

Genecologia e plasticità fenotipica in alberi forestali

La plasticità fenotipica è il tema del nostro incontro, argomento che negli ultimi 15 anni ha avuto un amplissimo e rinnovato interesse. Gli alberi forestali sono un efficace campo di indagine per comprendere il significato del tema. La genecologia è stato il primo approccio con cui, nel mondo degli alberi forestali, è stato affrontato il problema, attraverso una sperimentazione di vasta portata i cui risultati possono essere di grande aiuto scientifico se non altro per aver contribuito a creare materiale di studio di notevole interesse.

Gli alberi forestali, per le loro dimensioni, sono i *driver* dell'estetica e della funzionalità delle foreste, raccogliendo in sé un forte effetto domino, capaci di realizzare "profili viventi" di oltre cento metri in altezza controllando e conservando un tasso elevatissimo di biodiversità epigea e ipogea. La speciazione delle specie attuali risale a milioni di anni fa (Terziario), ma è durante il Pleistocene (ultima glaciazione) che si è "stabilizzata" la loro attuale ricchezza genetica. Dispongono di sistemi riproduttivi di tipo assortativo molto raffinati tesi ad assicurare una discendenza spesso derivante da esoincrocio e da un grande potere dispersivo (polline e semi) con massimi elevatissimi anche se discontinui nel tempo. Costituiscono spesso ampie popolazioni (in Europa l'areale di distribuzione naturale del pino silvestre, *Pinus sylvestris* L., spazia dalla Turchia alla Penisola di Kola e oltre la catena degli Urali) caratterizzate da elevata variabilità inter e intrapopolazione. Le dimensioni genomiche sono elevate anche se possono variare enormemente. La ricerca in questo settore, anche se iniziata solo recentemente, procede con intensità con particolare riguardo agli aspetti relativi

* Dipartimento di Gestione dei Sistemi Agrari, Alimentari e Forestali (GESAAF), Università di Firenze

** Dipartimento di Scienze delle Produzioni Agroalimentari e dell'Ambiente (DISPAA), Università di Firenze

alla ridondanza dei contenuti genomici codificanti e non codificanti e sull'origine della complessità. Anche per questi motivi gli alberi forestali, possono essere considerati specie modello da utilizzare per la comprensione della separazione tra forze selettive di tipo evuzionistico da quelle di tipo probabilistico nella selezione naturale. Sono organismi longevi, con stadi di sviluppo ben differenziati (oltre 4000 anni per il *Pinus aristata* Engelm.) e quindi caratteristici per la loro immobilità. Questa permanenza obbligata non può essere casuale. È probabile che si sia instaurata attraverso un percorso evolutivo che assegnava ai singoli componenti un ruolo funzionale preciso, e che portava all'affermazione dei genotipi più adatti ai vari cambiamenti creando una strutturazione genetica intraspecifica differenziata per effetto dell'azione congiunta dei fattori evolutivi. Tra l'altro le singole specie hanno un basso livello di domesticazione (piante agrarie >10.000 anni *vs* alberi forestali <100 anni). In vero a livello globale il rapporto uomo/foresta è stato fortemente conflittuale ed è iniziato oltre 10.000 anni fa! Le azioni perturbatrici hanno riguardato l'eliminazione e la sostituzione della foresta con altri tipi di uso del suolo in modo temporaneo (uso agricolo) o permanente (urbanizzazione), ovvero la loro frammentazione e/o marginalità. Anche l'applicazione di modelli selvicolturali tesi al rispetto e alla conservazione della funzionalità del bosco (*closed to nature silviculture*), non possono prescindere da un'azione di erosione genetica/fenotipica, per cui non si possono escludere azioni perturbatrici sulle dinamiche evolutive con effetti negativi dovuti alla deriva genetica.

In riferimento a queste ultime considerazioni e ai crescenti allarmi sulle possibili conseguenze degli effetti del cambiamento globale sugli organismi viventi, ha ripreso vigore lo studio della plasticità fenotipica.

I sistemi naturali sono stati profondamente trasformati dalle attività umane fin dal XIX secolo, ma negli ultimi decenni, questi cambiamenti si stanno verificando a un ritmo senza precedenti. Per cambiamento globale si intende ogni cambiamento antropogenico ambientale che altera l'atmosfera, gli oceani e i sistemi terrestri, comprese quelle modifiche che, anche se si verificano a livello locale, hanno effetti globali o sono così diffuse da essere considerate globali. In tal senso le componenti del cambiamento globale, i *drivers*, possono essere raggruppati in cinque categorie: i) cambiamenti climatici, ii) cambiamenti di uso del suolo, iii) sovrasfruttamento, iv) inquinamento, v) introduzione di specie aliene invasive.

Come le specie vegetali rispondono a questi nuovi e complessi scenari ambientali e quali meccanismi saranno coinvolti nel processo?

Le variazioni climatiche stanno alterando gli ambienti in cui tutti gli organismi si sviluppano e vivono. Le specie vegetali, in genere, e gli alberi forestali,

in particolare, sono e sono stati in grado (variazioni climatiche passate del Pleistocene) di adattarsi a nuove condizioni attraverso la plasticità fenotipica, l'adattamento per selezione naturale o la migrazione per seguire le condizioni alle quali sono più adattati (queste opzioni non si escludono a vicenda).

La plasticità fenotipica è uno dei meccanismi proposti per quelle specie che possono «persistere» facendo fronte a queste rapide variazioni ambientali. I singoli organismi possono modificare lo sviluppo, la fisiologia, la crescita a seconda delle condizioni ambientali. In tal senso la plasticità fenotipica si può intendere come la capacità di un dato genotipo di esprimere fenotipi diversi in differenti ambienti. Fino al secolo scorso la risposta fenotipica ambientale è stata considerata come «rumore ambientale» che oscurava le «vere» caratteristiche genetiche dell'organismo.

Nel 1971 sulla rivista «Taxon», Olof Langlet, professore emerito del Dipartimento di *Forest Genetics* di Stoccolma, pubblica un lavoro dal titolo *Two Undred Years Genecology* in cui vengono illustrate le vie miliari della genecologia, disciplina che si sviluppa a partire dalla metà del XVIII secolo con le prime esperienze condotte dall'ispettore-generale della Marina Francese, ma anche botanico, agronomo e fondatore della botanica forestale, H.L. Duhamel du Monceau (1745-1755), sul comportamento di differenti provenienze di pino silvestre, specie di interesse per i cantieri navali. Il termine genecologia, coniato da Turesson (1923), è la sintesi di *Gene* dal greco *genos*=razza ed *ecology*. La genecologia (Turesson, 1923) si riferisce allo studio dei caratteri adattativi che operano nell'interazione tra l'organismo e il suo ambiente a livello individuale e di popolazione, ovvero tutti quei processi a livello di popolazione che sono alla base della micro-evoluzione. In altri termini è l'interazione tra genotipo e ambiente a livello di popolazione, definita da Bennett (1964) come la comprensione e il controllo dell'interazione tra la variabilità genetica adattativa e le forze della selezione naturale («*the genotype-environment interaction at the population level. This is the province of genecology*»; Bennett, 1965).

Da un punto di vista applicativo la genecologia si concretizza nella selezione razziale e si realizza attraverso le «prove di provenienze» che vengono sviluppate con l'obiettivo di individuare le migliori razze per caratteri adattativi e fenotipici di pregio, di alto valore selvicolturale (gestione produttivistica, rimboschimento, introduzione di specie). Pioniere delle ricerche sperimentali sulle provenienze degli alberi forestali è Pierre Philippe André de Vilmorin (1862), che nel 1820 realizza, presso l'arboreto a Les Barres in Francia, prove comparative di pino silvestre quasi copiando quanto aveva intrapreso anni prima Duhamel du Monceau. Lo sviluppo mondiale delle prove di prove-

nienze ha riguardato quasi tutte le principali specie di alberi forestali. Gli intensi scambi di conoscenze e l'interesse strategico riconosciuto alla selezione razziale hanno consentito la realizzazione di programmi internazionali specifici sotto l'egida della IUFRO (*International Union of Forest Research Organizations*) che seguono procedure codificate.

Solo recentemente la plasticità è stata riconosciuta come «diversità fenotipica», come capacità di un dato genotipo di esprimere fenotipi diversi in diversi ambienti. Questa nuova consapevolezza ha portato a una ridefinizione del genotipo come un repertorio di «potenziali» fenotipi di risposta alle contingenze ambientali o «norma di reazione», piuttosto che un progetto per un unico risultato «fisso». Il fenotipo è il risultato di complessi sistemi di sviluppo sinergici, influenzati da più geni che interagiscono e dei loro prodotti genici, nonché da ambienti interni ed esterni dell'organismo.

La plasticità fenotipica di tratti funzionali è sotto controllo genetico, e quindi è soggetta a meccanismi evolutivi, quali la selezione naturale o la deriva.

Anthony D. Bradshaw (2006), *invited speaker al 14th New Phytologist Symposium*, inizialmente si dichiara quasi indispettito dell'accettata affermazione del controllo genetico della plasticità fenotipica in quanto capace di creare confusione su «*what a genotype 'really' was – in other words how show its characteristics could be defined*». Successivamente riconosce che l'abilità del genotipo a cambiare il fenotipo indica, in contrapposizione, la stabilità genotipica, ovvero la capacità intrinseca di un genotipo di manifestare, in condizioni ambientali differenziate, debolezza nei confronti di perdita di *fitness*, ma anche potenza dei meccanismi che la esaltano.

Si può dimostrare che una pianta che vive in un ambiente non adatto e che quindi fenotipicamente si presenta in condizioni che potrebbero essere ritenute precarie per la sua sopravvivenza, in effetti si manifesta in quella figura fenotipica che è quella adatta alla sopravvivenza come risultato dell'interazione genotipo/ambiente. Pensiero questo già espresso nel passato e riportato da un'ampia letteratura. Di interesse è scoprire i processi molecolari a livello metabolico e biochimico, che presiedono il *range* del limite di separazione tra acclimatazione (plasticità fenotipica) e adattamento (evoluzione).

Una delle caratteristiche più importanti del cambiamento globale antropogenico è che sta portando a una nuova serie di scenari ambientali che le piante possono non aver sperimentato prima, creando nuovi e forti pressioni selettive. Se le nuove condizioni ambientali sono diverse dalle condizioni originali, alcuni caratteri funzionali di plasticità potranno essere utili e quindi selezionati a favore della sopravvivenza. Tuttavia, perché l'evoluzione della plasticità fenotipica via

selezione naturale possa verificarsi, diverse condizioni devono essere soddisfatte: (i) la presenza di eterogeneità ambientale; (ii) la variabilità genetica entro popolazione per la plasticità dei caratteri funzionali, cioè, diversi genotipi rispondono in modo diverso alla stessa serie di ambienti; (iii) perché la plasticità sia adattativa, e quindi selezionata, deve avere un impatto sulla fitness della pianta.

È generalmente accettato che alti livelli di variabilità genetica all'interno delle popolazioni naturali possono migliorare il potenziale di «resistere» e adattarsi a nuovi cambiamenti ambientali biotici e abiotici, tra cui la tolleranza del cambiamento climatico. Una parte di questa variabilità genetica determina la capacità delle piante di percepire i cambiamenti nell'ambiente e produrre una risposta plastica. Ad esempio, la variabilità genetica nei geni che codificano per i sensori di temperatura e fattori di trascrizione che regolano vernalizzazione possono aiutare le popolazioni ad adattarsi ai cambiamenti di temperatura. La plasticità, quindi, è in grado sia di fornire un cuscinetto verso cambiamenti climatici rapidi e assistere il rapido adattamento. La capacità di un organismo di esprimere plasticità in un determinato tratto deve essere mediata a livello molecolare.

Sino a ora sono stati ampiamente descritti gli impatti a cui le diverse piante sono sottoposte dovuti ai cambiamenti nella concentrazione atmosferica di CO₂, temperatura dell'aria e dell'acqua, delle precipitazioni, e anche la quantità di radiazione solare che raggiunge la superficie terrestre, modificati a causa delle attività umane.

È importante sottolineare che la maggior parte delle specie vegetali affrontano contemporaneamente molteplici *drivers* di cambiamento globale. Nel complesso, il cambiamento climatico ha dimostrato di influenzare la fenologia, l'abbondanza e la distribuzione delle specie vegetali, e la composizione delle comunità vegetali. Altri aspetti del cambiamento globale che hanno ricevuto grande considerazione sono il cambiamento di uso del suolo e lo sfruttamento eccessivo, che alterano la complessità di reazioni e interazioni degli ecosistemi.

Studi in ambiente controllato su genotipi di faggio (Paffetti et al., 2011) allevati con alti livelli di CO₂ o su genotipi di pioppo (Mara et al., 2010) sotto alti livelli di UVB, hanno evidenziato profili diversi di geni differenzialmente espressi, ma lo stesso si è potuto mettere in evidenza in individui con lo stesso genotipo. Quest'ultimo fenomeno sembra (studi più approfonditi sono ancora in corso) legato a un'espressione di copie diverse (famiglie multigeniche) dello stesso gene chiave di risposta alla variazione ambientale.

Più in generale la plasticità è la capacità di un individuo o di una popolazione ad adattarsi ai cambiamenti ambientali. Essa ingloba una plasticità

fisiologica (*physiological plasticity*) che coinvolge la capacità adattativa che si estrinseca attraverso modifiche fisiologiche interne e una capacità genetica di adattamento (*genetic plasticity*) che è promossa da cambiamenti nelle frequenze genetiche (Wright, 1962; Wright, 1969). In effetti anche i processi e le funzioni fisiologiche sono controllati da una componente genetica per cui si intuisce come i geni, o complessi di geni, siano il motore che promuove la plasticità.

I cambiamenti fenotipici rappresentano l'espressione visiva, che è quantificabile, dei caratteri che sono soggetti a cambiamenti quale conseguenza dell'adattamento.

La genetica quantitativa prende in esame queste modifiche dei caratteri, che vengono stimate attraverso i valori di ereditabilità che indica quanto quel carattere, che si manifesta diverso, sia sotto controllo genetico.

A livello di popolazione le caratteristiche della distribuzione delle frequenze genetiche (*genetic profile*) possono risultare di importanza come indicatori dei più rilevanti processi di natura adattativa ed evolutiva.

In situazioni di drastici cambiamenti ambientali che possono determinare diffuse estinzioni di specie, queste conoscenze appaiono necessarie in quanto indispensabili per preservare la capacità adattativa delle popolazioni che rappresentano lo scrigno della variabilità genetica degli organismi viventi.

Così anche le conoscenze sulla filogenetica, che potrebbero apparire, in una valutazione non sufficientemente ponderata, di secondaria importanza nei confronti della plasticità, svolgono un ruolo robusto per la definizione delle strategie che riguardano le modalità di campionamento (*sampling strategy*) delle popolazioni ai fini della salvaguardia delle risorse genetiche.

Riprendendo quanto riportato in precedenza sul ruolo delle prove di provenienze, appare evidente l'utilità del contributo scientifico che hanno recato e che possono recare nel futuro. Una forte motivazione che favorì la diffusione di questi studi i cui risultati rappresentavano anche la garanzia scientifica di correttezza nella scelta e introduzione di nuove specie al di fuori del loro areale naturale di distribuzione, risiedeva nel desiderio di conoscere la distribuzione della variazione spaziale ed ecologica della variabilità genetica e di descrivere e comprendere le caratteristiche adattive di popolazioni e specie. D'altra parte si deve considerare anche un aspetto pratico legato alle peculiarità degli alberi forestali: quale tipo di ambiente controllato si sarebbe dovuto progettare e realizzare per avere la conferma sperimentale di possibili adattamenti a differenti ambienti (plasticità – adattamento – geni coinvolti e loro regolazione ed espressione) in esperimenti per alberi? La strada scelta per ottenere le risposte richieste fu quella di spostare le popolazioni (o copie ve-

getative) in tanti differenti ambienti, individuati in base ad analisi congiunte sulle esigenze autoecologiche delle singole specie e sulle caratteristiche stazionali (valutazione di parallelismo ambientale), e studiarne il comportamento. In quel momento l'interesse era rivolto principalmente a una valutazione dei caratteri di alto valore economico – sopravvivenza/mortalità, accrescimento, resistenza a stress biotici e abiotici, presenza di caratteri fenotipici di pregio (dirittezza e forma del fusto, dimensione dei rami, ecc.), ma anche alla ricerca di quelle popolazioni ad alta specializzazione per specifici ambienti e quelle caratterizzate da una costante superiorità (razze nobili).

Oggi le nuove tecnologie consentirebbero di affrontare studi sui processi funzionali e sui geni che li controllano.

Tutto questo ci porta a sottolineare ancora una volta il ruolo e quindi anche il valore, che riveste la diversità genetica nei confronti della sopravvivenza delle specie. Il concetto sopra indicato che identifica a livello genetico la popolazione come lo scrigno della diversità, ci pone in primo piano il fatto che i componenti interfecondi della popolazione danno origine a discendenze diverse e manifeste nel polimorfismo che sarà distintivo per alcuni fenotipi ovvero con variazioni continue in relazione alla tipologia dei geni di riferimento, e che questo susseguirsi nel tempo di nuovi *pool* genici sotto l'azione congiunta dei fattori evolutivi, realizza la strutturazione genetica intraspecifica (numero dei loci polimorfici, numero degli alleli, relazioni di dominanza, architettura genetica, distribuzione spaziale delle varianti genetiche).

Comprendere i meccanismi capaci di mantenere i polimorfismi richiesti per la conservazione della plasticità all'adattamento anche ai cambiamenti imprevedibili, non noti, ma che potrebbero accadere, è una sfida che dovrebbe essere vinta in tempi brevi. Restano presenti alcuni colli di bottiglia che acquistano particolare peso nel caso degli alberi forestali. Come già indicato gli alberi sono organismi viventi immobili e quindi non possono rifugiarsi in ambienti a loro favorevoli al sopraggiungere di cambiamenti. I rifugi dai quali sono ripartite le colonizzazioni dopo le glaciazioni non sono stati "cercati", ma sono diventati tali perché in quelle aree i cambiamenti sono stati di intensità ridotta e comunque compatibili a soddisfare le esigenze autoecologiche della(e) specie presente(i). La possibilità di sopravvivenza è dipendente della capacità specie specifica di conquista di nuovi territori da parte del *gene flow* imputabile ai semi. Il processo è lentissimo e variabile tra specie pioniere e definitive, ma è anche ostacolato dal fatto che la maturità sessuale è spesso tardiva e che la produzione di seme ottimale, accade a intervalli di tempo anche molto lunghi (40-50 anni).

Le popolazioni naturali hanno subito e subiscono erosione e frammentazione ovvero risultano isolate e ridotte nelle dimensioni: tali situazioni fa-

voriscono le probabilità di estinzione per ragioni demografiche in quanto vengono a essere maggiormente esposte all'effetto dei fattori deleteri alla sopravvivenza e in particolare alla deriva genetica (*genetic drift*) e all'inincrocio che congiunti al basso numero effettivo (individui produttori) formano una triologia strettamente interconnessa.

In condizioni di equilibrio genetico una popolazione diploide ampia manterrà a ogni nuova generazione una altrettanto alta variabilità che garantisce resistenza e resilienza ecologica e una capacità di adattamento in sintonia con gli effetti della selezione naturale. Nell'altro caso le frequenze alleliche individuali possono divergere e, anche in presenza di fluttuazione degli effetti della deriva genetica, la probabilità che vengano fissati in frequenza maggiore crescente accoppiamenti omozigotici è esaltata con conseguente perdita di variabilità ovvero di plasticità fenotipica, genetica ed evolutiva.

In situazioni di ridotte dimensioni e di isolamento genetico la deriva genetica agisce con effetto domino determinando livelli più bassi di *fitness* individuale e un aumento dei coefficienti di inincrocio. Nel primo caso si esercita una perdita diretta di alleli in un ristretto numero di loci, nel secondo la fissazione di alleli deleteri che aumentano il rischio di estinzione.

La plasticità fenotipica è di per sé un carattere e quindi è soggetta a evoluzione naturale o altri fattori evolutivi. Ne consegue che in presenza di variazione genetica per la plasticità dei caratteri funzionali la risposta a fattori ambientali favorevole determinerà una *fitness* vantaggiosa e la plasticità fenotipica può evolvere per selezione naturale. Se la plasticità di questi caratteri migliora la sopravvivenza e la riproduzione (aumento di *fitness*), questa plasticità è considerata adattativa. In questo caso la plasticità fenotipica rappresenta una delle principali risposte positive dei popolamenti forestali ai cambiamenti globali.

RIASSUNTO

Gli alberi forestali presentano caratteristiche estrinseche e intrinseche tali da poter essere considerati "specie modello" per gli studi sulla plasticità fenotipica.

L'acquisizione di nuove conoscenze sulla plasticità fenotipica appare oggi di estremo interesse per l'interpretazione e lo sviluppo di modelli di risposta al *global change* da parte degli organismi viventi.

Difatti la plasticità fenotipica, cioè la capacità da parte di un genotipo di esprimere fenotipi diversi in diverse condizioni ambientali, rappresenta uno dei meccanismi genetico-funzionali che consentono alle specie di persistere facendo fronte alle variazioni ambientali.

Lo studio delle variazioni intraspecifiche degli alberi forestali si è concretizzato nello sviluppo della genecologia che consiste nello studio dell'interazione genotipo-ambiente a

livello di popolazione attraverso “prove di provenienze”, e ha come obiettivo la comprensione dei meccanismi di interazione della variabilità genetica adattativa e le forze della selezione naturale.

ABSTRACT

Forest trees have intrinsic and extrinsic characteristics such that they can be considered as “model species” for studies of phenotypic plasticity.

Nowadays, acquiring new knowledge on phenotypic plasticity appears extremely important in order to interpret and develop patterns of response of living organisms to global change.

In fact, the phenotypic plasticity, that is the ability of one single genotype to express different phenotypes under different environmental conditions, constitutes one of the genetic-functional mechanisms which allows the species to persist responding to environmental variations.

The study of intraspecific variation of forest trees led up to the development of genecology; it represents the study of genotype-environment interactions at the population level by “tests of provenance”, and which aims to understand the mechanisms of interaction of adaptive genetic variability and of natural selection forces.

BIBLIOGRAFIA

- BENNET E. (1964): *Historical perspective in genecology*, Scottish Plant Breeding Station Record.
- BENNETT E. (1965): *Genecological aspect of plant introduction and genetic conservation*, Scottish Plant Breeding Station Record.
- BRADSHAW A.D. (2006): *Unravelling phenotypic plasticity – why should we bother?*, «New Phytologist», 170, pp. 644-648.
- LANGLET O. (1971): «Taxon», 20, pp. 653-722.
- MARA K., PAFFETTI D., SPANU I., EMILIANI G., RADDI S., VETTORI C. (2010): *Different gene expression pattern of Populus alba L. genotypes under elevated UV-B radiation*, «Journal of Biotechnology», 150S: S508-S508. ISSN:0168-1656, doi: 10.1016/j.jbiotec.2010.09.799.
- PAFFETTI D., MAREN O., FLADUNG M., ERNST D., MARKUSSEN T., FORSTREUTER M., DONNARUMMA F., KUČEROVÁ V., VESTE M., VETTORI C. (2011): *Effects of high levels of CO₂ on gene expression in two different genotypes of Fagus sylvatica*, «BMC Proceedings», 5 (Suppl. 7), P171. doi:10.1186/1753-6561-5-S7-P171
- VILMORIN DE P. PH. A. (1862): *Exposé historique et descriptif de l'Ecole forestier des Barres près Nogent-sur-Vernisson (Loiret)*, Mém. Soc. Imp. Centr. D'Agric., France (Extrait, Paris, 1874).
- WRIGHT J.W. (1962): *Genetics of Forest Tree Improvement*, FAO Forestry and Forest Product, No 18, Roma, 399 pp.
- WRIGHT S. (1969): *Evolution and the genetics of population*, Vol. 2, University of Chicago Press, Chicago USA.