



MUSEO DI STORIA DELL'AGRICOLTURA



FONDAZIONE MORANDO BOLOGNINI



SOCIETÀ AGRARIA DI LOMBARDIA

# Atti del seminario

*13 ottobre 2023*

*Castello Morando Bolognini - Sant'Angelo Lodigiano*

# NIKOLAJ VAVILOV

## la storia e l'eredità

*nell'80° anniversario dalla sua morte nel carcere  
sovietico di Saratov*

a cura di

**Oswaldo Failla e Anna Sandrucci**

## CON IL PATROCINIO DI



ASSOCIAZIONE MILANESE LAUREATI IN  
SCIENZE AGRARIE E IN SCIENZE FORESTALI



ORDINE  
DEI DOTTORI AGRONOMI  
E DEI DOTTORI FORESTALI  
DI MILANO



Province di Milano, Lodi, Monza e Brianza, Pavia

Ministero della Giustizia

## CON IL CONTRIBUTO DI



Carlo Soave (1941 - 2019)

*Il volume è dedicato alla memoria di Carlo Soave, Professore ordinario di Fisiologia vegetale dell'Università degli Studi di Milano, appassionato studioso e divulgatore delle origini e del significato dell'agricoltura. Con l'Associazione Agri-Cultura, è stato promotore e artefice della grande raccolta di materiali vegetali per l'esposizione «E l'uomo creò le sue piante» ora in parte esposti presso il Museo di Storia dell'Agricoltura.*

## I CURATORI

*Oswaldo Failla*

*Presidente del Museo di Storia dell'Agricoltura*

*Professore ordinario di Arboricoltura generale e Coltivazioni arboree - Università degli Studi di Milano*

*Anna Sandrucci*

*Consigliera del Museo di Storia dell'Agricoltura*

*Professoressa ordinaria di Zootecnia speciale - Università degli Studi di Milano*

30 Gennaio 2024

© Museo di Storia dell'Agricoltura

[www.mulsa.it](http://www.mulsa.it)

ISBN 9788894792706

## LA DOMESTICAZIONE DELLE PIANTE: UNA QUESTIONE DI CARATTERI<sup>25</sup>

Piero Morandini<sup>\*§</sup>, Massimo Galbiati<sup>\*\*§</sup>, Alessandro Vitale<sup>\*\*§</sup>, Giacomo Chierichetti<sup>§</sup>,  
Alberto Dall'i<sup>§</sup>, Alcide Bertani<sup>\*\*§</sup>

*\*Dipartimento di Scienze e Politiche Ambientali, Università degli studi di Milano.*

*\*\*Istituto di Biologia e Biotecnologia Agraria (IBBA) - CNR, Milano*

*§Associazione Agri-Cultura*



### Riassunto

I principali caratteri che contribuiscono alla sindrome da domesticazione vengono descritti con alcuni esempi e qualche dettaglio sulla loro base genetica. I principali caratteri sono: la perdita della dispersione del seme, la riduzione nella dormienza del seme e una riduzione nel contenuto di sostanze tossiche, soprattutto metaboliti secondari, nelle parti consumate come alimenti. Diverse delle mutazioni alla base dei caratteri sono sostituzioni di una o poche basi del DNA. Ciascuno di questi caratteri è di per sé altamente deleterio per la sopravvivenza nell'ambiente selvatico e, a maggior ragione, lo è la loro combinazione in un singolo individuo. Queste osservazioni implicano che le colture non sono solamente un prodotto della selezione umana, ma che sono fortemente indebolite se paragonate ai loro progenitori selvatici e che richiedono una costante cura da parte degli esseri umani per sopravvivere. Esaminando la base genetica dei caratteri, è innegabile che la modificazione genetica sia intrinseca all'agricoltura e che tutte le piante coltivate debbano essere considerate organismi geneticamente modificati nel senso vero ed originale di questa espressione, non in senso legale. Infine, è altrettanto chiaro che il processo con cui si introduce una modificazione genetica non dica proprio niente sulla sicurezza del prodotto, ragion per cui sarebbe tempo di abbandonare l'attuale quadro normativo basato sul processo e sostituirlo con uno che si focalizza sui caratteri introdotti per riuscire a raccogliere pienamente i benefici sanitari e ambientali delle biotecnologie agrarie.

---

<sup>25</sup> Questo scritto è dedicato alla memoria di Carlo Soave (1941-2019), uno dei fondatori e per tanti anni ispiratore di Agri-Cultura, una associazione il cui scopo è "approfondire, documentare, divulgare le molteplici relazioni tra l'uomo e la natura, con particolare attenzione al settore agricolo, anche considerando tutte le attività ad esso correlate e sviluppatasi nel corso dei millenni".

## Summary

### The domestication of plants: a matter of traits

The main traits contributing to the domestication syndrome are described with some examples and a few details on their genetic basis. The main traits are: loss of seed dispersal, reduction in seed dormancy and a reduction in toxic substances, especially secondary metabolites, particularly in those parts that are used as food. Several of the mutations responsible for the traits are substitutions of a single or just a few bases in the DNA. Each of these traits on its own is highly detrimental to survival in the wild, the more so their combination in a single individual. These observations imply that crops not only are a product of human selection, but that they are strongly weakened compared to their wild progenitors and require constant human care for survival. Looking at the genetic basis of the traits, it is undeniable that genetic modification is intrinsic to agriculture and that all crops have to be recognized as genetically modified organisms in the true and original meaning of such an expression, not in the legal sense. Lastly, it is also evident that the process by which a genetic modification is introduced tells us nothing about the safety of the product; therefore, it is time to abandon the present, process-based, legal framework and substitute it with a trait-based one, to fully reap the environmental and health benefits of agricultural biotechnology.

## INTRODUZIONE

Il concetto di domesticazione è semplice, se spiegato con parole adeguate anche un bambino della scuola materna riesce a capire le principali differenze (caratteri trasmissibili) che distinguono le piante coltivate rispetto a quelle selvatiche e soprattutto a cogliere nella sua essenza quali siano le conseguenze di queste differenze. La cosa stupefacente è piuttosto che molti adulti facciano fatica a riconoscere le implicazioni di tali differenze e quindi a tirare le stesse conclusioni. In questo scritto si farà riferimento essenzialmente alle piante, ma considerazioni analoghe valgono anche per gli animali domestici.

Quali sono dunque le caratteristiche tipiche delle piante domesticate? Occorre tener presente che i caratteri non sono condivisi da tutte le specie, ma dipendono fortemente dal tipo di selezione a cui sono state sottoposte. Una volta descritti i tre principali caratteri tipici dei domestici e la loro base genetica, trarremo alcune conclusioni che sono rilevanti per il dibattito in corso sull'applicazione dell'ingegneria genetica, soprattutto delle cosiddette NBT, all'agricoltura.

### IL PRIMO CARATTERE: DISPERSIONE DEL SEME

Il principale carattere tipico delle piante selezionate a causa dei loro semi ricchi di nutrienti (o comunque per qualche carattere interessante dei semi), è proprio la perdita della dispersione spontanea dei semi (in inglese: loss of seed shattering o loss of seed dispersal); detto altrimenti, i semi, una volta arrivati a maturità, rimangono attaccati alla pianta (Fig. 1). Ritroviamo questo carattere in tutti i cereali<sup>26</sup> e leguminose coltivate e in diverse altre colture, come ad esempio gli pseudocereali (quinoa, amaranto e grano saraceno), la colza e il girasole. Al contrario, le corrispondenti piante selvatiche progenitrici dei coltivati o comunque le specie il più possibile affini, disperdono i semi quando sono maturi. Se la selezione è fatta per altre caratteristiche della pianta, come per esempio nei cereali coltivati per la fibra (es. canapa) o per il contenuto di zucchero (es. la canna da zucchero), questo carattere non è presente.

Il carattere della mancata dispersione del seme compare spontaneamente perché è essenzialmente dovuto a una perdita di funzione: infatti, la formazione dello strato di

---

<sup>26</sup> Preferiamo non addentrarci in dettagli sulle differenze tra le cariossidi dei cereali (che sono considerate frutti) e i semi delle altre piante, non essendo rilevante ai fini della discussione.

abscissione a livello del pedicello o del rachide dipende dall'attivazione della morte cellulare programmata in particolari punti di specifici tessuti e in momenti ben determinati dello sviluppo. Una mutazione che blocchi questo processo si traduce nella mancata formazione dello strato di abscissione e quindi in un tessuto che rimane integro. La frequenza delle mutazioni che conferiscono questo carattere è però bassa perché sono pochi i geni coinvolti o sono piccoli i tratti di DNA che specificano la tessuto-specificità e la tempistica dell'attivazione.



Figura 1 - Spighette mature di avena selvatica (sinistra) e coltivata (destra). Nella selvatica, i semi (cariossidi) sono già state rilasciati e sono rimaste solo le glume, mentre nella coltivata sono presenti tre cariossidi (evidenziate con frecce) ancora protette da lemma e palea.

In riso sono stati identificati varie decine di geni/QTL che influenzano la dispersione, pochi principali con un grande effetto e molti con piccoli effetti. Circa una decina di geni sono stati identificati e clonati, diversi dei quali sono indicati con SH o SHAT che è l'abbreviazione del termine shattering (dall'inglese 'to shatter', andare in frantumi), proprio perché controllano la frammentazione della spiga in numerose spighette. Nel caso del gene SH1 del riso, la mutazione identificata che previene la dispersione è una conversione di una citosina (C) in una adenina (A); la mutazione di una singola base altera un elemento regolatore del promotore a notevole distanza dalla zona trascritta e impedisce l'attivazione del gene nel pedicello (Konishi et al., 2006). Una mutazione praticamente identica (stessa posizione nella stessa sequenza regolatrice nel gene RPL) si è verificata in Brassica rapa per bloccare l'apertura delle valve nel frutto e ridurre la dispersione del seme (Arnaud et al., 2011).

Quando compaiono spontaneamente, questi caratteri vengono prontamente spazzati via dalla selezione naturale, perché estremamente deleteri per la sopravvivenza in ambiente selvatico. Possono essere mantenuti solo se l'uomo si fa carico della dispersione del seme. In alcune colture (es. colza) o varietà, il carattere non è completo e una parte dei semi viene ancora dispersa, ma questo non è sufficiente a garantire la sopravvivenza a lungo termine.

## IL SECONDO CARATTERE: DORMIENZA DEL SEME

Il secondo carattere tipico delle colture selezionate per i semi, è la ridotta dormienza del seme (Fig. 2). In generali i semi hanno bisogno di certe condizioni (un certo livello di umidità, una temperatura compresa in un certo intervallo e altri fattori come intensità e tipo di luce e disponibilità di ossigeno) perché l'embrione inizi a crescere e svilupparsi. I

semi delle piante selvatiche, una volta raggiunta la maturità fisiologica, quando cioè siano completamente sviluppati e secchi, se messi nel terreno in condizioni favorevoli (di temperatura, umidità, luce, etc.) non germinano però subito a causa di due diversi fattori: il primo è l'accumulo dentro al seme dell'ormone vegetale acido abscissico, che è un inibitore della germinazione, e il secondo è la presenza di tegumenti (Fig. 3), cioè degli strati di tessuto di origine materna, esterni a embrione ed endosperma, che oppongono resistenza alla fuoriuscita della radichetta e quindi alla crescita dell'embrione. A motivo di questi due fattori, i semi delle piante selvatiche spesso rimangono vitali ma dormienti nel terreno per mesi e talvolta per diversi anni.



Figura 2. Frammento di spiga di frumento trovata in campo con alcuni semi già germinati



a

b

c

Figura 3. Dormienza dipendente dai tegumenti nei semi di *Lathyrus silvestris*. (a) Semi maturi su carta imbibita che non riescono a idratarsi; (b) dopo parziale abrasione di piccole aree (indicate con frecce), tre semi riescono a idratarsi e si rigonfiano; (c) nel giro di un paio di giorni, i semi abrasati e reidratati riescono a germinare.

Una prima funzione della dormienza è sicuramente quella di permettere al seme di superare la stagione sfavorevole: nei climi continentali, con estati calde e relativamente secche, molte piante selvatiche annuali (es. avena) maturano e disperdono i semi già intorno a Giugno-Luglio, cioè all'inizio dell'estate; se i semi appena dispersi trovassero condizioni favorevoli, ma non avessero dormienza, finirebbero per germinare proprio prima di un periodo prevalentemente molto caldo e secco; in tali condizioni, molti germinelli non riuscirebbero a superare l'estate, ed è quindi probabile che la dormienza in questi casi faciliti la sopravvivenza delle specie distribuendo la germinazione su tempi più lunghi. Un ragionamento analogo si potrebbe fare per regioni dove il clima fosse particolarmente rigido durante l'inverno: anche in questo caso, ritardare la germinazione a dopo la stagione sfavorevole aumenta le probabilità di sopravvivenza. Questa caratteristica di dormienza è di fatto molto ridotta nei domesticati, che non corrono questo tipo di rischi, non dovendo superare autonomamente alcuna stagione sfavorevole. Innanzitutto il seme dei domesticati non viene disperso, ma raccolto e immagazzinato secco e in ogni caso viene riseminato nella stagione favorevole. Una volta nel terreno è poi desiderabile che germi nel giro di pochi giorni, perché una germinazione tardiva ed erratica implicherebbe una crescita e una maturazione non sincrona della coltura, e quindi una ridotta produttività.

Per questo motivo, le colture presentano di solito una germinazione veloce, proprio perché questo è uno dei criteri con cui sono state selezionate per centinaia di anni se non millenni: le prime piante che emergono dal seme sono quelle che più facilmente andranno a completare il ciclo vitale, formeranno semi che verranno raccolti, mentre gli individui che rimangono dormienti per settimane o mesi, finiscono per crescere stentatamente essendo circondate da piante alte che sottraggono luce e nutrienti. La selezione durante la domesticazione è stata insomma per varianti con una dormienza ridotta, ma non abolita, perché un minimo di dormienza è necessaria durante la maturazione del seme. Quando infatti la dormienza venga completamente abolita, l'embrione germina nelle fasi finali di maturazione e inizia a crescere quando il seme è ancora sulla pianta madre: i mutanti in cui la dormienza è totalmente abolita sono detti vivipari e il carattere è estremamente deleterio, non potendo il seme essere immagazzinato da secco. I mutanti vivipari devono quindi essere costantemente riseminati non appena l'embrione inizia a crescere oppure, se la mutazione è recessiva, possono essere mantenuti come individui eterozigoti con un fenotipo normale, che segregano  $\frac{1}{4}$  di individui omozigoti ad ogni generazione. Il carattere nei domesticati richiede quindi una perdita solo parziale di funzione, che implica una maggiore rarità nella comparsa di mutazioni adeguate.

### CONSEGUENZE DELLA COMBINAZIONE DEI DUE CARATTERI

Immaginiamo adesso di combinare le due mutazioni tipiche della domesticazione (perdita della dispersione del seme e ridotta dormienza del seme) in un unico individuo, cereale o leguminosa che sia, e chiediamoci quale sia l'effetto sulla capacità della specie di sopravvivere in ambiente selvatico. La riflessione di un momento ci porta a concludere che tali individui sono estremamente inadatti a sopravvivere quando abbandonati alla selezione naturale: la non dispersione del seme infatti rende difficile che il seme raggiunga il terreno e venga interrato ad una profondità adeguata. Anche quando la spiga/pannocchia o il baccello cadessero a terra e venissero sotterrati per azione di un animale, la presenza ravvicinata di molti semi implica che, non appena le condizioni lo permettano, si verifichi la germinazione pronta e sincrona dei semi. Il risultato è quindi una forte competizione per le risorse (acqua, luce, nutrienti) tra plantule molto vicine e quindi una crescita stentata. Il fatto poi che i semi germinino prontamente comporta il dover subito fronteggiare una stagione poco favorevole (estate o inverno a seconda della

specie e delle zone climatiche). Questi concetti sono resi evidenti con alcune immagini (Fig. 4): una spiga di mais interrata dalla mietitrebbia durante il raccolto mostra parte dei semi già germinati a fine ottobre (Fig. 4a). Se le condizioni sono adatte, le piante possono crescere per diversi giorni (Fig. 4b) raggiungendo anche dimensioni notevoli (Fig.4c), ma per l'alta densità e le basse temperature non saranno mai capaci di arrivare a fiorire e ancora meno a far maturare il seme; alcune foglie sono state infatti già rovinate dai primi freddi e nel giro di pochi giorni le piante soccomberanno totalmente al freddo (Fig.4d) senza contribuire alla prossima generazione e si estingueranno. Tutti i semi che non sono riusciti a germinare per le condizioni, perché ad esempio sono rimasti fuori terra, diventano facile preda degli animali o soccombono a funghi e batteri (Fig. 4e).



*Figura 4. Effetto della sindrome da domesticazione sul mais. (a) Spiga rimasta per terra con parte dei semi appena germinati a fine ottobre; (b) plantule volontarie di pochi giorni che emergono intorno a una spiga interrata; (c) gruppo di piante in forte competizione con le foglie parzialmente danneggiate dal freddo; (d) gruppi di piante uccise dal freddo intenso a dicembre; (e) spiga in cui la maggior parte dei semi sono stati predati o sono ammuffiti.*



In sintesi, la domesticazione adatta le piante a vivere in un ambiente specifico, il campo coltivato, e solo in quello; si tratta di un ambiente fortemente antropizzato, da cui difficilmente riescono ad uscire. Detto altrimenti, la selezione umana e la selezione naturale spingono le piante in direzioni diverse e opposte, così che le colture e i selvatici si trovano agli antipodi dello spettro delle possibili configurazioni genetiche. Il passaggio dai selvatici alle colture è quindi in genere lento e possibile solo per accumulo graduale di mutazioni altrimenti deleterie. Anche il passaggio opposto, cioè la reversione di una specie coltivata a specie selvatica, è un passaggio raro ma non impossibile, soprattutto in considerazione del fatto che la diversità genetica delle colture è fortemente ridotta e quindi il materiale su cui la selezione può lavorare è piuttosto limitato.

Questo implica che le colture difficilmente sopravvivono quando abbandonate a sé stesse. Se oggi si decidesse, per una obnubilazione generalizzata, di non esercitare più l'agricoltura, ma di fare affidamento solo sulle piante che la natura spontaneamente ci offre, la maggior parte delle colture erbacee scomparirebbe nel giro di uno o pochi anni, avendo esse dei tassi di sopravvivenza, in assenza dell'intervento umano, nell'ordine di  $10^{-3}$ - $10^{-5}$  ad ogni generazione. Per la maggior parte delle piante arboree è chiaro che l'estinzione richiederebbe tempi più lunghi, nell'ordine di qualche decennio. In entrambi i casi è possibile che solo rari individui riescano a sopravvivere e stabilire popolazioni ferali (semi-selvatiche) in seguito al verificarsi di mutazioni che reintroducano i caratteri tipici dei selvatici.

### IL TERZO CARATTERE: METABOLITI SECONDARI

Un terzo tipo di carattere riscontrato frequentemente nei domesticati è il cambiamento nel contenuto di metaboliti secondari. In questa classe di modificazioni rientrano tutti i casi di riduzione di pesticidi naturali che conferiscono un carattere molto interessante per gli esseri umani, rendendo più commestibili gli organi sotto selezione (semi, frutti, tuberi, foglie ecc.).

Le piante contengono molte sostanze tossiche, allergeniche o antinutrizionali (Morandini, 2010). Ad esempio, una importante classe di pesticidi naturali è quella dei glucosidi cianogenici (Bolarinwa et al., 2016; Speijers, 1993). Si tratta di circa un centinaio di composti con struttura simile, derivanti da aminoacidi, che si riscontrano in oltre 2500 specie di piante, parte delle quali sono coltivate. Esempi di colture che accumulano tali composti sono diverse Rosaceae (mandorla, pesca, albicocca, mela ...), Poaceae (sorgo, bambù), Euforbiaceae (manioca), Leguminosae (cece e fagiolo di Lima), e altre specie ancora, sia tra le monocotiledoni (taro) e le dicotiledoni (lino).

In seguito all'attacco di erbivori, tali composti vanno incontro a idrolisi ad opera di glucosidasi specifiche presenti negli stessi tessuti vegetali o negli animali, e si riarrangiano, generando da una parte sostanze amare e cianuro dall'altra. Il cianuro è un veleno molto generale che blocca la respirazione a livello cellulare (si lega allo ione ferrico dell'eme della Citocromo C ossidasi e impedisce il trasferimento degli elettroni) e altri processi. Il fatto che le glucosidasi e i glucosidi siano compresenti negli stessi tessuti, ma in compartimenti separati, e che in seguito a rottura dei tessuti si produca cianuro, suggerisce che questi metaboliti abbiano come funzione primaria la difesa contro gli erbivori. La dose letale di cianuro nell'uomo è intorno a 0,5-3,5 mg/kg di peso corporeo. Questo significa che pochi semi di mandorla amara (il cui contenuto di HCN si aggira intorno a 1-2 mg/g) possono essere letali per un bambino ed infatti sono noti casi di intossicazione acuta e morte in seguito a consumo di semi di albicocca. L'effetto tossico dei glucosidi cianogenici si è reso ancora una volta evidente nell'estate del 2022 con la morte di oltre 50 vacche nel cuneese dopo che erano state fatte pascolare su piante di

sorgo stressato dalla siccità. È noto che in tali condizioni il sorgo coltivato ne accumula alte quantità nelle foglie.

Per diverse specie coltivate c'è stata una notevole riduzione nel contenuto di glucosidi cianogenici, ma si è verificata principalmente nelle parti consumate, ad esempio nei semi della mandorla, nei semi del fagiolo di Lima e nei tuberi della cassava. Nelle parti che non sono sotto selezione, perché non vengono consumate (per es. i semi di molte rosaceae come melo, pruno e pesco oppure le foglie e la corteccia del mandorlo), il livello può rimanere alto anche nelle specie coltivate. Un esempio particolarmente interessante è la cassava (Lebot, 2019), di cui esistono sia varietà amare (con un contenuto molto significativo di glucosidi cianogenici) che dolci. Le varietà amare sono comuni nelle zone in cui vengono usati particolari procedimenti per degradare i glucosidi ed eliminare il cianuro da essi rilasciato, rendendole così commestibili, mentre le dolci sono diffuse in zone dove vengono consumate dopo cottura senza questi procedimenti. Un altro esempio potrebbe essere l'alto contenuto di durrina nelle foglie del sorgo coltivato, addirittura superiore al sorgo selvatico, mentre i semi ne sono praticamente scevri, ma non essendoci (a nostra conoscenza) dati sul contenuto nei semi dei progenitori, non è possibile al momento trarre una conclusione certa. Comunque è stato già isolato un mutante di sorgo (Gruss et al., 2022) in cui è abolita la sintesi di durrina nelle foglie, così da ottenere cultivar e ibridi da foraggio che non siano pericolosi per il bestiame. Non sorprendentemente, gli animali sembrano preferire le piante senza glucosidi cianogenici (Gruss e Tuinstra, 2023). Questo tipo di manipolazioni possono quindi essere considerate come una forma di domesticazione avanzata, più precisa nei metodi e cosciente nelle intenzioni, ma ultimamente con gli stessi fini del miglioramento genetico classico.

Un altro esempio di riduzione di metaboliti tossici durante la domesticazione si è verificata nel lupino: le specie selvatiche accumulano fino all'8% di alcaloidi chinolizidinici nei semi, mentre le specie coltivate hanno in genere un contenuto inferiore allo 0,2%. In questo modo viene ridotta la tossicità e il sapore amaro, rendendo così i semi non solo sicuri dal punto di vista alimentare, ma anche appetibili (Gresta et al., 2017).

Dal punto di vista genetico, nel caso della mandorla, la mutazione che diminuisce drasticamente il contenuto di amigdalina del seme, rendendolo dolce (e quindi commestibile), è stata identificata come una semplice sostituzione di una C con una T, che trasforma l'aminoacido Leucina in posizione 346 della proteina bHLH2 in Fenilalanina. La proteina bHLH2 è coinvolta nell'attivazione dei geni della via metabolica dell'amigdalina e la mutazione in questione abolisce la sua funzionalità. Anche in questo caso, come per il carattere di non dispersione del riso (SH1), basta quindi il cambiamento di una singola base del DNA sull'intero genoma (circa 300-400 milioni di basi, a seconda della specie e della varietà) per ottenere un carattere interessante e favorevole per l'essere umano. Va sottolineato che se una specie presenta glucosidi cianogenici in qualche tessuto o organo (es. foglie o seme), questo significa che la via metabolica è presente a livello del genoma e potrebbe quindi essere riattivata per mutazione nelle parti commestibili. Per esempio, il mesocarpo della pesca (la parte carnosa del frutto che viene consumata come alimento) contiene amigdalina in quantità da 100 a 1000 volte inferiori rispetto al seme, ma comunque rilevabili (Lee et al., 2017). Per mutazione spontanea o più semplicemente in seguito a procedimenti di mutagenesi casuale o di incrocio e selezione usati tipicamente nel miglioramento genetico, è possibile che la funzionalità della via venga ripristinata e che una parte normalmente edibile diventi tossica. Si tratterebbe, almeno dal punto di vista dell'uomo, di un peggioramento e infatti questo tipo di caratteri è controllato dai breeder e i corrispondenti individui eliminati.

Il terzo tipo di modificazioni appena esemplificato (alterazioni nel metabolismo secondario), è un fenomeno del tutto generale nei domesticati e probabilmente è il tipo

di carattere più frequente riscontrabile in essi, anche se riguarda classi molto diverse di composti (alcaloidi, terpeni, glucosinolati, glucosidi cianogenici, composti fenolici...), così che non basterebbero molti libri per descriverli tutti.

### EFFETTI DEL TERZO CARATTERE

Il beneficio per l'uomo di identificare varianti genetiche con ridotto contenuto di sostanze con azione pesticida (cioè tossiche almeno verso qualche classe di organismi) nelle parti che vengono consumate è talmente evidente che non occorre soffermarsi: quelle parti diventano più commestibili non solo per gli esseri umani, ma anche per molti altri organismi. Alcuni esempi erano noti da lungo tempo, come il cotone senza ghiandole, che sono il luogo dove si accumulano terpenoidi tossici come il gossipolo. Tale cotone venne definito "incoltivabile" per la sua estrema tendenza a essere divorato dagli insetti parassiti (Rathore et al., 2020).

A conferma del ruolo di molti metaboliti secondari come sostanze tossiche e deterrenti per i parassiti, soprattutto gli erbivori, sono stati fatti molti esperimenti di genetica che hanno permesso di modularne il contenuto in modo preciso, ad esempio eliminando del tutto una via metabolica oppure trasferendola a specie che ne erano prive. La risposta di tali esperimenti è chiara ed incontrovertibile: quando si riduce il contenuto di metaboliti tossici, la pianta diventa più facile preda degli erbivori (sorgo, *Arabidopsis* e tabacco ad esempio con ridotti glucosidi cianogenici, glucosinolati alifatici e nicotina, rispettivamente), che causano un danno maggiore (Beekwilder et al., 2008; Steppuhn et al., 2004; Gruss et al. 2022); altri esempi sono facilmente identificabili in letteratura (es. Kariyat et al., 2019). Quando invece si ingegnerizza la sintesi di un metabolita tossico non normalmente presente in quella specie, ad esempio trasferendo la via della durrina dal sorgo all'*Arabidopsis*, si rende la pianta più resistente a specifici parassiti (Tattersall et al., 2001). Molti altri esempi sono disponibili (Shlichta et al., 2018; Gopalakrishnakone et al., 2020).

Oltre ai metaboliti secondari, numerose altre sostanze vengono accumulate per difendere le piante dagli erbivori, sia di natura proteica, come gli inibitori di proteasi e amilasi o le lectine, sia di tipo non proteico, come l'acido fitico o i tannini (Gopalakrishnakone et al., 2020). Diverse sostanze non sono direttamente tossiche, ma interferiscono con la nutrizione degli animali che si cibano delle piante. È evidente che anche una riduzione nel contenuto dei fattori antinutrizionali, al pari di quella dei pesticidi, rende la pianta più facile preda di erbivori e parassiti, quando presenti, e quindi non fa altro che esacerbare l'effetto indebolente dei primi due caratteri tipici della domesticazione sopra descritti.

Con le parole di commento di Amanda Tromans sul lavoro di Steppuhn sulla nicotina (Tromans, 2004), "la conclusione ineludibile è che metaboliti secondari come la nicotina, sebbene non siano essenziali per la crescita in condizioni normali e per la riproduzione, tuttavia danno un contributo significativo all'ecologia". Visto dalla parte delle colture, qualsiasi riduzione in tali metaboliti è altamente probabile che renda la pianta più debole in presenza di parassiti (per es. insetti e/o microbi). Il corollario molto interessante che ne discende è quindi il seguente: se la domesticazione tende a ridurre il contenuto di pesticidi naturali, almeno in alcune parti, allora le piante coltivate sono per questo motivo più deboli rispetto alle controparti selvatiche. Ma se sono più deboli, se sono più facile preda di erbivori e di microrganismi, allora occorre difenderle di più, cioè proteggerle. Possiamo discutere su quale sia la modalità più efficace per proteggerle, quella che ci consente di ridurre i rischi sanitari e ambientali, per esempio usando agrofarmaci oppure i metodi più basati sulla biologia e l'interazione con altre specie (lotta biologica), ma sicuramente non sarebbe sensato pretendere di tornare indietro introducendo tout court

i geni per la biosintesi di pesticidi naturali, come il cianuro, o rafforzandone la sintesi e l'accumulo, se già presenti. Avremmo sicuramente piante più resistenti ma che diventano tossiche anche per l'uomo e gli animali, almeno oltre una certa dose. Risulta invece ben più sensato introdurre dentro alle piante pesticidi molto specifici a base proteica, come le tossine Bt, prodotte dal batterio *Bacillus thuringensis*, che risultano relativamente innocui per l'uomo e che sono facilmente biodegradabili. Un approccio alternativo e intelligente è quello di indagare nel dettaglio la biologia del parassita e di cercare di modificare la pianta per ridurre la crescita o il danno. Un bellissimo esempio in tal senso è l'utilizzo dei mutanti omeotici fiorali per confondere i tripidi e ridurre il loro tasso di riproduzione e quindi il danno (Kater et al., 2003). Un altro approccio intelligente è ridurre il contenuto di pesticidi naturali in modo selettivo e limitatamente alle parti che interessano. Un bell'esempio in tal senso è il cotone con la riduzione specifica nel seme del contenuto di gossipolo (Rathore et al., 2020), un carattere che è stato possibile ottenere con la tecnica degli RNA interferenti. Raggiungere lo stesso risultato attraverso mutazione spontanea o mutagenesi casuale sarebbe stato estremamente difficile e costoso, se non impossibile.

Una classe analoga, ma opposta, di mutazioni, riguarda le colture particolarmente ricche di nutrienti – che per questo sono molto appetibili per l'essere umano e per molti animali – come vitamine o loro precursori (carotenoidi, vitamina C ecc.), zuccheri e loro polimeri (amido, fruttani), proteine e grassi. Quanto questi caratteri siano stati fatti oggetto di selezione diretta durante la domesticazione non è chiaro, ma poiché molte di queste sostanze hanno valore nutritivo, è probabile che vi sia stata selezione positiva e che questi caratteri abbiano un effetto sulla capacità di sopravvivenza della specie per due motivi: innanzitutto, esiste un compromesso (trade-off) nell'uso dei fotosintati per la sintesi di composti di riserva e per la crescita o la difesa; se la pianta “investe” più risorse (fotosintati e nutrienti) nella biosintesi di vitamine, proteine, olii e carboidrati, ne avrà necessariamente meno a disposizione per la crescita e per la difesa. In secondo luogo, le colture più ricche di nutrienti sono automaticamente preferite non solo dall'uomo, ma anche da molti animali (es. insetti e mammiferi), microbi e altri parassiti, quindi sono più facile preda e devono essere difese più strenuamente.

Riguardo le sostanze colorate (carotenoidi, antociani), è probabile che la diversità di colore in molte colture – nel mais e nel cavolfiore, per fare solo due esempi – sia stata ricercata per motivi estetici, ma abbia avuto ricadute positive sulle popolazioni che se ne cibavano, favorendo così la propagazione delle colture.

### ALTRI CARATTERI

Le piante coltivate possono mostrare modifiche in molti altri caratteri, che ci limitiamo ad elencare, che riguardano soprattutto la struttura della pianta (altezza, accostamento, dominanza apicale, portamento), le risposte all'ambiente (necessità di un periodo di freddo per la germinazione e la transizione fiorale, dipendenza del tempo di fioritura dal fotoperiodo) e la riproduzione (sterilità, grado di determinazione dei meristemi, dimensione di fiori, semi, frutti o di altre parti, e sincronia nella maturazione). Molti di questi caratteri sono stati selezionati migliaia di anni fa, altri sono acquisizioni più recenti (es. nanismo) e alcuni sono frutti recentissimi dell'applicazione delle moderne biotecnologie (Pigna e Morandini, 2017). È importante sottolineare che il ‘genome editing’ permette di raggiungere la domesticazione di piante ancora selvatiche in pochi mesi, come testimoniato da diversi esempi pubblicati negli ultimi anni (Curtin et al., 2022).

## PERCHÉ SINDROME?

L'insieme dei caratteri della domesticazione è collettivamente chiamato "sindrome da domesticazione", perché il risultato della domesticazione è una forma di "malattia complessa" che colpisce la pianta e la rende meno competitiva, ma le cui molteplici facce sono in qualche modo "frutto di un'unica entità morbosa". Ogni nuovo carattere selezionato nelle colture si traduce quasi sempre in un nuovo handicap, spesso grave, che deve essere compensato dalle cure umane e che richiede nuove soluzioni: per esempio, la riduzione della taglia, tipica della rivoluzione verde, rende la pianta meno capace di vincere la competizione per la luce con le altre piante e quindi richiede un maggior controllo delle erbacce. Un altro carattere evidente in questo senso è la selezione di specie o varietà partenocarpiche (che formano frutti apireni, cioè senza semi) o comunque incapaci di riproduzione sessuale, come banane, uva, ananas e clementine. Una pianta sterile richiede forme di propagazione vegetativa (talee, polloni, innesti...etc.), senza le quali l'individuo si estinguerebbe in poco tempo. Solo l'intervento dell'uomo facilita la propagazione e il mantenimento di tali varietà. Analogamente, molte colture sono generate per ibridazione tra specie di ploidia diversa. L'ibrido cresce, ma non riesce a formare semi fertili a causa dell'appaiamento diseguale dei cromosomi alla meiosi. Solo il raddoppio del numero di cromosomi e quindi della ploidia permette di recuperare la fertilità, come avvenuto per le diverse specie di triticale sviluppate negli ultimi 100 anni.

## SONO GENETICAMENTE MODIFICATE?

Una conclusione solida a cui possiamo giungere sulla base degli esempi e della discussione fin qui fatta, è che le piante coltivate non esisterebbero se l'uomo non le avesse selezionate e propagate. Non solo, ma possiamo spingerci oltre e arrivare a una importante seconda conclusione: la domesticazione implica delle modifiche genetiche e quindi le piante coltivate sono geneticamente modificate nel senso vero dell'espressione dal punto di vista della lingua italiana, non nel senso della definizione legale (che viene applicata principalmente agli organismi modificati con l'ingegneria genetica), ampiamente adottata dal mondo dei mezzi di comunicazione e purtroppo anche dalla comunità scientifica, forse proprio come conseguenza della sua popolarità presso il pubblico generale. Le piante coltivate sono geneticamente modificate perché hanno subito modifiche genetiche spesso semplici e limitate dal punto di vista della sequenza, ma cruciali a modificarne il comportamento rispetto all'ambiente e la possibilità di sopravvivenza. Sostenere che solo gli OGM siano geneticamente modificati e non innanzitutto le piante coltivate in quanto tali, è una truffa linguistica a cui la comunità scientifica ha cominciato ad opporsi - ma forse troppo tardi - e una presa in giro. Ristabilire l'esattezza dei termini sarebbe il primo modo per riportare serietà nel dibattito e, se fosse possibile, anche nella legislazione.

## SONO NATURALI?

Se la domesticazione è solitamente così invalidante, sorge spontanea la domanda se una pianta coltivata possa essere considerata ancora una pianta naturale. Prendendo per buona la definizione di naturale come qualcosa che avviene anche in assenza dell'intervento umano, allora siamo costretti a rispondere di no. Le piante coltivate non possono più essere considerate come naturali. Le piante coltivate non esisterebbero se l'uomo non le avesse selezionate e continuato a preservarle e propagarle per tutto il tempo attraverso l'agricoltura e più recentemente attraverso le banche di germoplasma. Risulta allora evidente che cercare di convincere i consumatori, attraverso la pubblicità, che le piante o i loro prodotti sono 100% naturali è un'operazione falsa di puro marketing.

La riflessione su cosa sia naturale e cosa non lo sia deve essere fatta sia in ambito politico che sociale, perché si ripercuote anche sull'agricoltura e la sua regolamentazione. Non pretendiamo certo di farla in questa sede e in poche righe, ma la riflessione richiede innanzitutto che la persona desiderosa di discuterne abbia nella propria mente una definizione chiara di natura. Sarebbe opportuno che su questa base si ricominciasse a riflettere se l'uomo faccia parte della natura, se esista una specialità dell'uomo e, nel caso la si riconosca, su cosa si fondi.

### RIFLESSIONE SUL METODO

È certamente realistico immaginare che si possano verificare mutazioni in una coltura che facciano revertire la sequenza alla condizione iniziale, cioè a un carattere selvatico. O ancora che si verifichino mutazioni aggiuntive (soppressori extragenici) capaci di compensare l'effetto di mutazioni tipiche della domesticazione e quindi che si recuperi di nuovo il carattere iniziale, seppure con una combinazione allelica differente. Ne consegue che una mutazione non è desiderabile solo per il fatto che sia spontanea e naturale. In modo analogo una mutazione creata con il genome editing o per cisgenesi può risultare rischiosa: è più che fattibile ad esempio esprimere la versione selvatica del gene bHLH del mandorlo nei semi di un mandorlo coltivato portando così all'accumulo di glucosidi cianogenici. Non è quindi il metodo che ci garantisce l'innocuità o la salubrità del prodotto, ma solo l'esame delle modificazioni introdotte in ciascun caso specifico. E quanto più circoscritta e precisa è la modificazione introdotta, tanto più facile sarà prevedibile l'effetto. È quindi insensato normare a livello parossistico le tecnologie più precise e predicibili come la transgenesi ed il genome editing, rispetto alle tecnologie più imprecise, come la mutagenesi casuale, che introducono magari migliaia o milioni di mutazioni per individuo. Ciò che conta è il risultato (il carattere ottenuto). E se il risultato fosse uguale, perché una via sarebbe pericolosa (es. la transgenesi) e l'altra innocua (la mutagenesi casuale)?

### CONCLUSIONI

La domesticazione permette di aumentare grandemente la produttività delle piante, ma le indebolisce rendendole dipendenti dalla cura umana. È indiscutibile che la domesticazione sia storicamente passata attraverso la modificazione genetica di pochi ma cruciali caratteri e non c'è discussione che nel passato siano stati usati molti metodi per introdurre mutazioni, cioè modificare geneticamente le colture.

Se la mutazione di un nucleotide su 300 milioni cambia drasticamente la riproduzione o la tossicità di una coltura, è possibile pretendere che l'ibridazione tra frumento e segale e il raddoppio dei geni sia scevra da rischi? Non invociamo qui l'estensione alla mutagenesi casuale o mirata delle norme (eccessive e costose) che sono state applicate alla transgenesi negli ultimi 20 anni, ma l'adozione di normative che concentrano l'attenzione sui caratteri effettivi introdotti nella pianta, ben consci che abbiamo alle spalle una grande conoscenza sui pericoli connessi con le piante e sulle loro cause, cioè le sostanze connesse a tali pericoli (tossine, allergeni e fattori antinutrizionali). In sintesi, è ora di passare da una normativa tutta concentrata sul processo usato per creare una nuova varietà a una normativa che si concentri sui caratteri e sui rischi noti delle colture, che sono peraltro pochi se paragonati alle piante selvatiche.

Perché quindi tutta l'opposizione insensata verso le biotecnologie applicate in agricoltura che abbiamo sperimentato negli ultimi 3 decenni? Su questo fenomeno i posteri emetteranno forse una sentenza su quale sia stata l'origine e la motivazione di tanta opposizione, ma fin da oggi possiamo, in modo analogico, applicare a tale opposizione un giudizio espresso sugli anni di piombo da Saverio Allevato e Pio Cerocchi: "Un desiderio

vero, quando non fa i conti con la realtà, ma imbrocca la strada dell'utopia irrazionale, diventa menzogna, e non può che condurre alla follia omicida e all'autodistruzione”.

## BIBLIOGRAFIA

- Allevato S. e P. Cerocchi (2009) “La P38 e la mela”, ed. ITACA, p.173
- Arnaud N, Lawrenson T, Østergaard L, Sablowski R. (2011) The same regulatory point mutation changed seed-dispersal structures in evolution and domestication *Curr Biol.* 21:1215-9.
- Beekwilder J, van Leeuwen W, van Dam NM, Bertossi M, Grandi V, Mizzi L, Soloviev M, Szabados L, Molthoff JW, Schipper B, Verbocht H, de Vos RC, Morandini P, Aarts MG, Bovy A. (2008) The Impact of the Absence of Aliphatic Glucosinolates on Insect Herbivory in Arabidopsis. *PLoS One.* 3: e2068.
- Bolarinwa IF, Oke MO, Olaniyan SA, Ajala AS. 2016. A Review of Cyanogenic Glycosides in Edible Plants. *Toxicology - New Aspects to This Scientific Conundrum.* InTech; 2016. <http://dx.doi.org/10.5772/64886>
- Curtin S, Qi Y, Peres LEP, Fernie AR, Zsögön A. (2022) Pathways to de novo domestication of crop wild relatives. *Plant Physiol.* 188:1746-1756.
- Gresta F., Wink, M., Prins, U., Abberton, M., Capraro, J., Scarafoni, A., Hill, G. (2017). Lupins in European agriculture. In: Murphy-Bokern, D., Stoddard, F. and Watson, C. (Eds.). *Legumes in cropping systems.* CABI.
- Gruss SM, Ghaste M, Widhalm JR, Tuinstra MR. (2022) Seedling growth and fall armyworm feeding preference influenced by dhurrin production in sorghum. *Theor Appl Genet.* 135:1037-1047.
- Gruss SM, Tuinstra, MR (2023) Preference of dhurrin-free sorghum by ewes. *Purdue University Research Repository.* [doi:10.4231/A2WW-EF74](https://doi.org/10.4231/A2WW-EF74)
- Kariyat RR, Gaffoor I, Sattar S, Dixon CW, Frock N, Moen J, De Moraes CM, Mescher MC, Thompson GA, Chopra S. (2019) Sorghum 3-Deoxyanthocyanidin Flavonoids Confer Resistance against Corn Leaf Aphid. *J Chem Ecol.* 45:502-514.
- Kater MM, Franken J, Inggamer H, Gretenkort M, van Tunen AJ, Mollema C, Angenent GC. (2003) The use of floral homeotic mutants as a novel way to obtain durable resistance to insect pests. *Plant Biotechnol J.* 1:123-7.
- Konishi S, Izawa T, Lin SY, Ebana K, Fukuta Y, Sasaki T, Yano M. (2006) An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science* 312:1392-1396.
- Lebot V. (2019) Cassava: origin and history 3-11, ch.1 in “Tropical Root and Tuber Crops”, 2nd Edition. <https://www.thoughtco.com/cassava-manioc-domestication-170321>
- Lee SH, Oh A, Shin SH, Kim HN, Kang WW, Chung SK. (2017) Amygdalin Contents in Peaches at Different Fruit Development Stages. *Prev Nutr Food Sci.* 22(3):237-240. doi: 10.3746/pnf.2017.22.3.237.
- Morandini P. (2010) Inactivation of allergens and toxins. (2010) *New Biotechnol.* 27:482-493.
- Gopalakrishnakone P., Carlini CR, Ligabue-Braun R, editors (2020) *Plant Toxins.* Springer Dordrecht.
- Pigna G., Morandini P. (2017) Domestication of new species, in “More Food: Road to Survival” DOI: 10.2174/97816810846711170101
- Rathore, K. S., Pandeya, D., Campbell, L. M., Wedegaertner, T. C., Puckhaber, L., Stipanovic, R. D., et al. (2020). Ultra-low gossypol cottonseed: selective gene silencing opens up a vast resource of plant-based protein to improve human nutrition. *Crit. Rev. Plant Sci.* 39 (1), 1-29.
- Shlichta JG, Cuny MAC, Hernandez-Cumplido J, Traine J, Benrey B (2018) Contrasting consequences of plant domestication for the chemical defenses of leaves and seeds in lima bean plants. *Basic Appl Ecol.* 31:10-20.
- Speijers G. (1993) Cyanogenic glycosides. *Food Additive Series No. 30.* Geneva: JECFA. <https://www.inchem.org/documents/jecfa/jecmono/v30je18.htm>

- Steppuhn A, Gase K, Krock B, Halitschke R, Baldwin IT. (2004) Nicotine's defensive function in nature. *PLoS Biol.* 2:E217. doi: 10.1371/journal.pbio.0020217.
- Tattersall DB, Bak S, Jones PR, Olsen CE, Nielsen JK, Hansen ML, Høj PB, Møller BL. (2001) Resistance to an herbivore through engineered cyanogenic glucoside synthesis. *Science.* 293:1826-8.
- Tromans A. (2004) The benefits of nicotine. *Nature* 430, 980. <https://doi.org/10.1038/430980a>.