatori	"	44
4.	Struttura genetica delle popolazioni vegetali	"	47
4.1	Struttura genetica delle popolazioni di piante a propagazione vegetativa	"	47
4.2	Struttura genetica delle popolazioni di piante autogame	"	47
4.2.1	Le fonti della variabilità genetica nelle piante autogame	"	49
4.2.1.1	Mutazioni spontanee	"	49
4.2.1.2	Incrocio occasionale	"	50
4.2.2	Vantaggio degli eterozigoti	"	50
4.2.3	Effetti dell'autofecondazione controllata	"	52
4.2.4	Evoluzione delle piante autogame	"	53
4.3	Struttura genetica delle popolazioni di piante allogame	"	53
4.3.1	Variabilità tra popolazioni	"	54
4.3.2	Variabilità entro popolazioni	"	55
4.3.3	Evoluzione delle piante allogame	"	56
4.3.4	Depressione da <i>inbreeding</i> ed eterosi	"	57
4.3.4.1	Teorie genetiche sulla depressione da <i>inbreeding</i> e l'eterosi	"	58
5.	Fondamenti genetici della selezione	"	63
5.1	Introduzione	"	63
5.2	La selezione per caratteri monogenici	"	64
5.3	La selezione per caratteri poligenici e il concetto di ereditabilità	"	65
5.4	Introduzione ai modelli statistici di interpretazione genetica	"	65
5.5	Il ruolo dei geni e dell'ambiente nella determinazione del fenotipo	"	67
5.6	Determinazione delle quote di variabilità dovute a cause genetiche e ambientali	"	70
5.6.1	Confronto tra popolazioni geneticamente variabili e popolazioni geneticamente uniformi	"	70
5.6.2	Le fonti della varianza genetica e il loro contributo alla varianza fenotipica	"	72
5.6.3	Modelli interpretativi	"	73
5.6.4	Disegni sperimentali per determinare la natura della variabilità	"	76
5.6.4.1	Incroci tra linee pure	"	76
5.6.4.2	Incrocio tra individui tratti da popolazioni in equilibrio Hardy-Weinberg	"	79
5.6.4.3	Progenie biparentali	"	80
5.6.4.4	North Carolina Designs	"	81
5.6.4.5	Incroci diallelici	"	82
5.7.	Possibilità e limiti genetici della selezione	"	85
5.7.1	Le risposte alla selezione in funzione del tipo di controllo genetico dei caratteri	"	85
5.7.1.1	Risposta iniziale rapida seguita da un lungo periodo di risposta lenta	"	85
5.7.1.2	Risposta lenta e continua per un lungo periodo	"	86
5.7.1.3	Risposta lenta fino a raggiungere un valore limite	"	87
5.7.1.4	Risposta limitata o nulla	"	87
5.7.1.5	Risposta iniziale rapida fino ad un valore limite che si mantiene stabile per alcune generazioni e successiva nuova risposta fino ad un altro valore limite ..	"	87
5.7.1.6	Risposte asimmetriche	"	88
5.7.2	Selezione contemporanea per più caratteri: risposta correlata e indici di selezione ..	"	89
5.7.3	Selezione per più ambienti: interazione Genotipo-Ambiente	"	90
Appendice 5A	Analisi della varianza per la scomposizione della varianza fenotipica e il calcolo dell'ereditabilità	"	101
Appendice 5B	Scomposizione della varianza genetica nella componente additiva e di dominanza ..	"	105
Appendice 5C	Regressione progenie-genitori	"	107
Appendice 5D	ANOVA di un esperimento che adotta il North Carolina Design I	"	111

6.	Strumenti molecolari per la selezione	Pag. 113
6.1	Marcatori molecolari	" 113
6.1.1	<i>Southern blot hybridization</i>	" 113
6.1.2	Reazione a catena della polimerasi	" 114
6.1.3	RFLP	" 117
6.1.4	AFLP	" 118
6.1.5	Microsatelliti o SSR	" 120
6.1.6	SNP – Polimorfismi per nucleotide singolo	" 121
6.2	Sequenziamento del DNA	" 125
6.2.1	Sequenziamento di prima generazione: il metodo Sanger	" 125
6.2.2	Tecniche di sequenziamento di nuova generazione	" 127
6.2.2.1	Pirosequenziamento	" 127
6.2.2.2	Sequenziamento tramite semiconduttore "Ion Torrent"	" 130
6.2.2.3	Sequenziamento "Illumina"	" 130
6.2.2.4	Sequenziamento Pacific Biosciences "SMART"	" 132
6.2.2.5	Sequenziamento su nanopori	" 132
6.2.3	Applicazioni del sequenziamento di nuova generazione	" 134
6.2.3.1	Analisi dell'intero genoma (<i>genome-wide</i>) basati su NGS	" 134
6.3	Sequenziamento dei genomi	" 136
7.	Miglioramento genetico assistito e selezione genomica	
	(Silvio Salvi, Elisabetta Frascaroli, Pierangelo Landi, Roberto Tuberosa)	" 137
7.1	Costruzione di mappe genetiche e mappaggio di geni QTL	" 137
7.1.1	Popolazioni sperimentali	" 140
7.1.2	Costruzione di mappe e mappaggio di geni tramite <i>linkage</i>	" 142
7.1.3	Mappaggio di geni tramite <i>association mapping</i>	" 143
7.2	Mappaggio di QTL	" 143
7.2.1	Mappaggio di QTL per <i>linkage</i>	" 145
7.2.1.1	Metodi di analisi	" 147
7.2.2	Mappaggio di QTL tramite associazione	" 150
7.2.3	Metodi di analisi	" 151
7.2.4	Pregi e difetti dei diversi metodi di analisi QTL	" 155
7.3	Selezione assistita da marcatori	" 155
7.3.1	Introduzione	" 155
7.3.2	MAS per loci ad effetto maggiore	" 156
7.3.2.1	MABC (<i>Marker-Assisted Backcross</i>)	" 156
7.3.2.2	MARS (<i>Marker-Assisted Recurred Selection</i>)	" 157
7.3.3	Selezione genomica	" 159
7.3.3.1	Definizione del modello predittivo	" 159
7.3.3.2	Applicazione della selezione genomica	" 161
8.	Le risorse genetiche vegetali (Luigi Frusciante e Antonio di Matteo)	" 169
8.1	Introduzione	" 169
8.2	Le risorse genetiche vegetali ed il miglioramento genetico delle piante	" 170
8.3	Le specie selvatiche come risorsa genetica	" 173
8.4	Erosione genetica	" 175
8.5	Salvaguardia delle risorse genetiche	" 177
8.5.1	Conservazione <i>ex situ</i>	" 177
8.5.2	Conservazione <i>in situ</i> e in azienda	" 177
8.6	Organizzazione e gestione di spedizioni per la raccolta del germoplasma	" 177
8.7	Conservazione dei semi	" 179
8.8	Conservazione di materiale diverso dal seme	" 180
8.8.1	Conservazione in campo	" 180
8.8.2	Conservazione <i>in vitro</i>	" 180
8.8.3	Crioconservazione	" 180

Indice generale

8.8.4	Conservazione del polline	Pag. 180
8.8.5	Conservazione di DNA	" 180
8.9	Limiti all'uso delle RGV	" 181
8.10	<i>Pre-breeding</i>	" 181
9.	Controllo dell'autoimpollinazione e dell'incrocio	" 185
9.1	Autoimpollinazione controllata	" 185
9.2	Ibridazione intraspecifica	" 186
9.2.1	Isolamento	" 187
9.2.2	Impollinazione	" 187
9.2.3	Incrocio manuale	" 187
9.2.4	Il polline e i problemi della sua conservazione e trasporto	" 188
9.3	Ibridazione interspecifica	" 191
9.3.1	Incompatibilità tra specie	" 192
9.3.2	Superamento delle barriere di incompatibilità	" 192
9.3.2.1	Individuazione di genotipi adatti	" 192
9.3.2.2	Individuazione di una specie ponte	" 192
9.3.2.3	Modificazione dei livelli di ploidia	" 192
9.3.2.4	Impiego di tipi autoincompatibili o maschiosterili	" 193
9.3.2.5	Ibridazione somatica	" 193
9.4	Uso degli ibridi interspecifici	" 193
9.4.1	La sterilità degli ibridi interspecifici	" 194
9.4.2	Segregazione negli ibridi interspecifici	" 195
10.	Manipolazione del livello di ploidia	" 197
10.1	Introduzione	" 197
10.2	Induzione ed effetti della aploidia	" 198
10.3	Gli aploidi raddoppiati nel miglioramento genetico	" 200
10.4	Origine dei poliploidi naturali	" 200
10.5	Induzione della poliploidia	" 204
10.6	Effetti fenotipici della poliploidia	" 204
10.6.1	Autopoliploidia	" 204
10.6.2	Allopoliploidia	" 204
10.7	Effetti citogenetici della poliploidia	" 205
10.7.1	Allopoliploidi	" 205
10.7.2	Autopoliploidi	" 206
10.8	Effetti della poliploidia sull'eredità	" 206
10.9	Effetti della poliploidia sulla funzione ed espressione dei geni	" 206
10.10	Effetti della poliploidia sull'eterosi e sulla struttura genetica delle popolazioni	" 210
10.10.1	Allopoliploidi	" 210
10.10.2	Autopoliploidi	" 210
10.11	Utilizzazione dei poliploidi indotti	" 211
10.11.1	Autopoliploidi indotti	" 212
10.11.2	Allopoliploidi indotti	" 212
11.	Colture <i>in vitro</i> per il miglioramento genetico	" 217
11.1	Introduzione	" 217
11.2	Micropropagazione e seme sintetico	" 218
11.3	Risanamento	" 218
11.4	Rigenerazione	" 218
11.5	Coltura di cellule in sospensione	" 221
11.6	Colture <i>in vitro</i> per l'ibridazione interspecifica	" 222
11.7	Variabilità somaclonale e selezione <i>in vitro</i>	" 223
11.8	Ottenimento di aploidi e omozigoti	" 224

12. Mutagenesi	Pag. 225
12.1 Mutazioni spontanee e indotte	" 225
12.2 Mutagenesi per scoprire la funzione dei geni	" 226
12.3 Mutagenesi per creare variabilità genetica	" 226
12.4 Mutageni fisici	" 227
12.4.1 Luce ultravioletta	" 227
12.4.2 Raggi X	" 227
12.4.3 Neutroni veloci	" 227
12.4.4 Particelle α e β	" 227
12.4.5 Raggi γ	" 227
12.5 Mutageni chimici	" 228
12.6 TILLING	" 228
12.7 Mutagenesi inserzionale e sito-specifica	" 232
12.8 Chimerismo e uso dei mutanti	" 232
13. Trasformazione genetica e genome editing	" 237
13.1 La trasformazione genetica per il miglioramento delle piante	" 237
13.2 Costrutti genici	" 237
13.2.1 Sequenza codificante	" 238
13.2.2 Sequenza di indirizzo	" 238
13.2.3 Promotore	" 238
13.2.4 Terminatore	" 239
13.2.5 Gene marcatore per la selezione (GMS)	" 239
13.2.6 Geni reporter	" 239
13.3 Trasformazione genetica delle piante	" 240
13.3.1 <i>Agrobacterium tumefaciens</i>	" 240
13.3.2 Trasformazione delle cellule vegetali mediata da <i>A. tumefaciens</i>	" 242
13.3.3 Altri batteri	" 243
13.3.4 Trasformazione diretta	" 243
13.3.5 Rigenerazione e caratterizzazione delle piante transgeniche	" 244
13.4 Espressione transiente	" 244
13.5 Trasformazione del genoma dei plastidi	" 246
13.6 Tendenze e tecniche nuove di ingegneria genetica delle piante	" 247
13.6.1 Precisione del sito di integrazione	" 247
13.6.2 Cisgenesi e intragenesi	" 247
13.6.3 Eliminazione di sequenze inserite non necessarie	" 249
13.6.4 Mutagenesi sito-specifica e <i>genome editing</i>	" 249
13.7 Miglioramento genetico con i transgeni	" 254
13.8 Valutazione della sicurezza delle piante transgeniche	" 259
13.8.1 Sicurezza alimentare e ambientale	" 259
13.8.2 Effetti imprevisti dell'integrazione	" 260
13.8.3 Brevettazione e diritti del costituente	" 261
13.8.4 Coesistenza tra coltivazioni di varietà GM e non GM	" 261
13.8.5 Controllo della contaminazione e del flusso genico	" 261
13.8.6 Piani di coesistenza	" 265

Sezione 3 - Metodi di miglioramento e costituzione varietale

14. I metodi di miglioramento genetico delle specie prevalentemente autogame	" 269
14.1 Introduzione	" 269
14.2 Selezione entro popolazioni naturali	" 269
14.2.1 Selezione massale	" 270
14.2.2 Selezione per linea pura (genealogica o individuale)	" 271
14.2.2.1 Fase 1	" 271

Indice generale

	14.2.2.2 Fase 2	Pag. 271
	14.2.2.3 Fase 3	" 271
14.2.3	Il ruolo della selezione massale e della selezione per linea pura nel miglioramento genetico delle specie autogame	" 272
14.3	Selezione entro popolazioni costituite dall'uomo	" 273
14.3.1	Metodo pedigree	" 273
	14.3.1.1 Procedimenti	" 275
	14.3.1.2 Valutazione finale delle linee	" 277
	14.3.1.3 Limiti e potenzialità del metodo pedigree	" 277
14.3.2	Metodo della discendenza da un seme per pianta (<i>Single Seed Descent; SSD</i>)	" 277
14.3.3	Metodo per popolazione riunita (<i>bulk population</i>)	" 278
	14.3.3.1 Selezione naturale e sopravvivenza nelle popolazioni riunite	" 279
	14.3.3.2 La selezione artificiale nelle popolazioni riunite	" 281
	14.3.3.3 Durata del periodo di popolazione riunita	" 281
14.3.4	Metodo per popolazione riunita/pedigree	" 282
14.3.5	Reincrocio	" 282
	14.3.5.1 Scelta dei genitori	" 284
	14.3.5.2 Numero dei reincroci	" 284
	14.3.5.3 Miglioramento genetico per gradi	" 284
	14.3.5.4 Il reincrocio per costituire varietà multilinee	" 284
14.3.6	Metodo reincrocio-pedigree	" 285
15.	Metodi di miglioramento genetico delle specie prevalentemente allogame	" 287
15.1	Introduzione	" 287
15.2	Attitudini alla combinazione generale e specifica e loro valutazione: le prove di progenie ...	" 287
	15.2.1 Progenie da autofecondazione	" 288
	15.2.2 Progenie da impollinazione libera	" 288
	15.2.3 Progenie da incrocio linea o clone × varietà (<i>testcross</i> o <i>topcross</i>)	" 288
	15.2.4 Progenie da polincrocio (<i>polycross</i>)	" 289
	15.2.5 Progenie da incrocio semplice (<i>single cross</i>)	" 290
15.3	Le popolazioni di base per il miglioramento genetico delle piante allogame	" 290
	15.3.1 Gli ecotipi e le varietà locali	" 290
	15.3.2 Le popolazioni di base migliorate mediante selezione ricorrente	" 291
	15.3.2.1 Selezione ricorrente semplice	" 292
	15.3.2.2 Selezione ricorrente per l'attitudine alla combinazione generale (ACG)	" 293
	15.3.2.3 Selezione ricorrente per l'attitudine alla combinazione specifica (ACS)	" 294
	15.3.2.4 Selezione ricorrente reciproca	" 294
	15.3.2.5 La selezione ricorrente nelle piante poliennali che si possono propagare vegetativamente	" 295
15.4	La costituzione varietale nelle specie allogame	" 295
	15.4.1 Costituzione di varietà in equilibrio Hardy-Weinberg	" 296
	15.4.1.1 Selezione tra ecotipi	" 296
	15.4.1.2 Selezione massale	" 296
	15.4.1.3 Selezione fenotipica	" 296
	15.4.1.4 Miglioramento per linee	" 297
	15.4.2 Costituzione di varietà sintetiche	" 297
	15.4.2.1 Previsione del valore delle varietà sintetiche costituite a partire da linee <i>inbred</i>	" 299
	15.4.2.2 Il valore agronomico di sintetiche costituite con materiali eterozigoti	" 300
	15.4.3 Costituzione di ibridi commerciali (varietà ibride)	" 300
	15.4.3.1 Tipi di varietà ibride	" 301
	15.4.3.2 Selezione delle piante di base e gruppi eterotici	" 302
	15.4.3.3 Costituzione delle linee <i>inbred</i>	" 303
	15.4.3.4 Valutazione delle linee <i>inbred</i> per l'attitudine alla combinazione	" 303
	15.4.3.5 Previsione della produttività di un ibrido doppio	" 304

15.4.3.6	Produzione del seme per il commercio	Pag. 305
15.4.3.7	Gli ibridi in piante diverse dal mais	" 305
15.4.4	Reincrocio	" 307
16.	Metodi di miglioramento genetico delle specie a propagazione vegetativa	" 309
16.1	Introduzione	" 309
16.2	Struttura genetica delle varietà	" 309
16.3	Costituzione di nuove varietà	" 309
16.4	Mutagenesi nelle specie a propagazione vegetativa	" 310
16.5	Conservazione delle varietà	" 312
17.	Legislazione sementiera	" 313
17.1	Gli scopi della legislazione sementiera	" 313
17.2	Direttive Comunitarie, Leggi Nazionali e Regionali, Regolamenti	" 314
17.3	I diritti del costitutore e l'attività sementiera	" 315
17.4	Iscrizione al Registro Nazionale e al Catalogo Europeo delle Varietà	" 317
17.5	Sementi di specie orticole e materiali di propagazione di specie arboree da frutto	" 319
17.6	Norme relative alle sementi di piante geneticamente modificate	" 321
17.7	Norme relative alla salvaguardia delle risorse genetiche delle piante	" 321
18.	Dal seme del costitutore al campo coltivato: la filiera sementiera	" 323
18.1	Introduzione	" 323
18.2	Il Registro Nazionale delle Varietà e il Catalogo Europeo delle Varietà: i requisiti per l'iscrizione	" 323
18.3	Selezione conservatrice	" 326
18.3.1	Selezione conservatrice delle varietà di specie a propagazione vegetativa	" 326
18.3.2	Selezione conservatrice delle varietà di specie autogame	" 326
18.3.3	Selezione conservatrice delle varietà di specie allogame	" 327
18.4	Dal seme del costitutore alla semente per il mercato: il processo di certificazione delle sementi	" 329
18.4.1	Categorie ufficiali di sementi	" 329
18.4.2	Modalità della certificazione	" 331
18.5	Produzione del seme	" 332
18.5.1	Produzione del seme delle varietà di specie autogame	" 332
18.5.2	Produzione del seme delle varietà di specie allogame	" 332
18.5.2.1	Isolamento	" 332
18.5.2.2	Produzione del seme degli ibridi commerciali	" 335
18.5.2.3	Produzione del seme delle varietà in equilibrio	" 337
19.	Obiettivi del miglioramento genetico	" 339
19.1	Introduzione	" 339
19.2	Fattori economici, sociali, politici	" 339
19.3	Produttività	" 340
19.4	Resistenze	" 340
19.5	Qualità dei prodotti	" 343
19.6	Obiettivo finale: il seme	" 344

PARTE SPECIALE

Sezione 4 - Colture

20.	Attualità del miglioramento genetico di specie rilevanti per l'agricoltura italiana	" 349
20.1	Cereali	" 349
20.1.1	Frumento tenero (Stefano Ravaglia)	" 349
20.1.1.1	La coltura	" 349

Indice generale

	20.1.1.2 Obiettivi del miglioramento	Pag. 349
	20.1.1.3 Tipi varietali	" 350
	20.1.1.4 Tendenze del miglioramento	" 350
20.1.2	Frumento duro (Agata Gadaleta, Antonio Blanco)	" 351
	20.1.2.1 La coltura	" 351
	20.1.2.2 Obiettivi del miglioramento	" 351
	20.1.2.3 Tipi varietali	" 352
	20.1.2.4 Tendenze del miglioramento	" 352
20.1.3	Orzo (Antonio Michele Stanca)	" 353
	20.1.3.1 La coltura	" 353
	20.1.3.2 Obiettivi del miglioramento	" 354
	20.1.3.3 Tipi varietali	" 354
	20.1.3.4 Tendenze del miglioramento	" 354
20.1.4	Mais (Tommaso Maggiore, Carlo Lorenzoni)	" 355
	20.1.4.1 La coltura	" 355
	20.1.4.2 Obiettivi del miglioramento	" 356
	20.1.4.3 Tipi varietali	" 356
	20.1.4.4 Tendenze del miglioramento	" 356
20.1.5	Riso (Elisabetta Lupotto)	" 357
	20.1.5.1 La coltura	" 357
	20.1.5.2 Obiettivi del miglioramento	" 357
	20.1.5.3 Tipi varietali	" 357
	20.1.5.4 Tendenze del miglioramento	" 358
20.2	Leguminose da granella	" 359
20.2.1	Pisello da industria (Paolo Ranalli)	" 359
	20.2.1.1 La coltura	" 359
	20.2.1.2 Obiettivi del miglioramento	" 359
	20.2.1.3 Tipi varietali	" 360
	20.2.1.4 Tendenze del miglioramento	" 360
20.2.2	Fagiolo comune (Giovanna Attene, Domenico Rau)	" 360
	20.2.2.1 La coltura	" 360
	20.2.2.2 Obiettivi del miglioramento	" 361
	20.2.2.3 Tipi varietali	" 362
	20.2.2.4 Tendenze del miglioramento	" 362
20.3	Colture industriali	" 362
20.3.1	Girasole (Andrea Cavallini e Claudio Pugliesi)	" 362
	20.3.1.1 La coltura	" 362
	20.3.1.2 Obiettivi del miglioramento	" 363
	20.3.1.3 Tipi varietali	" 363
	20.3.1.4 Tendenze del miglioramento	" 363
20.3.2	Barbabietola da zucchero (Enrico Biancardi, Piergiorgio Stevanato)	" 363
	20.3.2.1 La coltura	" 363
	20.3.2.2 Obiettivi del miglioramento	" 364
	20.3.2.3 Tipi varietali	" 365
	20.3.2.4 Tendenze del miglioramento	" 365
20.3.3	Canapa (Giuseppe Mandolino e Gianpaolo Grassi)	" 365
	20.3.3.1 La coltura	" 365
	20.3.3.2 Obiettivi del miglioramento	" 365
	20.3.3.3 Tipi varietali	" 366
	20.3.3.4 Tendenze del miglioramento	" 367
20.4	Foraggiere	" 367
20.4.1	Erba medica (Fabio Veronesi e Daniele Rosellini)	" 367
	20.4.1.1 La coltura	" 367
	20.4.1.2 Obiettivi del miglioramento	" 367
	20.4.1.3 Tipi varietali	" 368

	20.4.1.4 Tendenze del miglioramento	Pag. 368
20.5	Orticole	" 368
	20.5.1 Patata (Domenico Carputo)	" 368
	20.5.1.1 La coltura	" 368
	20.5.1.2 Obiettivi del miglioramento	" 369
	20.5.1.3 Tipi varietali	" 370
	20.5.1.4 Tendenze del miglioramento	" 370
	20.5.2 Peperone (Pasquale Tripodi)	" 370
	20.5.2.1 La coltura	" 370
	20.5.2.2 Obiettivi del miglioramento	" 370
	20.5.2.3 Tipi varietali	" 371
	20.5.2.4 Tendenze del miglioramento	" 371
	20.5.3 Melanzana (Giuseppe Leonardo Rotino e Laura Toppino)	" 372
	20.5.3.1 La coltura	" 372
	20.5.3.2 Obiettivi del miglioramento	" 372
	20.5.3.3 Tipi varietali	" 372
	20.5.3.4 Tendenze del miglioramento	" 372
	20.5.4 Pomodoro (Andrea Mazzucato)	" 374
	20.5.4.1 La coltura	" 374
	20.5.4.2 Obiettivi del miglioramento	" 374
	20.5.4.3 Tipi varietali	" 375
	20.5.4.4 Tendenze del miglioramento	" 375
	20.5.5 Cavolfiore e cavolo broccolo (Ferdinando Branca)	" 375
	20.5.5.1 La coltura	" 375
	20.5.5.2 Obiettivi del miglioramento	" 376
	20.5.5.3 Tipi varietali	" 376
	20.5.5.4 Tendenze del miglioramento	" 377
	20.5.6 Carciofo (Sergio Lanteri)	" 377
	20.5.6.1 La coltura	" 377
	20.5.6.2 Obiettivi del miglioramento	" 378
	20.5.6.3 Tipi varietali	" 378
	20.5.6.4 Tendenze del miglioramento	" 379
	20.5.7 Finocchio (Alessandro Schiappa)	" 379
	20.5.7.1 La coltura	" 379
	20.5.7.2 Obiettivi del miglioramento	" 379
	20.5.7.3 Tipi varietali	" 380
	20.5.7.4 Tendenze del miglioramento	" 380
	20.5.8 Lattughe (Alessandro Schiappa)	" 381
	20.5.8.1 La coltura	" 381
	20.5.8.2 Tipi varietali	" 381
	20.5.8.3 Obiettivi del miglioramento	" 381
	20.5.8.4 Tendenze del miglioramento	" 381
	20.5.9 Radicchio (Gianni Barcaccia)	" 382
	20.5.9.1 La coltura	" 382
	20.5.9.2 Obiettivi del miglioramento	" 383
	20.5.9.3 Tipi varietali	" 383
	20.5.9.4 Tendenze del miglioramento	" 384
	20.5.10 Melone (Elen Jones-Evans e Marco Napolitano)	" 384
	20.5.10.1 La coltura	" 384
	20.5.10.2 Obiettivi del miglioramento	" 384
	20.5.10.3 Tipi varietali	" 385
	20.5.10.4 Tendenze del miglioramento	" 385
	20.5.11 Fragola (Bruno Mezzetti e Franco Capocasa)	" 385
	20.5.11.1 La coltura	" 385
	20.5.11.2 Obiettivi del miglioramento	" 387

Indice generale

	20.5.11.3 Tipi varietali	Pag. 387
	20.5.11.4 Tendenze del miglioramento	" 387
20.6	Arboree da frutto	" 387
20.6.1	Vite (Raffaele Testolin)	" 387
	20.6.1.1 La coltura	" 387
	20.6.1.2 Obiettivi del miglioramento	" 388
	20.6.1.3 Tipi varietali	" 388
	20.6.1.4 Tendenze del miglioramento	" 389
20.6.2	Olivo (Eddo Rugini e Cristian Silvestri)	" 389
	20.6.2.1 La coltura	" 389
	20.6.2.2 Obiettivi del miglioramento	" 389
	20.6.2.3 Tipi varietali	" 389
	20.6.2.4 Tendenze del miglioramento	" 390
20.6.3	Melo (Silviero Sansavini)	" 391
	20.6.3.1 La coltura	" 391
	20.6.3.2 Obiettivi del miglioramento	" 391
	20.6.3.3 Tipi varietali	" 391
	20.6.3.4 Tendenze del miglioramento	" 392
20.6.4	Pesco (Ignazio Verde)	" 392
	20.6.4.1 La coltura	" 392
	20.6.4.2 Obiettivi del miglioramento	" 393
	20.6.4.3 Tipi varietali	" 393
	20.6.4.4 Tendenze del miglioramento	" 394
20.6.5	Arancio dolce (Giuseppe Reforgiato Recupero)	" 394
	20.6.5.1 La coltura	" 394
	20.6.5.2 Tipi varietali	" 394
	20.6.5.3 Obiettivi del miglioramento	" 395
	20.6.5.4 Tendenze del miglioramento	" 395
20.7	Piante da fiore	" 395
20.7.1	Anemone (Marina Laura e Andrea Allavena)	" 395
	20.7.1.1 La coltura	" 395
	20.7.1.2 Obiettivi del miglioramento	" 396
	20.7.1.3 Tipi varietali	" 397
	20.7.1.4 Tendenze del miglioramento	" 397
	Glossario	" 399
	Lecture consigliate	" 411
	Indice analitico	" 413

PARTE GENERALE
Sezione 1
Introduzione

1 Il miglioramento genetico delle piante agrarie e il suo ruolo nell'agricoltura

Il miglioramento genetico delle piante è iniziato in modo inconsapevole circa 10.000 anni fa ed è proseguito ininterrottamente fino ad oggi con gli strumenti sempre più sofisticati messi a punto dall'intelligenza dell'uomo.

Oggi il miglioramento genetico mette a disposizione degli agricoltori varietà coltivate incomparabilmente più produttive di quelle di un tempo per la produzione di alimenti, fibre, farmaci, combustibili, varietà di piante ornamentali e per la protezione dell'ambiente. Il miglioramento genetico è una disciplina di insegnamento universitario ed è alla base di una industria molto sviluppata che mette a frutto le conoscenze più avanzate della genetica e della genomica, affiancandole ai metodi classici dell'incrocio e della selezione.

1.1 Introduzione

Il miglioramento genetico delle piante agrarie (in inglese *plant breeding*) è stato definito come:

- l'arte di discernere differenze economicamente importanti nel materiale vegetale per selezionare e poi moltiplicare i tipi migliori;
- la manipolazione della variabilità per indirizzare la composizione delle popolazioni delle piante coltivate verso un dato obiettivo;
- l'arte e la scienza di cambiare e migliorare le piante nel corso delle generazioni.

L'arte (quella dell'artigiano, non quella dell'artista) consiste nel saper individuare nelle piante differenze per caratteri di valore economico; la scienza, che fornisce sempre nuovi strumenti all'arte, consiste nell'insieme delle conoscenze che permettono sia di caratterizzare le differenze osservate, sia di accumulare le caratteristiche desiderate nelle varietà

coltivate (in inglese *cultivated varieties*, abbreviato *cultivar*).

Il miglioramento delle piante ha avuto inizio con l'abbandono graduale da parte dell'uomo dell'attività di cacciatore e raccoglitore nomade per intraprendere quella di produttore di cibo per mezzo dell'agricoltura, ed è pertanto vecchio quanto l'agricoltura stessa.

1.2 Dalla domesticazione delle piante alla nascita della genetica

I cambiamenti della vita dell'uomo durante il Neolitico (il periodo più recente dell'età preistorica della pietra, il cui inizio si colloca intorno a 9.500 anni a.C.) hanno avuto profonde conseguenze sulla civiltà, tanto che il famoso archeologo australiano V.C. Childe ha parlato di "rivoluzione neolitica". Col termine "rivoluzione" non si fa tuttavia riferimento ad un processo breve, ma realizzato nel corso di secoli. In quel periodo ha avuto luogo la "domesticazione" delle piante, una "trasformazione genetica" che le ha fatte passare da selvatiche a coltivate. Alla fine del processo di domesticazione esse avevano perduto i caratteri fondamentali per la sopravvivenza nelle condizioni naturali (come la disseminazione e la dormienza dei semi) e avevano acquisito i caratteri utili all'uomo (come le maggiori dimensioni di frutti e semi, l'uniformità nella germinazione e nello sviluppo, l'appetibilità e il valore nutritivo). A questa iniziale profonda trasformazione delle piante da parte dell'uomo è dedicato il capitolo 2.

Il cammino delle conoscenze necessarie per arrivare ad un miglioramento genetico consapevole è proseguito successivamente, ancora per molto tempo, in modo del tutto empirico. Si ha così notizia che gli

1. Il miglioramento genetico delle piante agrarie e il suo ruolo nell'agricoltura

Assiro-Babilonesi, già nel 700 a.C. impollinavano artificialmente la palma da datteri senza nulla conoscere del sesso delle piante. La palma da datteri è pianta dioica e l'operazione consisteva nel trasportare parti recise (che oggi sappiamo essere le infiorescenze maschili) di certe piante vicino ad altre di diverso tipo (che oggi sappiamo essere piante femminili) determinando nel contempo, mediante scuotimento, il distacco e la diffusione di una nube di polline. Così facendo veniva facilitata l'allegagione e quindi la produzione.

L'esistenza del sesso nelle piante è stata dimostrata solo con la pubblicazione della celebre *De sexu plantarum epistola* di Camerarius, nel 1694. Linneo ha forse visto, nel 1760, i tubi pollinici, ma pensa-

va all'esistenza di un'"aura fecondante"; il primo a scoprire il tubo pollinico è stato Amici nel 1824, ma bisogna arrivare a Strasburger (1877) per intendere il processo di fecondazione e di formazione dello zigote così come lo intendiamo oggi.

Un passaggio molto importante nella storia del miglioramento genetico si realizza con la costituzione di varietà coltivate, di cereali (frumento, avena), spesso di notevole e durevole successo, a partire da piante singole. Durante il corso del 1800 operavano in tal modo Le Couter, nell'isola di Jersey, Shireff in Scozia, Hallett a Brighton, Nilsson in Svezia. In Italia, Francesco Todaro (Scheda 1.1) costituiva varietà con questi principi all'inizio del 1900.

FRANCESCO TODARO

SCHEDA 1.1

Sergio Conti



Francesco Todaro (Cortale 1864 – Roma 1950) deve essere annoverato, per i contributi al miglioramento varietale e per l'attività di didatta e organizzativa della ricerca nel settore sementiero, tra i protagonisti del rinnovamento agricolo del XX secolo.

Laureato in Agraria iniziò la vita di insegnante e di ricercatore in istituti tecnici e presso la Stazione Agraria Sperimentale di Modena. Chiamato nel 1902 alla Scuola Superiore di Agraria dell'Università di Bologna come incaricato dell'insegnamento di Agricoltura, di cui divenne titolare della cattedra dal 1904, vi aprì il Laboratorio per il controllo e il commercio delle sementi (oggi ancora attivo con il nome di Laboratorio di ricerca e analisi sementi); il crescente movimento commerciale delle sementi ne rende-

va, infatti, necessario un controllo per la tutela dell'agricoltore dal pericolo di frodi.

Il clima di innovazione tecnica che caratterizzava in quel periodo l'agricoltura italiana, ed in particolare quella emiliano-romagnola, rappresentò il contesto economico su cui si sviluppò l'opera di Todaro per il miglioramento delle varietà di cereali ed in particolare di frumento che, se lasciate a lungo ad una moltiplicazione incontrollata, divenivano inadeguate alle esigenze degli agricoltori. La strategia di intervento da lui applicata era imperniata sul miglioramento del materiale esistente piuttosto che sulla creazione di nuove combinazioni genetiche; una scelta questa dettata dalla variabilità genetica presente nelle varietà allora coltivate e che trovava riscontro con quanto veniva attuato all'epoca dai miglioratori nord-europei. Dopo una prima esperienza di selezione massale, avviata nel periodo modenese, i cui risultati definì negativi, avviò nel 1908, con diverso approccio metodologico, un ampio lavoro di selezione su varietà diffuse nella pianura bolognese o introdotte: Rieti, Cologna veneta, Gentilrosso, Ibrido inallettabile, per citarne alcune. Il metodo adottato, basato sulla

SEGUE SCHEDA 1.1

selezione su discendenze separate di piante singole (oggi definito come selezione per linea pura), aveva per guida, come sottolineava, le direttive fondamentali seguite da tempo e con successo presso la stazione sperimentale svedese di Svalöf.

Le caratteristiche prese in considerazione durante le varie fasi di selezione riguardavano, nel frumento, la suscettibilità alle ruggini e all'allettamento, la lunghezza del ciclo, e la produttività in relazione a diverse situazioni ambientali. Attraverso un accurato lavoro di selezione nel quale univa alle capacità di analisi del naturalista il potere di sintesi dell'agronomo, e con la collaborazione di una élite di agricoltori, ottenne diverse "razze elette" (linee pure) che ebbero successo e larga diffusione nel Paese (Rieti 11, Gentilrosso 48, Inallettabile 95 e 96).

Un merito di Todaro è stato anche quello di proporre e realizzare un sistema capace di dare impulso e continuità al miglioramento dei cereali, non potendosi considerare sufficienti le strutture disponibili presso la Scuola Superiore di Agraria. Fondò pertanto, nel 1911, la Società Bolognese Produttori Sementi impresa commerciale a carattere cooperativo, cui diede una solida organizzazione tecnica; la società è ancora oggi attiva come Produttori Sementi Bologna (di proprietà Syngenta dal 2014, a sua volta acquisita da ChemChina nel 2016). Dieci anni dopo, ottenuti dallo Stato i mezzi necessari, costituì l'Istituto di Allevamento Vegetale per la Cerealicoltura, ove continuò la sua opera di miglioratore e di maestro, preparando validi tecnici che avrebbero dato contributi fondamentali allo sviluppo del miglioramento genetico nel Paese.

Come docente universitario promosse la conoscenza di questa disciplina impartendone, primo in Italia, dalla cattedra di Agricoltura, l'insegnamento: nel 1914 curò la stesura di un fascicolo dal titolo "Adattamento, selezione, incrocio delle piante coltivate", ove si riassumevano i contenuti delle lezioni tenute nell'anno 1913/14; a questo ha fatto seguito, con una più completa trattazione dell'argomento, il libro "Il miglioramento di razza nelle piante agrarie". Nominato senatore nel 1934, e collocato a riposo nel 1935 continuò fino alla morte l'opera di scrittore e divulgatore sempre volta al progresso dell'agricoltura italiana.

Intanto, mentre si venivano chiarendo le idee sulla sessualità delle piante e sul processo di fecondazione, iniziava anche un'intensa attività di ibridazione, soprattutto interspecifica.

Il primo ibrido vegetale interspecifico fu ottenuto nel 1717 dall'inglese Thomas Fairchild incrociando due specie differenti del genere *Dianthus* (garofano). La produzione di ibridi interspecifici, significativamente denominati "muli vegetali" per la loro sterilità, è stata molto in voga per tutto il XVIII secolo. Questo tipo di attività, condotta in Germania con specie del genere *Nicotiana*, consentì a Koelreuter di mettere in evidenza, già nel 1761, il particolare vigore degli ibridi o eterosi. L'ibridazione interspecifica esercitava un'attrazione particolare perché, facendo ottenere tipi non disponibili in natura, appagava la sete di novità dei naturalisti del periodo pionieristico. D'altra parte, l'ibridazione interspecifica, come effettuata e interpretata dagli scienziati del XVIII

secolo, per la sua stessa natura e per la mancanza di un adeguato metodo sperimentale, non poté portare alcun contributo né alla conoscenza delle basi dell'eredità, né al miglioramento delle piante coltivate. Anche l'osservazione, che Koelreuter aveva pur fatto, sul vigore degli ibridi è rimasta infruttuosa per almeno un secolo e mezzo.

Pochi studiosi si dedicarono nel XIX secolo all'esecuzione di incroci intraspecifici per ottenere tipi che riunissero caratteristiche favorevoli (resistenza al freddo, resistenza alle malattie, più alta produttività) presenti inizialmente, ma separate, nei genitori.

Tra questi va annoverato in modo particolare Knight (Inghilterra, 1759-1853) che lavorò soprattutto sugli alberi da frutto ed è da segnalare anche Augustin Sageret (Francia, 1763-1851) un ibridatore pratico che incrociando varie forme di melone, accertò che nella prima generazione filiale, quando i genitori presentavano manifestazioni contrastanti dei carat-

1. Il miglioramento genetico delle piante agrarie e il suo ruolo nell'agricoltura

teri, le progenie assomigliavano per i singoli caratteri a un solo genitore, quello portatore del carattere "dominante". Egli non solo osservò il fenomeno della dominanza, ma anche quello della segregazione e della ricombinazione, da lui già ritenuta tanto importante per la costituzione varietale.

Più tardi Rimpau (Germania, 1842-1903) eseguendo incroci intervarietali in orzo e frumento, ottenne nella prima generazione individui uniformi con singoli caratteri talvolta intermedi ai genitori, talvolta molto simili a uno di essi. Rimpau osservò che interessanti nuove combinazioni venivano ottenute nella seconda generazione, ma queste potevano diventare stabili solo dopo parecchie generazioni di selezione.

Le prime varietà ottenute mediante incrocio intraspecifico sembrano siano state l'avena *Progress* ottenuta da Pringle negli Stati Uniti d'America, distri-

buita agli agricoltori nel 1875, e una varietà di orzo distribuita agli agricoltori, sempre negli Stati Uniti, nel 1879-80.

Verso la fine dell'800, in Francia, Henri de Vilmorin incrociò varietà di frumento coltivate nel sud del paese, derivate da una selezione più o meno empirica dei frumenti detti d'Aquitania, con frumenti inglesi, diffusi invece nel nord, e ottenne alcune varietà tra le quali *Bon Fermier* (1905) che nel 1918 era coltivato su circa un milione di ettari.

Rimpau nel 1891 annotava nei suoi quaderni di campagna di aver ottenuto dopo 7 generazioni una linea eccellente da un incrocio tra un frumento americano e *Squarehead*, una varietà di frumento costituita in Gran Bretagna da S.D. Shireff; questa linea venne diffusa come nuova varietà col nome di *Rimpau Frùher Bastard* ed è rimasta in coltura per oltre 50 anni.

NAZARENO STRAMPELLI

SCHEDA 1.2

Sergio Salvi



Uno dei primi al mondo ad applicare al miglioramento delle specie d'interesse agrario le leggi mendeliane dell'ereditarietà – riscoperte nel 1900 dai botanici Correns, De Vries e Tschermak – fu l'agronomo marchigiano Nazareno Strampelli (Castelraimondo 1866 – Roma 1942).

Conseguita nel 1891 la laurea in Agraria presso l'Università di Pisa, nel 1903 assunse la direzione della Cattedra ambulante di granicoltura di Rieti, avviando contestualmente un programma di miglioramento genetico del frumento tenero basato sull'incrocio di varietà dotate di differenti caratteristiche seguito dalla selezione per *linea pura* e dall'applicazione del metodo *pedigree*. Strampelli lavorò soprattutto per costituire nuove varietà dotate simultaneamente di caratteristiche quali la resistenza all'*allettamento*, la resistenza alle *ruggini* e la *precocità* di maturazione, occupandosi anche di migliorare le specie utilizzate nella rotazione e nella consociazione col frumento, denotando un approccio multidisciplinare e "olistico" al problema del miglioramento della produttività delle colture.

Un'intuizione fondamentale nel lavoro di Strampelli fu quella di dotarsi di una consistente *variabilità genetica* allestendo una collezione di circa 250 varietà di frumento provenienti da tutto il mondo, che furono poi sottoposte ad incrocio prevalente-

SEGUE SCHEDA 1.2

mente con la varietà locale "Rieti", all'epoca ritenuta la migliore in assoluto in quanto alla resistenza alle ruggini.

Nel 1914 presentò la sua prima varietà di successo, il "Carlotta Strampelli", che portava il nome della moglie, nonché sua principale collaboratrice, Carlotta Parisani (1868-1926). Il "Carlotta", dotato di resistenza all'allettamento e alle ruggini (ma ancora di tipo tardivo), ottenne risultati molto lusinghieri nelle prime tre annate di sperimentazione, facendo registrare un significativo aumento della resa (arrivando a sfiorare 3 tonnellate per ettaro, quasi il doppio rispetto alle varietà tradizionali diffuse a quel tempo). I risultati ottenuti dal Carlotta valsero a Strampelli il "Premio Santoro" dell'Accademia Nazionale dei Lincei (1918), che lo rese famoso a livello internazionale.

Tuttavia, già nel 1913 il genetista aveva effettuato quello che sarà ricordato come il suo capolavoro: l'incrocio di due linee, la aristata 21 e la mutica 67 (ottenute incrociando le varietà Rieti e Wilhelmina) con il frumento precoce giapponese Akakomughi. Le varietà ottenute da questo doppio incrocio a tre vie presentavano resistenza alle ruggini (ereditata dal Rieti, attraverso il gene *Lr34*) e precocità di maturazione (gene *Ppd-D1*, ereditato da Akakomughi), ma anche resistenza all'allettamento, grazie a quello che in tempi più recenti è stato dimostrato essere stato un fortunato caso di *linkage* tra i geni *Ppd-D1* e *Rht8* (quest'ultimo, infatti, determina un fenotipo semi-nano associato a resistenza all'allettamento).

Le varietà precoci di Strampelli – tra le quali ricordiamo le celebri Ardito, Mentana e San Pastore – furono le protagoniste della "Battaglia del grano" varata nel 1925 con una legge del regime fascista e che portò al raddoppio della produzione nazionale di frumento.

Strampelli, esaltato per il suo lavoro dal regime fascista, nel dopoguerra fu rapidamente dimenticato e riabilitato soltanto a partire dagli anni '90 del secolo scorso. Le sue varietà di frumento entrarono però subito a far parte dei programmi di miglioramento attuati in tutto il mondo, soprattutto in Cina e nei Paesi dell'Est Europeo, ma anche in Australia, Canada, Stati Uniti, Unione Sovietica. In Messico, tra gli anni '40 e i '60, Norman Borlaug (1914-2009), premio Nobel per la pace e oggi considerato il padre della "rivoluzione verde", baserà la costituzione delle sue *high yielding varieties* sugli stessi caratteri migliorati da Strampelli (taglia bassa, precocità, resistenza alle ruggini) anche utilizzando la varietà Mentana, fonte dei geni *Lr34* e *Ppd-D1* presenti nei nuovi genotipi di frumento destinati a trovare larga diffusione in tutto il mondo. Si deve a Strampelli anche il frumento duro Senatore Cappelli, selezionato da una popolazione nord Africana, varietà di grande successo diventata capostipite dei frumenti duri di oggi.

Alla fine del 1800, in Italia, l'incrocio al fine di costituire nuove varietà venne avviato con un programma ben elaborato da Nazareno Strampelli (Scheda 1.2), ancora all'oscuro dei principi mendeliani.

1.3 Gli strumenti genetici al servizio del miglioramento dopo la nascita della genetica

L'ibridazione effettuata da Mendel e dai suoi successori sulla base di un nuovo e rigoroso metodo sperimentale, chiarirà, verso la fine del XIX e l'inizio del XX secolo, i rapporti della segregazione allelica, pri-

mo passo per la costruzione di quella nuova scienza che oggi chiamiamo Genetica.

Il miglioramento delle piante coltivate autogame, che pure aveva conseguito successi significativi nel corso del XIX secolo con i lavori di Le Couter, Shireff e Hallett su frumento e avena con la scelta di piante singole per costituire varietà superiori, preconizzata da Herrera nel 1500 e utilizzata anche da Nillson alla fine del 1800 e, in Italia, da Todaro all'inizio del 1900, ha potuto inserirsi nel filone scientifico moderno solo con la nascita della Genetica.

Nei fatti, mentre la Genetica si andava sviluppando come scienza pura, essa veniva continuamente stimolata a risolvere i problemi pratici di un'agricol-

tura in continua espansione per cui prendeva corpo contemporaneamente anche il suo braccio applicativo rivolto al miglioramento di piante ed animali. È solo da questo momento che il lavoro di miglioramento, praticato empiricamente nel corso di molti secoli, può qualificarsi *genetico* a pieno titolo.

Uno dei primi contributi della genetica è venuto dalla definizione di *linea pura* nel 1903 da parte di Johannsen, che spiegò i risultati ottenuti nel 1800 da Le Couter, Shireff, Hallett nelle piante autogame partendo da piante singole e fornì ai miglioratori la possibilità di ottenere con l'autofecondazione naturale nelle piante autogame e con quella imposta nelle allogame, tipi *puri* derivanti da incroci intraspecifici programmati. Le linee pure ottenute nelle piante allogame hanno permesso di costruire una strategia di miglioramento nuova basata sull'*eterosi*, intravista già prima della comparsa della genetica e proposta negli Stati Uniti da Shull e East nei primi anni del '900, poi sfruttata a fini pratici da Jones nel 1919.

Tappe fondamentali dello sviluppo del miglioramento genetico sono state compiute grazie a Nilsson-Ehle (1904) e East (1908), che hanno posto le basi per la genetica dei caratteri quantitativi, e ad Hardy e Weinberg (1908) con la genetica delle popolazioni. La creazione di variabilità su cui far presa con la selezione non si realizza soltanto con l'incrocio e la ricombinazione: la poliploidizzazione, proposta negli anni '30 del '900, e la mutagenesi, che suscitò grande interesse negli anni '50 e '60, hanno dato e danno ancora un contributo significativo.

Con lo sviluppo della biologia molecolare, la cui nascita si può far risalire al 1944, data in cui il DNA è stato identificato come materiale ereditario da Avery e collaboratori, si è aperto un ciclo nuovo di cui non si possono ancora prevedere compiutamente gli sviluppi. Sono state infatti elaborate tecniche che permettono di fare selezione sulla base di specifiche sequenze di DNA su cui si concentra l'interesse (selezione assistita da marcatori molecolari e selezione genomica, Cap. 7), rendendo più efficiente e rapida la selezione stessa.

Inoltre, la tecnologia del DNA ricombinante che, nelle piante, si è affermata e diffusa dopo il 1980, consente di superare i limiti imposti dalle specie e trarre geni da qualsiasi organismo, sintetizzare geni artificiali e mutare in modo sempre più preciso i geni delle piante. L'ingegneria genetica sta marcando un punto di svolta nel lavoro di miglioramento genetico, i cui risultati sono già visibili oggi (Cap. 13).

Una delle sfide che la scienza sta raccogliendo è il superamento dell'approccio riduzionistico nell'attività di miglioramento della pianta che può derivare dalla conoscenza approfondita della complessità dovuta alle interrelazioni tra i geni e i loro prodotti.

1.4 La varietà coltivata

Il miglioramento genetico delle piante agrarie è scienza applicata: il fine ultimo del miglioratore delle piante è infatti quello di costituire varietà e di studiare i principi, i metodi e le tecniche per ottenerle, tenendo presente che deve trattarsi di varietà che servano a risolvere i problemi reali degli agricoltori e che non siano invece entità inutili da descrivere nelle pubblicazioni e da custodire nei cassette.

Oggi, con il termine varietà (o *cultivar*) si indica **un insieme di piante coltivate chiaramente distinte per caratteri morfologici, fisiologici, citologici, chimici, ecc. che, quando riprodotte per via sessuale o asessuale, nei modi indicati dal costitutore, conservano i loro caratteri distintivi.**

La varietà per poter essere legalmente riconosciuta deve essere distinguibile, uniforme, stabile e possedere un valore agronomico superiore (Cap. 18). I tipi di varietà che possono essere costituite sono presentati nella scheda 1.3.

La massima uniformità si realizza costituendo popolazioni monogenotipiche, cioè costituite da piante tutte geneticamente identiche, quindi prive di variabilità genetica. Nelle specie a propagazione vegetativa si identificano quasi sempre con i cloni, in quelle di specie autogame con le linee pure o ibridi F_1 e in quelle di specie allogame con gli ibridi F_1 .

Per alcune specie allogame è impossibile, più che altro per ragioni economiche, mettere in commercio gli ibridi F_1 e in tal caso si costituiscono popolazioni in equilibrio Hardy-Weinberg, costituite da moltissimi genotipi diversi. Nel lunghissimo periodo intercorso tra la domesticazione e il rilascio di varietà come sopra definite sono state coltivate le varietà locali (*landraces*), che si sono costituite e affermate plasmandosi sulle disponibilità offerte dall'ambiente naturale e dalle tecniche agronomiche imposte dall'uomo. A tale proposito è bene distinguere tra ecotipo e varietà locale: l'ecotipo è il risultato della selezione ambientale in una popolazione naturale, mentre la varietà locale è un ecotipo che è stato sottoposto a coltivazione per lungo tempo e che può anche avere subito una certa selezione, magari inconscia, da parte dell'agricoltore; per quest'ultimo è appropriato il termine *agroecotipo*.

Nell'agricoltura tradizionale tipica di molti Paesi in via di sviluppo la bassa fertilità del terreno, e in particolare le limitate disponibilità di azoto, condizionano pesantemente la produzione. In tali situazioni le varietà locali sono quelle capaci di utilizzare meglio le risorse naturali, presentando nel contempo il massimo adattamento alle condizioni agrocli-

TIPI DI VARIETÀ**SCHEDA 1.3**

Il miglioramento genetico ha lo scopo di produrre varietà che gli agricoltori potranno coltivare. Le varietà possono essere di tipo diverso a seconda del modo di riproduzione, naturale o artificiale, utilizzato per moltiplicarle.

Linee pure

Sono varietà derivanti per autofecondazione da un individuo omozigote, tipiche delle specie prevalentemente autogame. La varietà è quindi monogenotipo e presenta massima uniformità. L'uniformità genetica ne limita l'adattamento e ne sconsiglia l'uso in aree marginali o in ambienti con condizioni agroclimatiche molto variabili.

Varietà ibride F_1

Vengono ottenute incrociando linee ad alta omozigosi (linee inbred), scelte dopo una valutazione in prove di progenie in cui si valutano per l'attitudine alla combinazione specifica (Cap. 5), per sprigionare eterosi (vigore ibrido) e ottenere produzioni elevate. Vengono usate soprattutto nelle specie allogame, ma anche in alcune specie autogame. L'uniformità di una varietà ibrida è elevatissima, avendo le piante lo stesso genotipo, anche se altamente eterozigote.

Varietà ad impollinazione libera

Vengono costituite in specie prevalentemente allogame. Sono meno uniformi degli altri tipi di varietà e le singole piante sono altamente eterozigoti e diverse tra loro. Hanno di solito la capacità di adattarsi a diverse condizioni pedoclimatiche ed agronomiche. A questo tipo appartengono le varietà sintetiche.

Varietà clonali

Sono varietà costituite nelle specie in cui è possibile e conveniente la moltiplicazione vegetativa. Mediante una moltiplicazione di parti di pianta la varietà è monogenotipo (clone) e quindi molto uniforme. Dal punto di vista genetico una varietà clonale è spesso altamente eterozigote.

Varietà multilinee

Vengono costituite in specie prevalentemente autogame e consistono di un numero di linee pure (isolinee) che differiscono per uno o pochi geni, che di solito conferiscono resistenza a diversi patogeni, o a diversi patotipi di un patogeno importante. Vengono ottenute per reincontro a partire da una varietà e sono fenotipicamente molto uniformi.

Varietà apomittiche

Per apomissia si ottiene la produzione di seme senza che avvenga la fecondazione (Cap. 3). I semi hanno quindi lo stesso genotipo della pianta madre; queste varietà offrono quindi gli stessi vantaggi delle varietà clonali con la convenienza che possono essere moltiplicate per seme. Sono comuni in alcune graminacee foraggere e da tappeto erboso.

matiche (tipo di terreno, acqua disponibile, durata della stagione di crescita, temperatura, fotoperiodo, avversità).

Nel capitolo 19 tratteremo degli obiettivi concreti che i miglioratori si pongono quando intraprendono un programma di miglioramento genetico.

1.5 Miglioramento genetico e progresso dell'agricoltura

Nel momento in cui si realizza la sostituzione delle varietà locali con le varietà migliorate l'agricoltura

1. Il miglioramento genetico delle piante agrarie e il suo ruolo nell'agricoltura

tradizionale comincia a cedere il passo a forme di agricoltura più evolute. Con la nascita del cosiddetto *fenomeno varietale* si innesca infatti quel processo per il quale le nuove varietà richiedono tecniche agronomiche più avanzate e queste a loro volta nuove e migliori varietà, e così via, di modo che si ha un continuo e progressivo aumento della produzione unitaria delle colture e una più alta redditività dei fattori della produzione. In questo processo il miglioramento genetico ha senz'altro un ruolo trainante.

Il migliore esempio che si può fare per dimostrare queste affermazioni è quello delle concimazioni nei cereali.

La fertilità del terreno può essere migliorata con concimazioni chimiche, soprattutto azotate. Le varietà tradizionali non sono però in grado di trarre profitto dalle aumentate disponibilità nutritive perché utilizzano la concimazione azotata per accrescere la taglia delle piante; in tale situazione le cariossidi delle piante concimate vengono a trovarsi all'apice di culmi più lunghi per cui le piante allettano prima della maturità e producono meno di quanto avrebbero prodotto senza concimazione. Il miglioramento genetico dei cereali è stato rivolto pertanto alla costituzione di varietà a taglia bassa, dotate di foglie corte ed erette, che non allettano quando concimate abbondantemente. Per le varietà migliorate si verifica l'esatto contrario di quanto osservato per i tipi locali: producono bene in presenza di abbondanti concimazioni, ma in assenza di concimazioni si comportano peggio dei tipi non migliorati perché

le loro piante, di taglia bassa e dotate di un apparato radicale ridotto, non sono in grado di crescere bene in condizioni di bassa disponibilità nutrizionale. L'uso delle varietà migliorate è quindi particolarmente vantaggioso nelle zone ad agricoltura avanzata dove la concimazione è abbondante.

Negli anni '60 del secolo scorso si era temuto, a causa del rapido aumento della popolazione in molte aree del pianeta, il ritorno di forti carestie a breve termine per tutte le aree più popolate e meno sviluppate (Africa, America Latina, Asia). Tra il 1965 e il 1990 la popolazione di queste aree è aumentata dell'80%, come atteso, ma le nuove varietà di riso e frumento hanno consentito raddoppiare la produzione, col risultato che la disponibilità di alimenti per individuo anziché diminuire è aumentata del 18% ed è stato possibile offrirla a un prezzo inferiore rispetto al passato. Il successo più eclatante è stato registrato nei Paesi dell'Estremo Oriente (Fig. 1.1). Nel caso del frumento, una pianta fondamentale per la vita di interi popoli, verso la metà del XIX secolo, quando si cominciò ad applicare la selezione finalizzata alla costituzione varietale, la produzione raggiungeva circa 1 t ha⁻¹. Grazie alle varietà moderne la produzione unitaria di questa specie si è decuplicata e oggi raggiunge e supera facilmente 7-8 t ha⁻¹ (Fig. 1.2). Analoghi incrementi di produzione si sono avuti per specie importanti come mais, riso, orzo, soia ecc.

Le varietà di cui si parla sono quelle che sono alla base della cosiddetta *rivoluzione verde* il cui padre riconosciuto è Norman Borlaug, un patologo miglio-

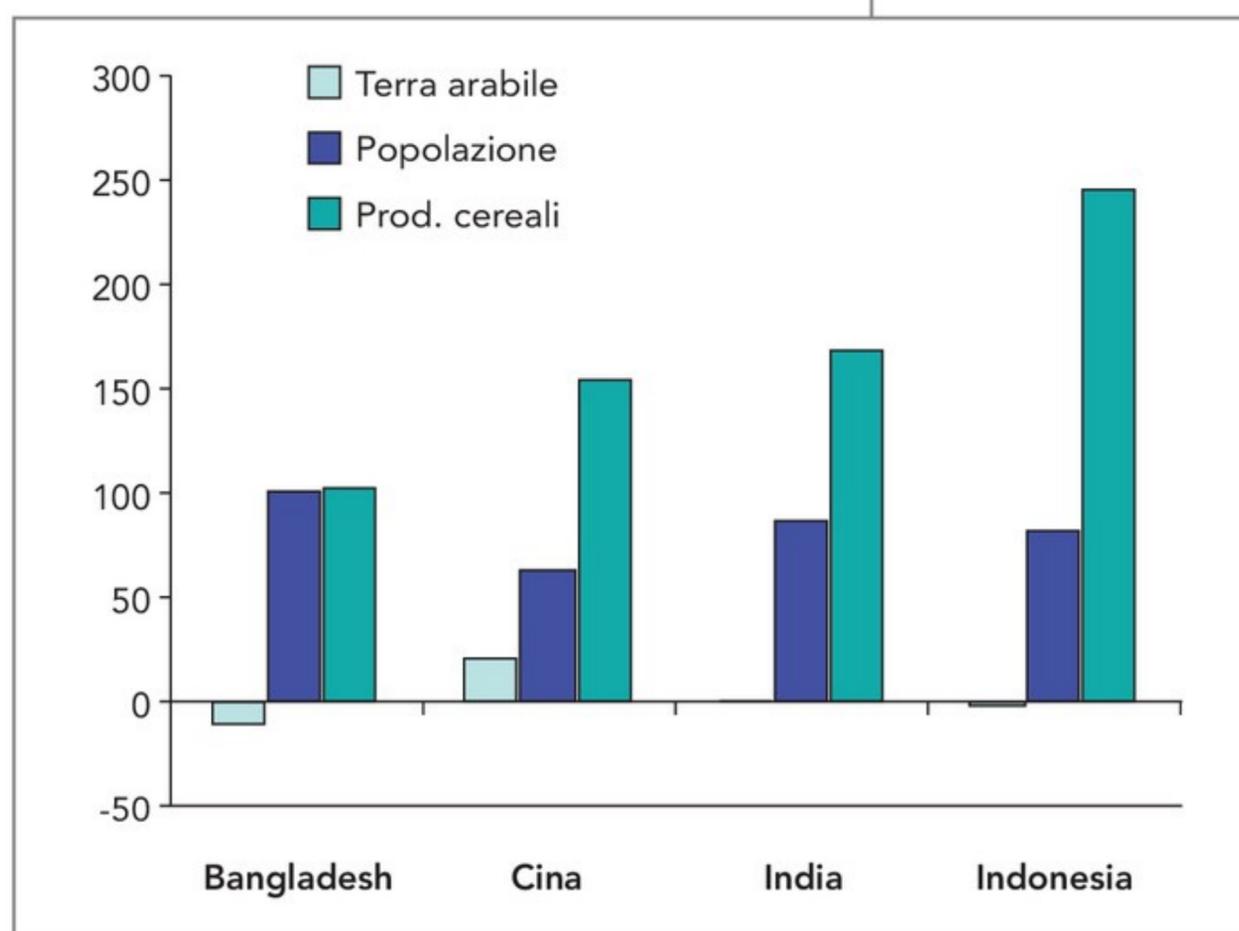
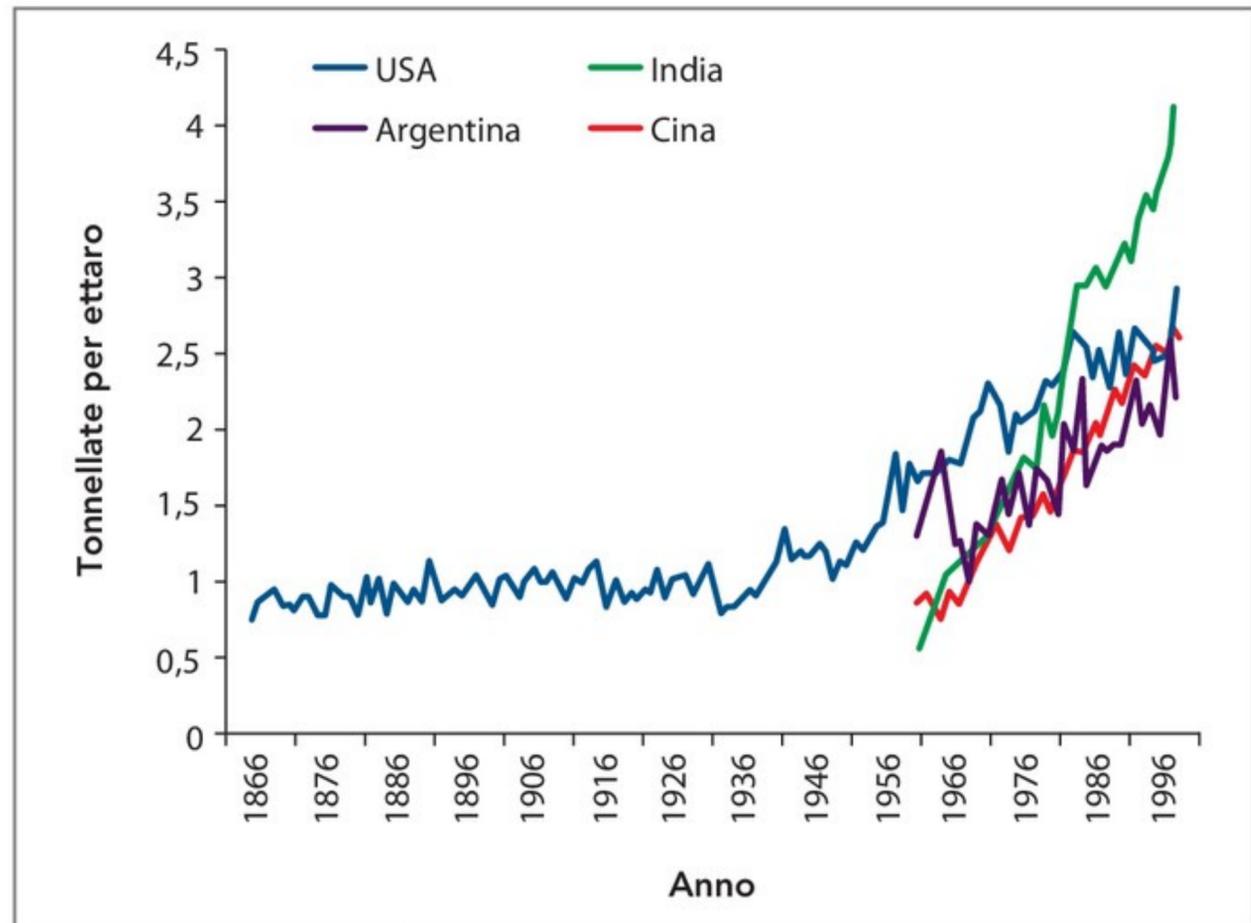


Figura 1.1 - Variazioni percentuali tra il 1966 e il 1999 della produzione di cereali, della terra arabile e della popolazione in Paesi interessati dalla *rivoluzione verde*. Si noti che gli incrementi produttivi, tra il 100 e il 250%, sono stati realizzati senza un aumento delle superfici coltivate.

Figura 1.2 - Produzioni unitarie del frumento in diversi Paesi. Nel corso della rivoluzione verde, iniziata negli anni 60 del secolo scorso, e fino a tempi recenti la produttività è aumentata rapidamente, in modo particolare in India, in seguito all'introduzione di nuove varietà e tecniche colturali adatte ad esse (Da *Chrispeels e Sadava, Plants, genes and crop biotechnology*, II ed. Jones and Bartlett, Sudbury, MA, USA, 2003).



ratore di piante che lavorava presso il Centro Internazionale di Miglioramento del mais e del frumento (CIMMYT) in Messico.

Cinquanta anni prima una rivoluzione verde meno vistosa e meno nota, ma fondata sugli stessi principi era stata realizzata in Italia quando, con la "battaglia del grano", le nuove varietà di Nazareno Strampelli consentirono al Paese di raggiungere l'autoapprovvigionamento per il frumento. I frumenti di Strampelli non hanno risolto solo problemi italiani, ma si sono affermati anche in molti altri paesi (Jugoslavia, Argentina, Cina, Libia, Australia, Cile, Grecia, Portogallo). A Norman Borlaug è stato attribuito il premio Nobel per la pace nel 1970; Nazareno Strampelli, nell'Italia dell'autarchia, fu nominato senatore nel 1929.

Ciò dimostra che il miglioramento genetico delle piante coltivate può avere un forte impatto positivo sulla società.

Queste rivoluzioni sono fondate su cambiamenti della pianta che l'hanno resa capace di dirottare prevalentemente al seme le sostanze organiche elaborate, rendendola più resistente agli *stress* climatici e all'allettamento, più reattiva a lavorazioni, diserbo, irrigazione, e quindi capace di valorizzare al massimo gli interventi esterni. Per questo l'aumento della produzione delle colture attribuibile al miglioramento genetico non può essere valutato con precisione perché non è possibile scindere gli effetti delle nuove varietà dagli effetti del miglioramento della tecnica colturale.

I grandi successi dell'agricoltura moderna sono



Figura 1.3 - Il principale artefice delle "rivoluzioni verdi" del XX secolo, Norman Borlaug (1914-2009).

dovuti infatti all'interazione di varietà geneticamente migliorate con pratiche agricole altrettanto migliorate, come meccanizzazione, impiego di prodotti chimici (concimi, diserbanti, fitofarmaci) nuove tecniche di lavorazione del terreno, irrigazione. Si ritiene comunque che gli aumenti di pro-

1. Il miglioramento genetico delle piante agrarie e il suo ruolo nell'agricoltura

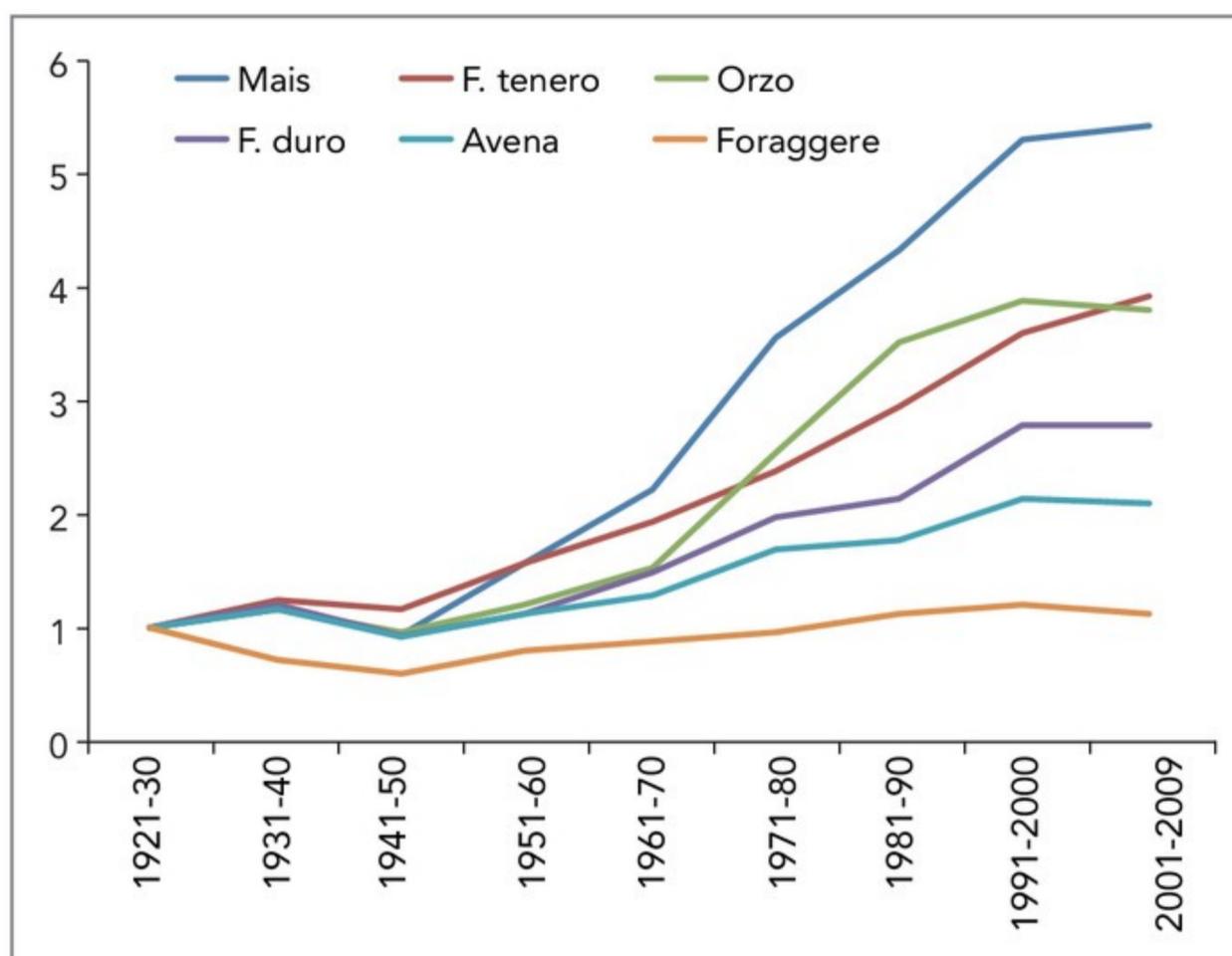


Figura 1.4 - Produzioni relative (1921-1930 = 1) fornite in Italia da 5 colture che hanno beneficiato del lavoro di miglioramento genetico in maniera diversa (Fonte: *Sommario di statistiche storiche 1861-2010*, ISTAT, 2011).

duzione conseguiti nel campo delle coltivazioni più importanti siano da attribuire almeno per il 50% al miglioramento varietale. A partire dagli ultimi decenni del '900 la tecnica agronomica ha raggiunto livelli di perfezionamento tali che oggi il suo ulteriore miglioramento contribuisce poco agli incrementi produttivi e si stima che nei cereali il contributo del progresso genetico oggi raggiunga l'80-90%.

Considerazioni interessanti sugli effetti del miglioramento genetico e delle tecniche colturali, relativamente ad alcune colture significative per l'Italia, possono essere fatte esaminando i dati della figura 1.4.

I dati riguardano un arco di tempo di quasi 90 anni e, se si fa eccezione per il periodo corrispondente alla seconda guerra mondiale (1941-45), si nota un progressivo aumento delle rese per tutte le colture. Gli incrementi produttivi sono però molto diversi, tanto che alla fine del periodo essi sono di più di 5 volte per il mais, circa 4 volte per il frumento tenero, quasi 3 volte per il frumento duro, quasi 4 volte per l'orzo, 2 volte per l'avena e 1,2 volte per i prati avvicendati. Non è possibile stabilire con esattezza le cause di tali incrementi perché nel periodo considerato sono cambiate le varietà coltivate, è migliorata la tecnica colturale e molte zone poco favorevoli sono state abbandonate dagli agricoltori, ma è evidente che l'aumento relativo delle produzioni ha interessato più il mais, l'orzo e il frumento, sottoposti a intenso lavoro di miglioramento genetico, che non l'avena e i prati avvicendati per i quali si è fatto poco o nulla.

1.6 Il miglioratore di piante agrarie (*plant breeder*)

Il miglioratore di piante deve possedere adeguate conoscenze di **genetica** e deve conoscere a fondo gli aspetti della pianta e della coltura su cui interviene. Deve avere conoscenze di **botanica** (per le nozioni di tassonomia, morfologia, biologia fiorale e riproduzione delle piante), **fisiologia** (perché la produttività e l'adattamento delle piante sono legati alla risposta delle piante alle condizioni ambientali), **biochimica vegetale** (perché i processi enzimatici che sono preposti alle sintesi vegetali sono controllati geneticamente e possono essere indirizzati verso particolari obiettivi), **metodologia sperimentale e statistica** (per valutare correttamente i materiali oggetto di miglioramento), **patologia vegetale ed entomologia agraria** (per conoscere a sufficienza le avversità per cui introdurre resistenza), **agronomia** (per poter valutare correttamente in pieno campo le popolazioni disponibili e formulare obiettivi e programmi di lavoro basati sulle tecniche colturali attuali e prevedibili per il futuro), **tecniche di trasformazione dei prodotti** (perché è necessario conoscere il tipo di prodotto che meglio può soddisfare le esigenze dell'industria di trasformazione), **economia** (perché è necessario conoscere le leggi e le tendenze del mercato per poter soddisfare le esigenze dei consumatori non solo nel breve ma anche nel medio e lungo periodo). La preparazione del miglioratore di piante deve essere quindi vasta e poliedrica.

Il grande pubblico confonde spesso il genetista con il miglioratore di piante agrarie. Per i rapporti tra genetica e miglioramento genetico vale invece ancora oggi quanto detto da Jenkin, Direttore della *Welsh Plant Breeding Station* di Aberystwyth (Gran Bretagna), al Convegno di Genetica Agraria svoltosi a Rieti nel maggio 1950. Il pensiero di Jenkin viene riportato qui di seguito con le parole usate da Carlo Jucci, fondatore della Società Italiana di Genetica Agraria, nella Relazione finale del Convegno:

“...Il genetista puro può dare assai utile assistenza nel portare avanti studi di genetica formale in modo che i risultati rimangano disponibili per il futuro miglioratore delle piante, ma, per lo meno sinora, la produzione di stipti nuovi e migliorati di piante erbacee non appare compito del puro genetista che abbia poca o nessuna conoscenza dei bisogni e delle condizioni agricole. Perciò a tutt’oggi il miglioratore ideale delle piante erbacee è quegli che sia un buon agrario pratico e nello stesso tempo un genetista. Difatti egli è in grado di apprezzare tanto gli aspetti teorici che applicati del suo lavoro e, mentre egli è anzitutto indirizzato verso la produzione di nuovi stipti, può prendere un attivo interesse agli studi genetici dettagliati. È assai più facile per qualunque intelligente agrario bene istruito nelle scienze e particolarmente nella botanica, diventare un buon genetista, di quel che non sia per un puro genetista diventare un miglioratore efficace delle piante erbacee...”

1.7 Il miglioramento genetico delle piante nell’insegnamento universitario

Dopo la fondazione della Società Italiana di Genetica Agraria per iniziativa di Carlo Jucci (1954) l’insegnamento della genetica agraria e del miglioramento genetico delle piante agrarie iniziò a farsi strada nelle università italiane nel 1959-60, con cattedre destinate a corsi complementari a Pisa e Perugia, e poi a Bologna (1964), a Torino (1967) e a Bari (1968) e nel 1982 genetica e miglioramento genetico delle piante agrarie entrano a pieno titolo nei curricula dei Corsi di laurea in Scienze e Tecnologie Agrarie. Oggi più di 20 università italiane, dove operano più di 90 docenti del settore, contribuiscono alla formazione dei laureati.

La trattazione di queste discipline non può tendere, nel quadro di un basilare corso degli studi, a formare genetisti o miglioratori di piante pronti ad operare, ma a formare laureati che abbiano tutte le conoscenze necessarie per specializzarsi nel settore e che, in ogni caso, siano in grado di valutare

e utilizzare quanto il miglioramento, attraverso la costituzione varietale e la produzione delle sementi, mette a loro disposizione. Non si può dimenticare infatti che il lavoro di miglioramento genetico delle piante agrarie va trasferito nel seme; se questo non accade il lavoro rimane sterile. Nelle università deve nascere quella cultura del seme che solo chi conosce genetica e miglioramento può acquisire ed apprezzare.

Di recente è stato sollevato a livello internazionale, con articoli su prestigiose riviste scientifiche, il problema della scarsità dei giovani che nelle università si specializzano nel miglioramento genetico delle piante, realizzato non solo attraverso le tecnologie più recenti ma anche con i metodi insostituibili dell’incrocio e della selezione. A questo proposito possiamo affermare, per esperienza, che la gran parte dei laureati che ha approfondito queste discipline continua a trovare occupazione ad un livello gratificante in aziende e istituzioni prestigiose, in Italia e all’estero.

1.8 Dal miglioramento genetico al seme

Il seme è il cardine dell’attività agricola. I caratteri agronomici del seme (colore, lucentezza, peso specifico, purezza, germinabilità) pur importanti, non potranno mai eguagliare il significato del suo contenuto genetico. Quando si tenta di introdurre una nuova tecnologia, una nuova macchina, una diversa tecnica irrigua, un nuovo ordinamento colturale, il regolare flusso di seme di varietà adatte diventa spesso il punto critico del sistema. Se le varietà non sono all’altezza, o se il flusso di sementi non è regolare, le spese e l’impegno dell’imprenditore per gli altri cambiamenti tecnologici possono risultare vani. Una varietà può anche rappresentare, essa stessa, il punto di partenza per l’introduzione e la diffusione di nuova tecnologia perché la fiducia che infonde la disponibilità di seme di varietà con caratteristiche nuove e superiori induce l’imprenditore a impegnarsi nell’applicazione di nuove tecniche colturali capaci di valorizzare al massimo le varietà impiegate. Non meraviglia quindi che il decollo dell’agricoltura dal livello tecnologico tradizionale verso livelli più avanzati coincida con la nascita del fenomeno varietale, almeno per le colture più importanti del sistema agricolo. Il fenomeno varietale non è stato contemporaneo né nei diversi Paesi, come è ovvio, né per colture differenti all’interno dello stesso Paese. Esso interessa prima, in genere, le colture più importanti e quelle per le quali l’im-

1. Il miglioramento genetico delle piante agrarie e il suo ruolo nell'agricoltura

pegno della ricerca genetica è stato maggiore o ha fornito comunque i migliori risultati. Per l'Italia, ad esempio, la nascita del fenomeno varietale può essere situata negli anni '20 del 900 per il frumento (con Strampelli e Todaro), negli anni '50 per il mais, negli anni '70 per l'orzo. I Centri Internazionali di Ricerca Agricola, e per essi il *Consortium of International Agricultural Research Centers* (CGIAR, Cap. 7), nei loro programmi a favore dei Paesi in via di sviluppo impegnano il 70-85% del personale scientifico e delle risorse nel miglioramento genetico delle piante: i risultati conseguiti, soprattutto con le nuove varietà di frumento e riso, ma anche di mais, fagiolo, cassava, dimostrano che l'adozione di varietà migliorate è ritenuta dalla comunità scientifica internazionale il punto di partenza per lo sviluppo dell'agricoltura. Il miglioramento varietale, lungi dall'aumentare l'incidenza percentuale del costo del seme sulla produzione lorda vendibile, tende in realtà a farla diminu-

ire. Nel Medioevo dai cereali si otteneva un prodotto pari a 3-4 volte il seme utilizzato; in Italia, all'inizio del secolo attuale, si aveva un prodotto pari a 10-15 volte il seme; la semente, che non differiva molto dal prodotto che si raccoglieva, rappresentava pertanto, nei due casi, un valore pari, rispettivamente, al 25-30% e 7-10% del prodotto vendibile. Oggi, in Italia, esso incide per appena il 6% (dati Istituto Nazionale di Economia Agraria 2008-2013). Il valore delle produzioni ottenibili dalle colture è pertanto aumentato nel tempo in modo più che proporzionale rispetto al costo delle sementi impiegate.

L'incidenza relativamente bassa del seme sul costo di produzione e il suo effetto sulla produzione stessa dimostrano quanto sia sbagliato risparmiare sul seme e quanto sia importante che i singoli Paesi si dotino di un comparto sementiero forte ed efficiente capace di trasferire agli agricoltori i progressi conseguiti nel campo del miglioramento genetico.