



Rendiconti
Accademia Nazionale delle Scienze detta dei XL
*Memorie e Rendiconti di Chimica, Fisica,
Matematica e Scienze Naturali*
142° (2024), Vol. V, fasc. 3, pp. 199-213
ISSN 0392-4130 • ISBN 978-88-98075-63-8

La “rivoluzione verde”

ENRICO PORCEDDU

Uno dei XL
E.mail: emporceddu@gmail.com

Abstract – Green Revolution, a term coined by William S. Gaud in 1968, refers to the increase in cereal production (wheat, maize, rice) between the 1950s and 1970s in developing countries, thanks to high-yielding varieties and advanced agronomic techniques. This increase was crucial to address famine and provide sufficient calories for a rapidly growing global population.

In Mexico, the programme led by Norman Borlaug at CIMMYT resulted in the selection of semi-dwarf, rust-resistant, high-yielding wheat varieties, thanks to the introduction of the Norin *Rht* genes. Maize was also improved with semi-dwarf varieties such as Tuxpeño Crema I, reducing lodging and increasing yield through the *d8* gene.

In Asia, the IRRI developed semi-dwarf, high-harvest-index rice varieties, such as IR8 and IR36, utilising the *sd1* allele, while later flood-tolerant varieties (Swarna-Sub1, IR64-Sub1) utilized the *Sub1A-1* gene.

The Green Revolution doubled cereal production between 1961 and 1985, reducing hunger and infant mortality while increasing income and food security. However, it also caused negative environmental impacts, decreased crop diversity, and nutritional limitations.

To overcome these limits, the concept of the Evergreen Revolution, proposed by M.S. Swaminathan, aims to integrate productivity and environmental sustainability, promoting ecologically regenerative agriculture capable of feeding the population without compromising ecosystems.

Keywords: High yielding varieties, Breeding strategies, dwarfing genes, Wheat, Maize, Rice. pros and cons Green Revolution

Riassunto – La “Rivoluzione verde”, termine coniato nel 1968 da William S. Gaud, descrive l’aumento della produzione di cereali – frumento, mais e riso – avvenuto tra gli anni ’50 e ’70 nei Paesi in via di sviluppo, grazie all’introduzione di varietà ad alto potenziale produttivo e all’adozione di tecniche agronomiche avanzate. Questo incremento fu cruciale per una popolazione mondiale in rapida crescita, con livelli calorici *pro capite* inferiori alle necessità, nei Paesi in via di sviluppo, e soggetta a carestie ricorrenti.

L’esperienza europea, e in particolare quella italiana, fu fondamentale in termini di germoplasma iniziale e di modello sperimentale.

In Messico, la Oficina de Estudios Especiales (poi diventata Cimmyt) istituita nel 1943 con il supporto della Rockefeller Foundation, avviò programmi di miglioramento genetico guidati da Norman Borlaug per il frumento, e da altri specialisti per mais. Borlaug selezionò varietà semi-nane, resistenti alla ruggine e adattabili, come Kentana 48 (Kenya × Mentana). L’introduzione dei geni del frumento giapponese Norin permise di ottenere varietà ad alta produttività e basso rischio di allettamento, diffuse rapidamente in Messico e successivamente in Asia, garantendo autosufficienza in Pakistan (1968) e

India (1972). I geni *Rht-B1b*, *Rht-D1b* e *Rht-8* furono determinanti per la riduzione della taglia e la stabilità del raccolto.

Il programma sul mais si concentrò sulla selezione di popolazioni locali e poi sulla costituzione di varietà sintetiche, come Tuxpeño Crema I, con bassa taglia, precocità e elevato indice di raccolta. L'altezza delle piante fu ridotta di circa un terzo, aumentando la resa e riducendo l'allettamento, grazie all'introduzione del gene *d8*. Popolazioni derivanti da queste selezioni furono diffuse in Asia, Africa e America Latina.

Il miglioramento del riso in Asia, ispirato dai successi messicani, fu promosso dall'IRRI (fondato nel 1961), con varietà semi-nane e ad alto indice di raccolta come IR8 e IR36, capaci di maturare precocemente, resistere all'allettamento e adattarsi a diverse latitudini. La bassa statura è stata ottenuta principalmente tramite l'allele recessivo *sd1*, che riduce la biosintesi delle gibberelline. Successivamente, varietà tolleranti all'allagamento, come Swarna-Sub1 e IR64-Sub1, hanno utilizzato il gene *Sub1A-1*, migliorando la sopravvivenza senza penalizzare la resa.

La Rivoluzione verde determinò un raddoppio della produzione di cereali nei Paesi in via di sviluppo tra il 1961 e il 1985, riducendo mortalità infantile e fame, aumentando reddito e sicurezza alimentare. Tuttavia, l'intensificazione agricola comportò impatti ambientali significativi: aumento delle emissioni di gas serra, degrado del suolo, inquinamento idrico e riduzione della diversità culturale. Inoltre, le varietà ad alto rendimento presentavano contenuto proteico e nutrizionale limitato, mentre l'uso massiccio di agrofarmaci ha avuto effetti negativi sulla salute.

Per affrontare queste criticità, è emerso il concetto di Rivoluzione sempreverde, promosso da M.S. Swaminathan, che integra produttività e sostenibilità ambientale, mirando a un'agricoltura ecologicamente rigenerativa, capace di nutrire la popolazione senza compromettere gli ecosistemi. L'obiettivo è superare i limiti della Rivoluzione verde mediante tecnologie avanzate, politiche agricole sicure e gestione equilibrata delle risorse genetiche, ambientali e socio-economiche.

Parole chiave: Varietà ad elevato rendimento, Strategie di Miglioramento genetico, Geni nanizzanti, Frumento, Mais, Riso, Vantaggi e critiche alla Rivoluzione verde

Introduzione

“Rivoluzione verde” è il termine coniato nel 1968 da William S. Gaud [34], direttore dell'Agenzia statunitense per lo sviluppo internazionale (USAID), per descrivere l'aumento della produzione e della disponibilità di cereali destinati all'alimentazione umana, avvenuto negli anni Sessanta del secolo scorso, soprattutto nei Paesi in via di sviluppo. Tale incremento fu il risultato dell'introduzione in coltura di nuove varietà di frumento, mais e riso, caratterizzate da elevata potenzialità produttiva, e dell'adozione di nuove tecniche di gestione agronomica [20].

Si trattò di un evento di grande importanza per una popolazione mondiale che, nello stesso periodo, si era

raddoppiata, stava modificando le proprie abitudini alimentari e, in molte aree, non disponeva di quantità adeguate di derrate alimentari. Infatti, mentre nel mondo occidentale la disponibilità alimentare *pro capite* era sicura e superava le 3500 calorie al giorno, nei Paesi in via di sviluppo essa era inferiore alle 2300 calorie, e ricorrenti erano le situazioni di carestia dovute a raccolti insufficienti, causati da attacchi di insetti e agenti patogeni e/o da avverse condizioni meteorologiche.

La Rivoluzione verde ebbe origine grazie alla lungimiranza di alcuni scienziati che si adoperarono affinché tali situazioni non dovessero più verificarsi. Da secoli, infatti, le produzioni di frumento, mais e riso – tre colture alla base di altrettante grandi civiltà in Europa, America e Cina e che ancora oggi forniscono la maggior parte delle calorie giornaliere *pro capite* a livello mondiale (riso: 544 kcal; frumento: 526 kcal; mais: 146 kcal) – erano stagnanti nelle aree più popolate del pianeta, contribuendo alla diffusione di povertà e fame.

I promotori di questa rivoluzione ritenevano che tali condizioni potessero essere evitate attraverso l'adozione, in agricoltura, delle moderne scienze e tecnologie, supportate da idonee politiche economiche e sociali e da una chiara volontà di intervento. Era per loro evidente che l'agricoltura non possiede poteri “magici”, ma che, essendo la maggior parte della popolazione attiva impegnata in agricoltura, un aumento della resa delle colture avrebbe determinato un incremento della disponibilità alimentare, del reddito e del benessere sociale. L'esperienza europea, e più in generale quella del mondo occidentale, lo dimostravano ampiamente. Accanto alle grandi scoperte di Pasteur sui processi di vinificazione, di Liebig sulla fertilità del suolo e di Mendel sulla trasmissione dei caratteri ereditari, il fervore scientifico aveva condotto, tra l'altro, alla costituzione e all'introduzione in coltivazione di nuove varietà di frumento in Francia, Olanda, Australia e Canada [35].

Particolarmente significativa, anche per il contributo all'avvio della Rivoluzione verde, in termini di biodiversità e di impostazione delle attività, fu l'esperienza italiana. Sin dall'inizio del Novecento era infatti in atto un intenso impegno volto a combinare, in una singola pianta, le caratteristiche di pregio di due o più varietà. Un ruolo di primo piano ebbe l'introduzione, nei programmi di incrocio, di germoplasma originario di ambienti molto diversi – Europa centrale, Gran Bretagna, Italia e Giappone – nell'ipotesi di ottenere varietà dotate di ampia adattabilità. Dalla discendenza dell'incrocio, effettuato nel 1913, tra una linea selezionata dalla progenie di *Rieti* × *Wilhelmina Tarwe* – quest'ultima derivante dall'incro-

cio tra l'olandese *Nieuwe Witte* e l'inglese *Squarehead* – e il giapponese *Aka Komugi*, Strampelli selezionò, tra le altre, le varietà *Ardito* (1920), dalla quale sarebbe poi derivato il frumento russo *Bezostaya*, e *Mentana* (1923). Queste varietà erano caratterizzate da una riduzione della taglia del 15-20% e da una precocità di 15-20 giorni rispetto a Rieti, da un'elevata fertilità delle spighe, da un accostamento limitato, da un modesto peso dei mille semi, da un elevato indice di raccolta e da una buona risposta alle concimazioni. Su tali varietà venne impostata, nel 1924-25, la cosiddetta *Battaglia del grano*, che – accompagnata dalla diffusione della sperimentazione in ambienti diversi, dall'attività dimostrativa e propagandistica, dall'agevolazione del credito per la bonifica, dai concorsi tra agricoltori, ecc. – aveva come obiettivo principale l'aumento del rendimento medio per unità di superficie, nella convinzione che anche incrementi modesti avrebbero prodotto risultati consistenti a livello nazionale [74].

La varietà *Mentana* si diffuse ampiamente ed entrò in numerosi programmi di incrocio in diverse parti del mondo, compresi quelli che segnarono l'inizio della Rivoluzione verde. Essa fu infatti una delle tre varietà di base utilizzate negli incroci grazie alla sua bassa taglia e all'insensibilità al fotoperiodo [9].

L'impostazione e le attività

Non è noto con quale livello di dettaglio i pionieri della Rivoluzione verde conoscessero l'esperienza italiana e, più in generale, quella europea. Essi erano tuttavia convinti che esistesse una sola strada per aumentare la produzione agricola: coltivare varietà potenzialmente produttive e adottare tecniche agronomiche in grado di consentire alle piante di esprimere pienamente il loro potenziale genetico.

Ritenevano inoltre che espressioni come “basso uso di mezzi tecnici” fossero fuorvianti, poiché l'impiego di tali mezzi era necessario per ottenere buoni raccolti. Piuttosto, sarebbe stato opportuno sostituire i mezzi tecnici di origine commerciale con quelli prodotti in azienda, ad esempio fornendo azoto al terreno mediante biofertilizzanti anziché fertilizzanti di sintesi industriale, coltivando varietà resistenti agli agenti patogeni invece di ricorrere ai fitofarmaci e puntando su varietà adatte a terreni difficili, piuttosto che tentare di migliorarli indefinitamente [20].

La Rivoluzione verde ebbe ufficialmente inizio nel 1943, quando, in seguito a un accordo tra il Ministro dell'Agricoltura del Messico e la Rockefeller Founda-

tion, fu istituita la *Oficina de Estudios Especiales* (OEE), con sede a Chapingo (Messico). L'accordo faceva seguito a una visita in Messico di Henry A. Wallace – vicepresidente degli Stati Uniti, già Segretario all'Agricoltura e fondatore di quella che sarebbe diventata la *Pioneer Hi-Bred International* – in occasione dell'insediamento del presidente messicano Ávila Camacho e alla successiva visita di una delegazione di tre scienziati composta da Elvin C. Stakman dell'Università del Minnesota, che la presiedeva, Paul Mangelsdorf dell'Università di Harvard e Richard Bradfield della Cornell University [73].

L'Oficina era diretta da George Harrar, coadiuvato da Norman Borlaug, fitopatologo vegetale, Edwin Wellhausen, esperto di genetica del mais, e William Colwell, specialista di scienza del suolo. Insieme guidavano un gruppo composto da 20 ricercatori statunitensi e 100 messicani, con il compito di migliorare la resa delle tre principali colture messicane: mais, frumento e fagiolo [23].

Frumento

Al miglioramento della produzione del frumento si dedicò in modo particolare Norman Borlaug. La resa era di appena 0,5-0,8 t/ha e le varietà locali erano costituite da molti tipi di pianta – alte e basse, precoci e tardive, con e senza reste, frumenti da pane e da pasta – una diversità che rendeva difficile la raccolta senza perdite di produzione. Si trattava di frumenti introdotti dalla Spagna, dalla Francia e dall'Austria, che gli agricoltori mescolavano per garantirsi un raccolto, indipendentemente dall'andamento stagionale: una sorta di assicurazione, come si usava e come si usa ancora oggi in molte parti del mondo. Sempre in agguato era infatti l'andamento stagionale avverso, con precipitazioni che favorivano la diffusione di malattie e l'allettamento delle piante.

Fu organizzata la raccolta delle varietà locali, circa settecento tipi, e furono introdotte varietà provenienti da numerose aree del mondo, dal Mediterraneo all'Australia. Queste furono saggiate nelle condizioni pedoclimatiche messicane e fu avviato un vasto programma di incroci. Vennero istituite due stazioni sperimentali: una a Ciudad Obregón (Sonora), nel Nord-Ovest del Messico, oltre i 27° di latitudine nord e al livello del mare, dove era possibile utilizzare l'irrigazione e condurre una generazione invernale, da settembre ad aprile; l'altra sull'altopiano di Toluca, vicino a Città del Messico, a poco più di 17° N, dove era possibile effettuare semine a maggio e raccolte a settembre. Le due stazioni consentivano di ottenere due generazioni all'anno.

Nel 1948, dopo soli quattro anni di attività – corri-

spondenti a otto generazioni di selezione – furono ottenute le prime varietà più produttive e resistenti agli agenti patogeni rispetto al materiale precedentemente coltivato. Tra queste vi era Kentana 48, derivata dall'incrocio Kenya $\times$ Mentana, con quest'ultima che assicurava riduzione della taglia, precocità, resistenza alla ruggine dello stelo, insensibilità al fotoperiodo e ampia adattabilità. Nel giro di tre anni, le nuove varietà occupavano il 70% dei terreni messicani coltivati a frumento. Dal 1948 al 1956 furono messe in coltivazione altre 15 varietà, cinque delle quali avevano Mentana come genitore.

Nel frattempo, nel 1947, l'OEE aveva avviato una collaborazione con il neocostituito *Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas* e, insieme, le due organizzazioni costituirono 47 varietà, 22 delle quali derivate da Mentana. Nel 1956, grazie alle nuove varietà e alle tecniche agronomiche adottate, la resa del frumento raggiunse 1,3 t/ha e la produzione superò 1 milione di tonnellate. Fu così raggiunta l'autosufficienza per il frumento, sebbene persistessero alcuni problemi, come l'allettamento (Mentana assicurava una taglia inferiore rispetto ai tipi locali, ma non sufficiente a evitarlo), la non completa resistenza alla disarticolazione della spiga e la modesta qualità tecnologica [9-11].

Nel 1953 Borlaug introdusse nel programma di incroci il frumento Norin 10, un frumento giapponese derivato da un incrocio tra il frumento locale nano Shirodaruma e frumenti mediterranei e russi, messo in coltivazione nel 1934 [46]. Introdotto nel 1946 nello Stato di Washington (USA) da C.S. Salmon, consulente scientifico al seguito dell'esercito durante e dopo la Seconda guerra mondiale, Norin 10 era stato utilizzato in incroci con la varietà Brevor 14 per la costituzione della varietà semi-nana Gaines (1961), che raggiungeva rese di circa 1,4 t/ha.

Gli incroci tra linee di Norin 10 $\times$ Brevor 14 e le varietà messicane consentirono il rilascio, nel 1962, di Pitic 62 e Penjamo 62, cui seguirono numerose altre varietà, anche di frumento duro, sotto la spinta del rapido evolversi dei patogeni. Furono denominate Sonora 63, Sonora 64, Lerma Rojo 10, Mayo 64 e successivamente Inia 66, Ciano 67, Mexipak, Siete Cerros 66, Jori 69, Crane, Cocorit 71, per citarne alcune. Queste varietà si diffusero a livello mondiale e furono utilizzate come genitori per la costituzione di nuove varietà in numerosi Paesi, tra cui Kalyansona e Sonalika, selezionate in India [30, 31].

A partire dal 1961, la OEE iniziò a ospitare, per periodi di sei mesi, giovani laureati provenienti da diversi Paesi dell'America Latina, del Nord Africa, del Medio Oriente, fino al Pakistan e all'India, con l'obiettivo di fornire loro una preparazione specifica sul pacchetto

tecnologico sviluppato, comprendente miglioramento genetico, agronomia, patologia vegetale, irrigazione e trasformazione dei cereali. I partecipanti erano invitati a portare dai rispettivi Paesi semi di varietà locali, che venivano saggiati per le caratteristiche agronomiche e inclusi nei programmi di incrocio; al rientro, essi portavano con sé campioni di frumenti messicani ritenuti promettenti per l'agricoltura dei loro Paesi.

I primi saggi di coltivazione nei nuovi ambienti furono negativi, anche per la titubanza dei ricercatori nei confronti di materiale distante dai loro standard, ma le crisi alimentari verificatesi a metà degli anni '60 in Pakistan e India spinsero quei Paesi all'introduzione dei frumenti della OEE (diventato, nel 1966, CIMMYT – Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo), che si rivelarono superiori, tanto da convincere i governi a incrementare l'introduzione di semi delle varietà rivelatesi più produttive, a importare fertilizzanti, a cui le nuove varietà rispondevano in termini produttivi, e a organizzare dimostrazioni di campo, innescando il processo della Rivoluzione verde in Asia. Nel 1968 il Pakistan produceva 7 milioni di tonnellate di frumento e raggiungeva l'autosufficienza; l'India la raggiungeva nel 1972 e, nel 1973, iniziava a esportare [9-11]. Le nuove varietà si diffusero nel mondo e Norman Borlaug, l'artefice di quanto brevemente descritto, ricevette il premio Nobel per la Pace 1970.

La bassa taglia di Norin, come indicato dalle ricerche di Peng *et al.* [54], è dovuta all'azione dei geni dominanti *Rht-B1b* e *Rht-D1b*, identificati in precedenza come *Rht1* e *Rht2*, presenti rispettivamente nei cromosomi 4 dei genomi B e D del frumento tenero (Fig. 1); in seguito, sarà identificato anche il gene sul genoma A, denominato *Rht-A1b*). I polipeptidi codificati dai tre geni agiscono inibendo l'azione delle gibberelline sulla crescita delle piante.

I loro alleli selvatici (non mutati, *Rht-B1a* e *Rht-D1a*) codificano per polipeptidi caratterizzati da sette sequenze altamente conservate – la prima delle quali contiene, nella regione N-terminale, la sequenza DELLA [aspartico (D), glutammico (E), leucina (L), leucina (L), alanina (A)] che identifica l'intero polipeptide – componenti della via di trasduzione del segnale delle gibberelline (Fig. 2).

Le gibberelline partecipano, con GID1, a processi di poliubiquitinazione di queste proteine che, una volta ubiquitinizzate, possono essere degradate dal proteosoma 26S (Fig. 3). La loro eliminazione consente quindi la crescita.

Gli alleli *Rht-B1b* e *Rht-D1b* contengono una mutazione puntiforme (una Timina al posto di una Citosina)

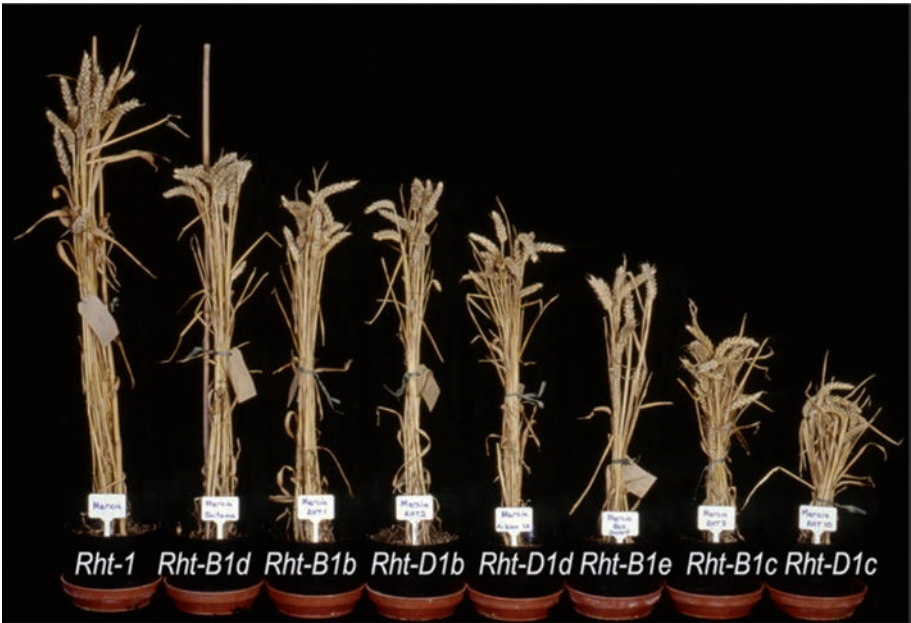


Figura 1. Fenotipi degli alleli del nanismo *Rht-B1* and *Rht-D1* a maturazione [52].

che trasforma il codone CGA, che codifica per una arginina, nel codone di stop TGA (UGA nello RNA) (Fig. 2A); la sintesi delle proteine DELLA si arresta e il polipeptide incompleto va incontro a degradazione. Tuttavia, a valle dell'interruzione, è presente diverse volte la sequenza AUG, che codifica per la metionina, l'amminoacido iniziale della sintesi proteica, che può quindi riprendere dando luogo a polipeptidi privi del dominio DELLA, che non vanno incontro a degradazione e sono in grado di interagire e sopprimere l'attività dei fattori di trascrizione.

Ancora più marcata è la riduzione dell'altezza dovuta

agli alleli *Rht-B1c* e *Rht-D1c* (Fig. 1), nei quali la mutazione è causata da una inserzione intragenica di 90 paia di basi (bp), che determina l'aggiunta di 30 amminoacidi entro il dominio DELLA (Fig. 2B), impedendo l'interazione di DELLA con GID1 [22]. Diminuiscono, in queste piante, l'estensibilità della parete cellulare [42] e la lunghezza delle cellule dell'epidermide [42, 38, 48] (Fig. 4). Questi cambiamenti determinano una diminuzione degli internodi, della lunghezza del coleotile e dell'area fogliare dei germinelli [1-2, 13, 61, 62], causando problemi nelle zone ove è necessario effettuare semine profonde.

FRUMENTO

A	
<i>Rht-B1a</i>	GEEV <u>DELLAALGYK</u> VRASDMADVAQKLEQLEMAMGMGGVGAGAAPDDSFATHLATDTVHYNPTDLSSWVESMLS
<i>Rht-B1b</i>	GEEVDELLAALGYKVRASDMADVAQKLEQLEMAMGMGGVGAGAAPDDSFATHLATDTVHYNPTDLSSWVESMLS
<i>Rht-D1b</i>	GEEVDELLAALGYKVRASDMADVAQKLEQLEMAMGMGGVGAGAAPDDSFATHLATDTVHYNPTDLSSWVESMLS
<i>Rht-D1a</i>	GEEV <u>DELLAALGYK</u> VRASDMADVAQKLEQLEMAMGMGGVGAGAAPDDSFATHLATDTVHYNPTDLSSWVESMLS

B	
<i>Rht-B1a</i>	GEEVDELLAALGYKDSATPPDAPLVAAGLAANETTHIKISANKVRASDMADVAQKLEQLEMAM
<i>Rht-B1b</i>	GEEVDELLAALGYKDSATPPDAPLVAAGLAANETTHIKISANKVRASDMADVAQKLEQLEMAM
<i>Rht-B1c</i>	GEEVDELLAALGYKDSATPPDAPLVAAGLAANETTHIKISANKVRASDMADVAQKLEQLEMAM

MAIS

C	
<i>D8</i>	GEEV <u>DELLAALGYK</u> VRSSDMADVAQKLEQLEMAMGMGGVGGAGATADDGFVSHLATDTVHYNPSDLSSWVESMLS
<i>D8-Mpl</i>	GEEVDELLAALGYKVRSSDMADVAQKLEQLEMAMGMGGVGGAGATADDGFVSHLATDTVHYNPSDLSSWVESMLS
<i>D8-1</i>	GEEVDELLAALGYKVRSSDMAGVAQKLEQLEMAMGMGGVGGAGATADDGFVSHLATDTVHYNPSDLSSWVESMLS
<i>D8-2023</i>	GEEVDELLAALGYKVRSSDMADVAQKLEQLEMAMGMGGVGGAGATADDGFVSHLATDTVHYNPSDLSSWVESMLS
<i>D8-1023</i>	GEEVDELLAALGYKVRSSDMADVAQKLEQLEMAMGMGGVGGAGATADDGFVSHLATDTVHYNPSDLSSWVESMLS

Figura 2. Alleli mutanti per la ridotta altezza della pianta in frumento, e mais [54, 80, 18].

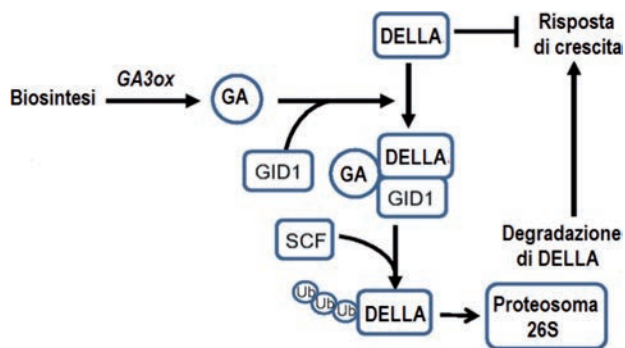


Figura 3. Schema della biosintesi della GA e trasduzione del segnale indicante i punti di ubiquitinizzazione e degrado delle proteine DELLA [22].

Fortunatamente sono stati identificati numerosi alleli di *Rht* (da *Rht-4* a *Rht-20*), molti dei quali riducono l'altezza delle piante ma sono sensibili all'azione delle gibberelline somministrate sperimentalmente [26, 32]. Alcuni di essi, come *Rht-8*, il gene per la bassa taglia localizzato sul cromosoma 2DS, presente in Aka Komugi e da questo trasferito a Mentana, non diminuiscono la lunghezza del coleotile e il vigore dei germinelli [13, 14, 26, 60]. Analisi genetiche e fisiologiche indicano che l'altezza delle piante *Rht-8* è più bassa di circa il 15% e che la diminuzione in altezza è dovuta, anche in questo caso, al raccorciamento degli internodi lungo il culmo, in particolare del primo e dell'ultimo internodo, causato da una riduzione dell'allungamento delle cellule parenchimatiche (Fig. 5). Questo ridotto allungamento cellulare non sembra dovuto a un difetto nella biosintesi delle gibberelline o nella trasduzione del segnale, quanto piuttosto a una ridotta sensibilità ai brassinosteroidi [33].

Più marcata (43-48%) è la riduzione dell'altezza indotta dal gene *Rht-12*, localizzato sul cromosoma 5AL, che ha effetti più forti di *Rht-B1b* e *Rht-D1b* [21, 79] e determina anche una riduzione della lunghezza delle foglie (23-30% per la foglia bandiera), che però diventano

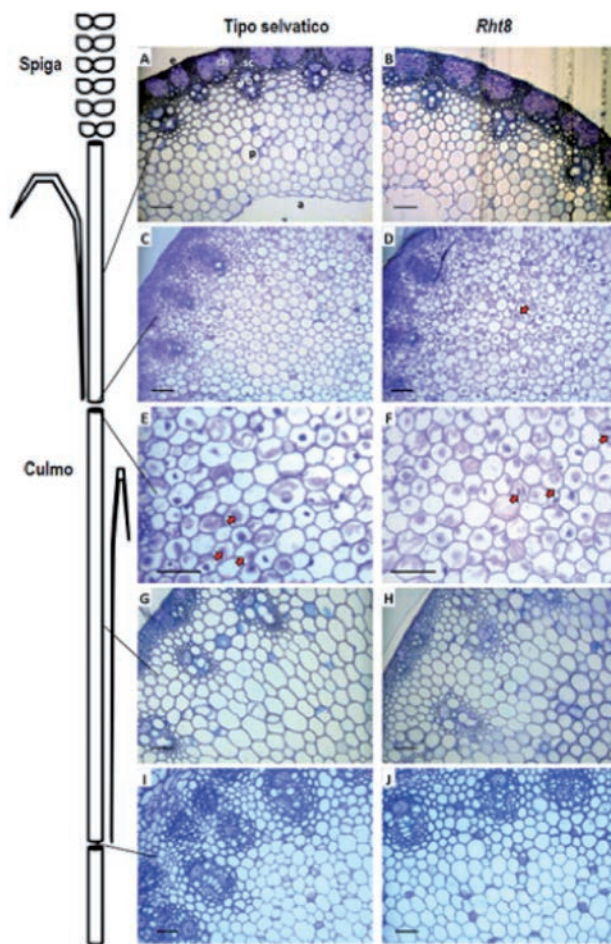


Figura 5. Sezione trasversale del culmo di linee *Rht8* al momento della spigatura e relative cellule [33].

più larghe, mentre aumentano lo spessore degli internodi e la lunghezza del coleotile (Tab. 1); i caratteri delle radici non subiscono variazioni. È interessante notare che *Rht-12* allunga il periodo di sviluppo della spiga, migliora il peso secco della spiga all'antesi e la fertilità delle spighe (14%) e ritarda di circa 5 giorni l'antesi, un ri-

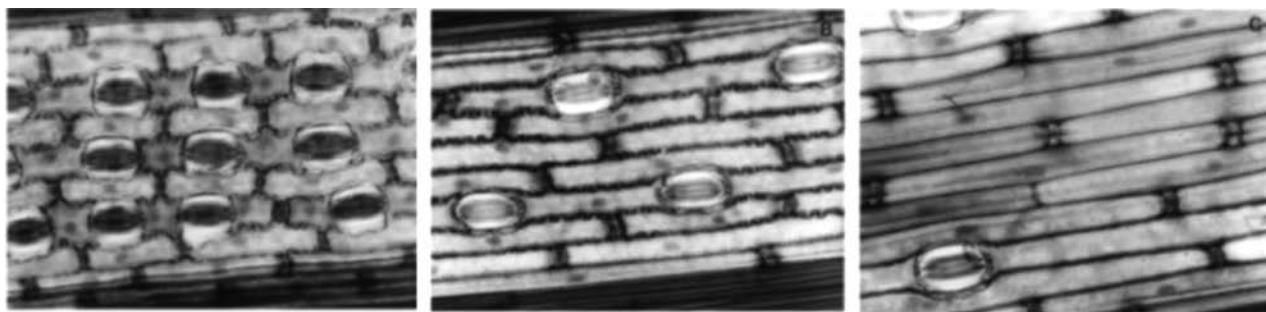


Figura 4. Dimensioni delle cellule di diversi organi di piante nane di frumento [48].

Tabella 1. Effetto del gene *Rb12* sull'altezza in cm della pianta, numero di semi per spiga, peso in g dei mille semi, numero di culmi, e durata in giorni dalla semina all'antesi [21].

Genotipo	Altezza cm	Semi/ spiga n.	1000 semi g	Culmi n.	Semina- antesi d
RRBB	75,5b	42,4a	37,6b	12,4a	216,0a
RRbb	76,4b	41,6a	36,3b	12,0a	216,3a
rrBB	105,2a	39,6b	45,6a	8,7b	209,8b
rrbb	107,2a	38,5b	44,5a	8,6b	210,5b

Lettere diverse nella colonna indicano differenze significative ($P < 0,05$)

tardo che non è compensato da *Vrn-B1*, il gene dominante per il fotoperiodo. Le dimensioni della granella diminuiscono, ma aumenta la capacità di sostenere la crescita della spiga dopo l'antesi (Tab. 2).

Tabella 2. Effetto del gene *Rht12* sulla durata in giorni dalla semina alla fioritura (S-A), sulla lunghezza della spiga (LS), sul numero di spighe per spiga (s/S), sul numero di fiori fertili per spiga (Ff/S) e sulla fertilità (F) (fiori/fiori per spiga) in semina autunnale e primaverile [21].

Genotipo	S-A	LS	s/S	Ff/S	F
Semina autunnale					
RRBB	214a	13,6b	20,2ab	48,8a	0,25a
RRbb	215a	13,5b	19,9b	49,3a	0,25a
rrBB	209b	14,6a	20,7a	45,2b	0,22b
rrbb	210b	14,1a	20,4a	44,1b	0,22b
Semina primaverile					
RRBB	114a	14,4ab	20,8b	39,8b	0,20b
RRbb	115a	14,0b	20,4b	37,7b	0,19b
rrBB	108b	15,3a	21,6a	51,0a	0,24a
rrbb	109b	15,0a	21,4a	40,9a	0,24a

Lettere diverse nella colonna indicano differenze significative ($P < 0,05$)

Mais

Un ruolo di primaria importanza in Messico fu svolto dal programma di miglioramento genetico del mais, alimento base della popolazione, consumato prevalentemente sotto forma di tortilla. La situazione produttiva iniziale era critica: le rese del mais erano pari a circa un quarto di quelle statunitensi, nonostante la presenza di sistemi irrigui. Inoltre, risultava evidente l'inadeguatezza delle varietà provenienti dagli Stati Uniti alle condizioni ambientali messicane. Per questo motivo, l'attività dell'OEE si concentrò sul miglioramento del germopla-

sma locale, anche in considerazione del fatto che il mais è originario del Messico e presenta quindi un'elevata variabilità genetica.

All'epoca, oltre la metà del mais coltivato negli Stati Uniti era costituito da ibridi; tuttavia, questa strategia non era applicabile al contesto messicano, poiché i piccoli agricoltori non erano in grado di acquistare seme nuovo a ogni semina. L'approccio adottato fu quindi quello della selezione all'interno delle popolazioni locali, da cui furono ottenute le prime varietà migliorate, tra cui V520, V520c e Rocamex V-7, che riscosero notevole successo.

Successivamente si passò alla costituzione di varietà sintetiche, che gli agricoltori potevano facilmente mantenere attraverso la selezione, in campo, delle migliori spighe la cui granella avrebbe fornito i semi per la semina successiva. I risultati furono rapidi e significativi: le varietà sintetiche mostravano un incremento produttivo del 10–25% rispetto alle varietà locali e furono rapidamente adottate. Già nel 1948, a soli quattro anni dall'avvio del programma, furono distribuite circa 1.400 tonnellate di seme e la produzione consentì il raggiungimento dell'autosufficienza alimentare, assente dal 1910, anno di inizio della guerra civile messicana. Grazie all'introduzione delle nuove varietà e all'uso dei fertilizzanti, le rese superarono le 10 t/ha e, nel 1960, la produzione nazionale oltrepassò i 6 milioni di tonnellate [40].

Le nuove varietà erano caratterizzate da bassa taglia, precocità e alto indice di raccolta. Particolarmente rilevante fu l'impegno volto alla riduzione dell'altezza delle piante, che negli ambienti tropicali poteva superare i 3 metri. In questo ambito si distinse un programma di selezione ricorrente per la bassa taglia, condotto per 15 cicli su una popolazione composita denominata Tuxpeño Crema I, ottenuta dall'incrocio di 14 popolazioni, e su una varietà sintetica derivata da 15 linee inbred. L'altezza delle piante fu ridotta in media del 2,4% per ciclo, con una diminuzione complessiva di circa un terzo, dovuta sia alla riduzione del numero sia alla minore lunghezza degli internodi sotto la spiga (Tab. 3). La riduzione della taglia fu accompagnata da spighe più corte (–50%), ma anche da una drastica diminuzione dell'allettamento (dal 43% al 5%), da un'anticipazione della fioritura di oltre 11 giorni e da un incremento della produzione del 4,4% per ciclo, fino a raggiungere un aumento complessivo superiore al 65% della resa in granella per ettaro (Tab. 4), nonostante la produzione non fosse stata inclusa tra i criteri di selezione [40].

La popolazione Tuxpeño Crema I fu ampiamente utilizzata come fonte di germoplasma per la costituzione di

Tabella 3. Altezza delle piante e sue component durante 15 cicli di selezione per la ridotta altezza delle piante nella popolazione di mais Tuxpeho Crema I [40].

Ciclo	Altezza pianta			Numero Internodi			Lunghezza		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
0	282a	191a	91a	24.9a	18.9a	6.0a	11.3a	10.1a	15.2
6	219b	132b	87a	23.2b	17.2b	6.0a	9.4b	7.7b	14.5
9	211b	117c	94a	23.1b	17.0b	6.1a	9.1b	6.9bc	15.4
12	202b	113c	89a	22.8c	16.8b	6.0a	8.9b	6.7bc	14.8
15	179c	99d	80c	22.0d	16.3c	5.7b	8.1b	6.1c	14.0
	**	**	*	**	**	*	**	**	NS

*, ** Significativo a 0,05 e 0,01, rispettivamente A. Totale piante; B. Sotto la spiga; C. Sopra la spiga

nuove varietà, tra cui Blanco Dentado-2 e La Posta, che furono successivamente distribuite in 43 paesi tropicali dell’Africa, dell’Asia e dell’America Latina.

Un ulteriore filone di ricerca riguardò lo sviluppo di popolazioni tolleranti alla siccità, sempre a partire da Tuxpeño Crema I. In questo caso il criterio di selezione fu la riduzione della proterandria, ossia dell’intervallo di tempo tra la fioritura maschile e quella femminile. Tale strategia favorì una maggiore allocazione degli assimilati verso la spiga, manifestata da un aumento del ritmo di crescita della spiga prima dell’antesi, da una ridotta crescita della pannocchia e delle radici superficiali, da un maggiore indice di raccolta e, di conseguenza, da un aumento della produzione di granella nella popolazione Tuxpeño Sequía [7, 8, 17]. Da questa popolazione, tra il 1966 e il 1990, i ricercatori del CIMMYT e dell’IITA (International Institute for Tropical Agriculture, Ibadan, Nigeria) ottennero 147 nuove varietà, coltivate complessivamente su circa 4 milioni di ettari nell’Africa subsahariana [76].

Tabella 4. Produzione di granella (PG), Indice di raccolta (IR), produzione di granella per area fogliare (G/F), e percentuale di allettamento (A) durante 15 cicli di selezione per la ridotta altezza delle piante nella popolazione di mais Tuxpeno Crema I [40].

Ciclo	PG	IR	G/F	Gm-2	A
0	4,14a	0,30a	85a	1592a	43a
6	5,44a	0,40b	149b	2147b	12b
9	5,45b	0,40b	155bc	2198b	14b
12	5,94c	0’41b	164c	2389b	9b
15	6,31d	0,45b	225d	2667d	5b
	**	**	**	**	**

** Significativo a 0,01

Le ricerche di Peng *et al.* [54] inclusero anche il mais, il cui gene *d8* è responsabile della bassa taglia. I mutanti dominanti (*d8-Mpl*, *d8-1* e *d8-2023*) presentano delezioni di diversa estensione che coinvolgono le regioni proteiche conservate I e II, o entrambe (Fig. 2C). Nel mutante *d8-1* l’aminoacido D55 è sostituito da una Glicina e risulta deleta la sequenza 56–VAQK–59; in *d8-2023* manca la sequenza 87–LATDTVHYNPSD–98 nella regione conservata II. La mutazione *d8-Mpl* consiste invece in una delezione di 330 paia di basi che si estende dalla regione non tradotta fino a V84, includendo il codone di inizio della traduzione (ATG). In questo caso la traduzione inizia da M106 o da un codone successivo, producendo un polipeptide tronco nella porzione N-terminale, privo della regione I e della maggior parte della regione II (Fig. 2C).

Particolarmente interessante è l’allele *D8-1023*, in cui la mutazione consiste nell’inserzione di tre nucleotidi (+307GTG+309), che determina l’aggiunta di una valina in posizione 103 del dominio VHYNP (Fig. 2C), in prossimità del dominio DELLA, alterandone la corretta conformazione strutturale [18].

Riso

I primi successi ottenuti con le varietà di frumento in Messico e, più in generale, in America Latina stimolarono l’attenzione sul riso in Asia, dove circa il 90% dei 150 milioni di ettari coltivati a riso nel mondo era costituito da piccoli appezzamenti e per consumo familiare, con produzioni che oscillavano tra 0,8 e 1,9 t/ha [20]. Le varietà coltivate erano caratterizzate da elevata statura, abbondante sviluppo fogliare, culmo debole e un indice di raccolta intorno a 0,30. In risposta alla concimazione azotata, tali varietà accestivano abbondantemente, au-

mentavano ulteriormente in altezza e andavano facilmente incontro ad allettamento, con produzioni spesso inferiori rispetto a quelle ottenute in assenza di fertilizzanti [39].

In realtà, già all'inizio del Novecento, in Giappone e in Cina erano stati avviati programmi di miglioramento genetico del riso, che avevano prodotto risultati soddisfacenti, sebbene limitati ai confini nazionali. In Cina, i ricercatori dell'Accademia delle Scienze effettuarono i primi incroci nel 1950; dalla progenie fu selezionata, nel 1959, la varietà Guan-chai-ai, che si diffuse in particolare nelle province di Guangdong, Jiangsu, Hunan e Fujian, arrivando a interessare, dopo cinque anni, oltre 3 milioni di ettari. Tuttavia, la Cina partecipò attivamente ai programmi internazionali solo in una fase successiva, mettendo a punto anche le prime varietà ibride nel 1974.

Sull'esempio dell'OEE, nel 1961 una convenzione tra il Ministero dell'Agricoltura delle Filippine e le fondazioni Ford e Rockefeller portò alla nascita, a Los Baños, dell'Istituto Internazionale di Ricerca sul Riso (IRRI), dotato di attrezzature all'avanguardia. Anche in questo caso fu reclutato un gruppo di ricercatori altamente qualificati, ai quali fu affidato il compito di seguire la strategia già collaudata in Messico: utilizzo di ampie collezioni di risorse genetiche provenienti da diverse parti del mondo; costituzione di varietà a bassa statura per evitare l'allettamento; foglie erette per facilitare la penetrazione della radiazione solare all'interno della massa verde; precocità di maturazione; elevato indice di raccolta; insensibilità al fotoperiodo; elevata adattabilità a differenti condizioni climatiche [20].

Gli obiettivi furono perseguiti per tappe successive, anche se la resistenza a malattie e insetti rappresentò sin dall'inizio, e rimase nel tempo, una priorità assoluta.

Dai primi incroci, effettuati nel 1962 tra la varietà indonesiana Peta, alta e vigorosa, e la varietà taiwanese Dee-geo-woo-gen, nana e con culmo resistente, fu selezionata la varietà IR8, che entrò in coltivazione nel 1966. IR8 era semi-nana (circa 100 cm), presentava foglie erette, un elevato accestimento, culmi resistenti, una buona risposta alla concimazione azotata ed era insensibile al fotoperiodo, caratteristica che ne consentiva la coltivazione a diverse latitudini.

Il successo fu immediato: la produzione nei campi degli agricoltori raggiunse 9 t/ha, mentre nei campi sperimentali superò le 20 t/ha. Nelle Filippine, il raccolto del 1968 garantì l'autosufficienza alimentare, e nel 1970 IR8 era coltivata su circa mezzo milione di ettari, pari alla metà della superficie nazionale a riso. IR8 fu ampiamente utilizzata come genitore nella costituzione di

nuove varietà che, dieci anni più tardi, occupavano il 75% della superficie risicola asiatica, con una produzione media di 20 t/ha e un incremento di circa 70 kg/ha. Furono così eguagliati i successi ottenuti con i frumenti messicani [20], ma, aspetto ancora più rilevante, ebbero avvio programmi di miglioramento genetico del riso in numerosi Paesi.

Da IR8 derivò anche la varietà IR36, caratterizzata, oltre che dalla taglia contenuta, da un ciclo di sviluppo più breve e da una diversa morfologia della pianta. La maggior parte delle varietà locali maturava in 160-170 giorni dalla semina ed era sensibile al fotoperiodo. IR8 maturava in 130-135 giorni, un periodo ancora troppo lungo per consentire due cicli colturali annui. Inoltre, IR8 presentava un elevato numero di culmi di accestimento, in gran parte improduttivi, e un'eccessiva superficie fogliare, con un indice di raccolta non ottimale. IR36, invece, mostrava un accestimento limitato (3-4 culmi), 200-250 granelli per pannocchia, altezza compresa tra 90 e 100 cm, foglie verde scuro ed erette, apparato radicale vigoroso, ciclo di circa 100 giorni e un indice di raccolta pari a 0,45-0,50 [20].

Complessivamente, l'IRRI ha costituito, direttamente o attraverso collaborazioni internazionali, oltre 850 varietà, diffuse in circa 80 Paesi.

Anche nel riso, i geni responsabili della bassa statura, oltre a essere utilizzati nei programmi di miglioramento varietale, sono stati ampiamente caratterizzati dal punto di vista genetico e fisiologico. Il gene per la bassa statura è stato impiegato prevalentemente nella forma allelica recessiva *sd1*, che causa un blocco parziale della via metabolica della biosintesi dell'acido gibberellico (GA) (Fig. 6). A differenza di quanto osservato nel frumento, le piante *sd1sd1* rispondono al trattamento con gibberelline, indicando una deficienza ormonale piuttosto che un'alterazione del segnale.

L'allele selvatico codifica per l'enzima GA20-ossidasi-2, che catalizza le fasi finali della biosintesi delle gibberelline; una ridotta o nulla funzionalità dell'enzima determina una diminuzione del contenuto di GA e, di con-

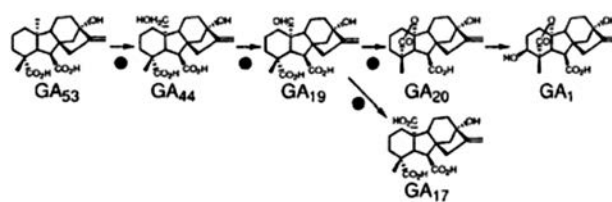


Figura 6. Via della 13-idrossilazione della biosintesi delle gibberelline nelle piante superiori. I cerchi neri indicano i passi di ossidazione catalizzati dalla GA 20-ossidasi [72].

pianta; tuttavia, la maggior parte di essi non è stata utilizzata nei programmi di miglioramento genetico perché associata a nanismo estremo, sterilità fiorale o sviluppo anormale della pianta e/o della granella [4].

In realtà, la gibberellina 20-ossidasi è codificata da geni tessuto-specifici; essi possono quindi essere coinvolti nella crescita di diversi tessuti, sebbene in alcuni casi due o più geni possano svolgere funzioni sovrapposte. Non è tuttavia da escludere che l'enzima possa muoversi da un tessuto all'altro [66].

Finora sono stati identificati quattro geni che codificano per la GA20-ossidasi; sebbene *ox-2* influenzi principalmente la crescita dello stelo, anche altri geni possono essere coinvolti in questi processi. In modo analogo, la formazione della granella risulta normale nei mutanti *sd-1*, poiché altri alleli della GA20-ossidasi possono esprimersi nei tessuti riproduttivi.

Circa un terzo dei 50 milioni di ettari coltivati a riso nel mondo si trova in condizioni di asciutto o in acque poco profonde. In queste aree, diffuse soprattutto in India, Thailandia e Bangladesh, ma presenti anche in Nepal, Myanmar, Laos e Cambogia, il riso cresce in acque profonde 5-25 cm. I monsoni possono tuttavia causare allagamenti improvvisi, con livelli d'acqua superiori a 50 cm che sommergono completamente le piante. Molte varietà sono in grado di allungare foglie e culmo per emergere dall'acqua e consentire lo scambio gassoso tramite l'aerenchima; tuttavia, quando l'allagamento è prolungato, le riserve energetiche si esauriscono rapidamente e le piante muoiono in pochi giorni. Inoltre, l'allungamento eccessivo porta quasi inevitabilmente all'allettamento una volta che le acque si ritirino [59].

In circa 4-9 milioni di ettari, la coltivazione avviene in acque profonde oltre 50 cm, con rese intorno a 1 t/ha, fornite da piante che possono superare i 4 m di altezza [19]. L'elevata statura è dovuta alla divisione cellulare e all'allungamento meristematico, promossi dall'intrappolamento dell'etilene, che induce la degradazione dell'acido abscissico (ABA) e l'aumento delle gibberelline e dei loro effetti [41].

Per affrontare queste problematiche ambientali, a metà degli anni Settanta iniziò un'analisi sistematica delle risorse genetiche raccolte dall'IRRI. Due accessioni (FR13A e FR13B) provenienti dallo stato indiano di Orissa e tre (Kurkan, Goda Heenati e Thavalu) dello Sri Lanka si dimostrarono capaci di tollerare la completa sommersione e di riprendere la crescita una volta abbassato il livello dell'acqua [77]. Poiché tali accessioni erano prive di caratteri agronomici di interesse, fu avviato il trasferimento del carattere nelle varietà coltivate. Nel

1993 fu messa in coltivazione la prima varietà contenente i geni di FR13A; seguirono rapidamente altre varietà, come Swarna-Sub1 (diffusa in India, Indonesia e Bangladesh), BR11-Sub1 (Bangladesh) e IR64-Sub1 (Filippine e Indonesia), dimostrando che i geni di tolleranza all'allagamento potevano agire efficacemente in differenti contesti genetici senza penalizzare la produzione [68].

La tolleranza all'allagamento di FR13A è attribuita al gene *Sub1A* (*Submergence 1*), localizzato sul cromosoma 9 e codificante per un Ethylene Responsive Factor (ERF). Sono stati identificati due alleli, *Sub1A-1* e *Sub1A-2*: il primo è presente nelle linee tolleranti della ssp. *indica*, mentre il secondo è associato alle linee non tolleranti. La differenza tra i due alleli consiste in una singola sostituzione nucleotidica che determina la presenza di una prolina in posizione 184 nel polipeptide delle forme tolleranti, al posto di una serina nelle forme sensibili. A livello di espressione genica, *Sub1A-1* induce un rapido, intenso e prolungato accumulo del trascritto nelle foglie delle piante sommerse [29, 81, 71], determinando la soppressione della divisione e dell'allungamento cellulare; le piante con *Sub1A-2* mostrano invece una risposta più debole allo stress [71].

Nelle piante *Sub1A-1* si osservano inoltre un più lento consumo dei carboidrati di riserva, una più lenta crescita di foglie e culmo, un minor degrado della clorofilla e un danno ossidativo contenuto nella fase di riossigenazione [69]. La minore produzione di etilene limita anche la degradazione dei repressori del segnale delle gibberelline [5]. Tuttavia, sono stati identificati anche meccanismi di tolleranza alla sommersione dipendenti e indipendenti da *Sub1A* in specie selvatiche di riso [50], aprendo nuove prospettive per il miglioramento genetico.

Considerazioni

In sintesi, la Rivoluzione Verde può essere definita come il trasferimento, tra gli anni '50 e '70 del secolo scorso, di tecnologie elaborate nel mondo occidentale nella prima metà del XX secolo. Tali tecnologie, basate principalmente sull'introduzione di varietà di cereali ad alto rendimento – in particolare frumento, mais e riso – adattabili a diversi ambienti e capaci di utilizzare appieno i progressi nelle tecniche agronomiche, l'uso di fertilizzanti chimici, dei presidi agro-sanitari, dell'irrigazione e della meccanizzazione, hanno determinato un aumento significativo delle rese per unità di superficie, contribuendo in modo decisivo a sfamare una popolazione mondiale in rapida crescita [67, 25].

Fin dalle prime fasi, e ancor più nel periodo successi-

vo fino ai giorni nostri, la Rivoluzione Verde è stata oggetto di un intenso dibattito tra chi ne ha sottolineato i benefici e chi ne ha evidenziato gli inconvenienti e gli aspetti negativi, alcuni dei quali sono sintetizzati nella Tab. 5.

Sull'onda del successo iniziale, tali pratiche si sono diffuse in diversi continenti; nei decenni successivi si è osservata una riduzione delle superfici coltivate, dell'uso di acqua irrigua e, in alcuni contesti, degli input chimici, a fronte di un aumento della produttività totale (Fig. 8).

Tabella 5. Aspetti positivi e critici della Rivoluzione verde.

<i>Dal punto di vista socioeconomico, i risultati della Rivoluzione Verde sono stati rilevanti.</i> Nei paesi in via di sviluppo (PVS), la produzione di cereali – frumento, mais e riso – è raddoppiata tra il 1961 e il 1985 [23, 63]. Il reddito <i>pro capite</i> è aumentato in modo significativo [36]. Un ritardo di dieci anni nell'adozione della Rivoluzione Verde avrebbe comportato una riduzione del 17% del PIL <i>pro capite</i>, mentre in sua totale assenza il PIL <i>pro capite</i> si sarebbe dimezzato [36]. La popolazione mondiale è raddoppiata rispetto al 1923 [16] e, tra il 1950 e il 1984, la produzione globale di cereali è aumentata del 160% [64]. Nei paesi emergenti, l'apporto calorico medio giornaliero è cresciuto di circa il 25% rispetto al periodo pre-Rivoluzione Verde [23]. L'aumento della produzione ha contribuito a evitare carestie su larga scala e a nutrire miliardi di persone [27]. Le previsioni più pessimistiche di matrice malthusiana non si sono quindi concretizzate, e si è registrata una marcata riduzione della mortalità infantile nei PVS. In 37 paesi, la diffusione delle varietà moderne ha ridotto la mortalità infantile di 2,4–5,3 punti percentuali, con effetti più evidenti nei neonati maschi e nelle famiglie più povere [37]; risultati analoghi sono stati osservati in India, soprattutto nelle aree rurali e tra le caste più svantaggiate [6]. Le strategie si sono concentrate sulla lotta alla fame e hanno avuto successo nell'aumentare la disponibilità complessiva dei cereali; meno persone sono colpite dalla fame e muoiono di inedia. La Rivoluzione Verde ha avuto effetti indiretti positivi sulla biodiversità. L'aumento delle rese per unità di superficie ha limitato l'espansione dell'agricoltura in aree naturali, contribuendo in alcuni casi alla riduzione delle superfici agricole complessive [36, 24] e alla conservazione della biodiversità presente in tali ambienti. Le criticità emerse hanno comunque spinto la comunità internazionale ad adottare misure di tutela, come il Trattato di Rio del 1992, che ha promosso la salvaguardia e il recupero della biodiversità, in particolare delle specie coltivate e dei loro parenti selvatici, ovvero delle risorse genetiche vegetali.	<i>Accanto a questi aspetti positivi, non mancano tuttavia effetti negativi rilevanti.</i> L'apporto energetico necessario alla produzione agricola è aumentato più rapidamente della produzione stessa, determinando un peggioramento del rapporto input/output [53], mentre sono cresciute le emissioni di CO₂ [45]. L'uso intensivo di fertilizzanti azotati ha contribuito alle emissioni di protossido di azoto, un potente gas serra, e all'inquinamento delle acque [51]. L'aumento del reddito non ha coinvolto in modo uniforme tutte le fasce della popolazione, accentuando in alcuni casi le disuguaglianze sociali [36]. Rimangono le preoccupazioni malthusiane. La rivoluzione verde è insostenibile [55] e l'umanità è in uno stato di sovrappopolazione o di superamento della capacità di carico sostenibile e delle esigenze ecologiche della Terra. Permangono anche criticità nutrizionali: le varietà cerealicole ad alto rendimento presentano spesso un contenuto proteico qualitativamente povero, con carenze di aminoacidi essenziali, sono ricche di carboidrati ma povere di acidi grassi essenziali, vitamine e minerali e altri fattori di qualità [45]. La malnutrizione, inclusa la carenza di ferro e vitamina A, rimane diffusa [65], e una quota significativa dei decessi infantili nei PVS è ancora correlata a problemi nutrizionali [65]. A ciò si aggiungono i rischi sanitari legati all'uso improprio degli agrofarmaci: ogni anno si stimano circa un milione di casi di avvelenamento e circa 20.000 decessi, soprattutto nei Paesi in via di sviluppo, spesso dovuti a etichettatura inadeguata e norme di sicurezza poco rigorose [70, 55], con un impatto particolarmente grave sui bambini [15]. La produttività agricola è stata misurata quasi esclusivamente in termini di produzione di materie prime e crescita economica, trascurando gli effetti sulla salute umana e ambientale. Ciò ha contribuito al degrado del suolo, alla perdita di risorse naturali e al cambiamento climatico [47]. In alcune aree, la ricerca di maggior reddito o il degrado dei terreni ha spinto alla messa in coltivazione di superfici marginali o precedentemente non coltivabili, rese accessibili dalla tolleranza delle nuove varietà a fattori limitanti come l'alluminio [24]. La concentrazione delle attività produttive su poche specie ha ridotto la diversità in termini di specie coltivate. L'uso massiccio di agrofarmaci ha compromesso la presenza di pesci ed erbe alimentari tipiche dei sistemi irrigui, tradizionali fonti alimentari per le popolazioni rurali più povere, con ulteriori ricadute negative sulla qualità dell'alimentazione [63].
---	--

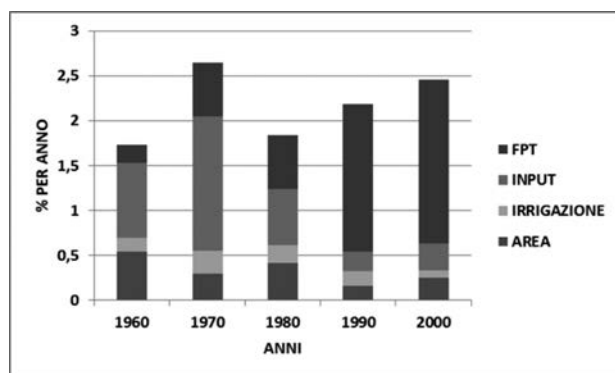


Fig. 8. Contributo alla crescita da Fattore di Produttività totale (FPT), Intensificazione degli input (INPUT), Irrigazione e espansione dell'area coltivata [67].

Tuttavia, la situazione attuale rimane critica e sussiste il rischio di oltrepassare i limiti dello spazio operativo entro il quale l'umanità può svolgere le proprie attività senza compromettere il funzionamento del sistema Terra nel suo complesso.

In realtà, molte delle criticità oggi evidenziate non erano del tutto ignote agli stessi protagonisti della Rivoluzione verde. Emblematiche sono le parole di Norman Borlaug nel discorso di accettazione del Premio Nobel per la Pace, in cui affermò che la Rivoluzione verde aveva ottenuto solo un successo temporaneo nella lotta contro la fame, offrendo all'umanità "un po' di respiro". Egli sottolineò come, in assenza di un controllo dell'esplosione demografica, tale successo sarebbe stato inevitabilmente effimero, denunciando la minaccia rappresentata dal cosiddetto "mostro della popolazione" [12].

Alla luce di queste considerazioni, negli ultimi decenni si sta cercando di rivedere o sostituire le strategie della Rivoluzione verde con modelli di agricoltura definiti sostenibili. Tuttavia, non è mancata una certa fantasia nell'elaborare definizioni e nel proporre tecniche meno invadenti, e ferve il dibattito se qualificare o meno questi sistemi come sostenibili [58]. In effetti, alcuni di questi sistemi riducono alcune cause di preoccupazione, lasciandone altre irrisolte [3], mentre altri ancora si fondano su presupposti ideologici privi di un solido supporto scientifico. Molti di questi sistemi prevedono una riduzione degli input produttivi, con una conseguente diminuzione delle rese per unità di superficie, in apparente contrasto con le stime secondo cui, nei prossimi 25 anni, la produzione agricola globale dovrebbe aumentare di circa il 70% per sfamare una popolazione che potrebbe raggiungere i 9 miliardi di individui.

Già nel 1968, M.S. Swaminathan, principale artefice

della Rivoluzione verde in India, aveva proposto il concetto di "Rivoluzione sempreverde" (Evergreen Revolution), definita come una "produttività perpetua senza danni ecologici associati" [75]. Questo approccio mira ad affiancare alla dimensione produttiva della Rivoluzione verde una dimensione ecologica, integrando progressivamente scienza, economia e sociologia, ambiti in larga misura trascurati negli anni '60 e '70 [57, 49]. L'obiettivo è utilizzare le conoscenze scientifiche per produrre alimenti rigenerando al contempo il suolo, gli ecosistemi e la biodiversità, stimolando le relazioni funzionali tra gli esseri viventi. In questo contesto si inserisce anche il pensiero di E.O. Wilson, che nel 2002 osservò come la sfida futura consista nel nutrire miliardi di nuove persone salvaguardando allo stesso tempo il resto della vita sul pianeta, evitando un "patto faustiano" che comprometta libertà e sicurezza. Secondo Wilson, i benefici dovranno derivare proprio da una Rivoluzione sempreverde, capace di superare i livelli produttivi della Rivoluzione verde degli anni '60 mediante tecnologie e politiche più avanzate e sicure [78].

BIBLIOGRAFIA

- [1] Allan R.E., 1989. Agronomic comparisons between Rht1 and Rht2 semidwarf genes in winter wheat. *Crop Sci.* 29:1103-1108.
- [2] Allan R.E., O. Vogel, J. Burleigh, C. Peterson, 1961. Inheritance of coleoptile length and its association with culm length in four winter wheat crosses. *Crop Sci.* 1: 328-332.
- [3] Andrews A., 2009. The Butterfly Effect. Naperville, Illinois: Simple Truths, LLC. 76-77.
- [4] Aquino R.C., P.R. Jennings, 1966. Inheritance and Significance of Dwarfism in an Indica Rice Variety. *Crop Sci.* 6:551-554.
- [5] Bailey-Serres J., T. Fukao, P. Ronald, *et al.*, 2010. Submergence Tolerant Rice: SUB1's Journey from Landrace to Modern Cultivar. *Rice* 3:138-147.
- [6] Bharadwaj P., J. Fenske, N. Kala, R.A. Mirza, 2020. The Green revolution and infant mortality in India. *Journal of Health Economics*. 71 102314.
- [7] Bolanos J., G.O. Edmeades, 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. I. Responses in grain yield, biomass, and radiation utilization. *Field Crops Research* 31: 233-252.
- [8] Bolanos J., G.O. Edmeades, L. Martinez, 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. III. Responses in drought-adaptive physiological and morphological traits. *Field Crops Research* 31: 269-286.
- [9] Borlaug E.N., 1968. Wheat Breeding and its Impact on World Food Supply. In *Proc. Internat. Wheat Genet. Symp.* (Eds. K.W. Finlay and K.W. Shepherd), Canberra, Australia:1-36.
- [10] Borlaug E.N., 1994. Wheat Breeding at CIMMYT: Com-

- memorating 50 Years of Research in Mexico for Global Wheat Improvement. Wheat Special Report, No. 29, 1994: IV-VI.
- [11] Borlaug E.N., 2007. Sixty-two years of fighting hunger: personal recollections. *Euphytica* 157: 287-297.
- [12] Borlaug N.E., 1971. Acceptance speech. The Green revolution, peace, and Humanity. In: Les Prix Nobel en 1970. Editor Wilhelm Odelberg. [Nobel Foundation], Stockholm.
- [13] Botwright T., G. Rebetzke, T. Condon, R. Richards, 2001. The effect of *rht* genotype and temperature on coleoptile growth and dry matter partitioning in young wheat seedlings. *Australian Journal of Plant Physiology* 28: 417-423.
- [14] Botwright T.L., G.J. Rebetzke, A.G. Condon, R.A. Richards, 2005. Influence of the gibberellin-sensitive *Rht8* dwarfing gene on leaf epidermal cell dimensions and early vigour in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Ann. Bot.* 95: 631-639.
- [15] Brainerd E., M. Nidhiya, 2014. Seasonal effects of water quality: The hidden costs of the Green Revolution to infant and child health in India. *Journal of Development Economics*. 107: 49-64.
- [16] Butler S. J. Ambrose, 2021. Fears global energy crisis could lead to famine in vulnerable countries. *The Guardian*. 20 October 2021.
- [17] Byrne P.F., J. Bolanos, G.O. Edmeades, D.L. Eaton. 1995. Gains from selection under drought versus mutilocation testing in related tropical maize populations. *Crop Sci.* 35: 63-69.
- [18] Cassani E., E. Bertolini, F. Cerino Badone, *et al.*, 2009. Characterisation of the first dominant dwarf maize mutant carrying a single aminoacid insertion in the VHYNP domain of the *dwarf8* gene. *Mol. Breeding* 24: 375-385.
- [19] Catling D., 1992. *Rice in Deep Water*. MacMillan Press, London. pp. 76.
- [20] Chandler R.F., 1982. An adventure in applied science: A history of the International Rice Research Institute. Los Banos (Philippines) IRRI. pp. 233.
- [21] Chen L., A.L. Phillips, A.G. Condon, *et al.*, 2013. GA-Responsive Dwarfing Gene *Rht12* Affects the Developmental and Agronomic Traits in Common Bread Wheat. *PLoS ONE* 8(4): e62285.
- [22] Colebrook E.H., S.G. Thomas, A.L. Phillips, P. Hedden, 2014. The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. *J Exp Biol.* 67-75.
- [23] Conway G., 1997. The double green revolution. *Food for all in the 21st century*. Penguin books. 335 pp.
- [24] Davies P., 2003. An Historical Perspective from the Green Revolution to the Gene Revolution. *Nutrition Reviews*. 61 (6): S124-34.
- [25] Eliazar N., A.R. Lincy, R. Kavitha, A. Usha, 2019). The impact of the Green Revolution on indigenous crops of India. *Journal of Ethnic Foods*. 6 (1): 8.
- [26] Ellis M.H., G. Rebetzke, P. Chandler, *et al.*, 2004. The effect of different height reducing genes on early growth of wheat. *Functional Plant Biology* 31: 583-589.
- [27] FAO, 2016. *Save and Grow in practice: maize, rice, wheat. A guide to sustainable cereal production*. FAO. ISBN 978-92-5-108519-6.
- [28] Frison E., 2008. Biodiversity: Indispensable resources. *D+C Development and Cooperation*. 49 (5): 190-193.
- [29] Fukao T., K. Xu, P.C. Ronald, J. Bailey-Serres, 2006. A variable cluster of ethylene response factor-like genes regulates metabolic and developmental acclimation responses to submergence in rice. *Plant Cell.*18:2021-34.
- [30] Gale M.D., 1979. The effects of the Norin 10 dwarfing genes on yield in wheat. In *Proceedings Fifth Intern. Wheat Genet Symp.*, New Delhi, India, Feb. 1978, pp. 978-987. Editor S. Ramanajam. Indian Soc. of Genet. and Plant Breeding. IARI, New Delhi, India.
- [31] Gale M.D., C.N. Law, G.A. Marshall, *et al.*, 1982. The analysis and evaluation of semi-dwarfing genes in wheat, including a major height-reducing gene in the variety «Sava». IAEA Teccod: Semi-dwarf Cereal Mutants and Their Use in Cross Breeding; 268: 7-23.
- [32] Gale M.D., S. Youssefian, 1985. Dwarfing genes in wheat. *Progress in Plant Breeding*, Vol. 1, ed. G.E. Russell, Butterworths, London. pp. 1-35.
- [33] Gasperini D., A. Greenland, P. Hedden, *et al.*, 2012. Genetic and physiological analysis of *Rht8* in bread wheat: an alternative source of semi-dwarfism with a reduced sensitivity to brassinosteroids. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 63, No. 2: 4419-4436.
- [34] Gaud W.S., 1968. *The Green Revolution: Accomplishments and Apprehensions*. AgBIOview Archives 2011.
- [35] Giorgi B., 2014. *Le due rivoluzioni Verdi del XX secolo*. CERMIS. 48 pp.
- [36] Gollin D., C.W. Hansen, A.M. Wingender, 2021. Two Blades of Grass: The Impact of the Green Revolution. *Journal of Political Economy*. 129 (8): 2344-2384.
- [37] Goltz von der J., A. Da, R. Fishman, N.D. Mueller, *et al.*, 2020. Health Impacts of the Green Revolution: Evidence from 600,000 births across the Developing World. *Journal of Health Economics*. 74 102373. doi:10.1016/j.jhealeco.
- [38] Hoogendoorn J., J.M. Rickson, M.D. Gale, 1990. Differences in leaf and stem anatomy related to plant height of tall and dwarf wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Plant Physiology* 136: 72-77.
- [39] IRRI-International Rice Research Institute, 1985. *International Rice Research: 25 Years of Partnership*. Los Banos, Laguna, Philippines. pp. 198.
- [40] Johnson E.C., K.S. Fisher, G.O. Edmeades, A.F.E. Palmer, 1986. Recurrent selection for reduced plant height in lowland tropical maize. *Crop Sci.* vol. 26, 253-260.
- [41] Kende H., E. van der Knaap, H.T. Cho, 1998. Deepwater rice: a model plant to study stem elongation. *Plant Physiol.* 118: 1105-10.
- [42] Keyes G.J., D.J.Jr Paolillo, M.E. Sorrells, 1989. The effects of dwarfing genes *Rht1* and *Rht2* on cellular dimensions and rate of leaf elongation in wheat. *Annals of Botany* 64: 683-690.
- [43] Kilusang Magbubukid ng Pilipinas, 2007. *The Great Rice Robbery: A Handbook on the Impact of IRRI in Asia*. Lopez V. M. *et al.* (eds.). Penang, Malaysia: Pesticide Action Network Asia and the Pacific. ISBN 978-983-9381-35-1.
- [44] Kindall, H.W., D. Pimentel, May 1994. Constraints on the Expansion of the Global Food Supply. *Ambio*. 23 (3). Doi.10.1007/978-1.4419-8507-1.20.
- [45] Liu X. Z. Xiaodong, H. Yufei, *et al.*, 2021. The Direct Radiative Forcing Impact of Agriculture-Emitted Black Carbon Associated with India's Green Revolution. *Earth's Future*. 9 (6).

- [46] Matsumoto T., 1968. Norin 10, a dwarf winter wheat variety. *Japan Agric Res Quart.* 3(4): 22-26.
- [47] Mbow C., C. Rosenzweig, L.G. Barioni, *et al.*, 2019. Food Security. In: *Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems* (P.R. Shukla, *et al.* Eds.). <https://doi.org/10.1017/9781009157988.007>.
- [48] Miralles D.J., D.F. Calderini, K.P. Pomar, A. D'Ambrogio, 1998. Dwarfing genes and cell dimensions in different organs of wheat. *J Exper. Botany*, Vol. 49, No. 324: 1119-1127.
- [49] Moser D., 2011. Swaminathan: Time to Shift from Green to Evergreen Revolution. Inaugural Heuermann Lecturer Challenges Today's Farmers». *Crop Watch. IANR News Service*.
- [50] Niroula R.K., C. Pucciariello, V.Th. Ho1, *et al.*, 2012. SUB1A-dependent and -independent mechanisms are involved in the flooding tolerance of wild rice species. *The Plant Journal* 72: 282-293.
- [51] Partlow J., Ch. Mooney, 2021. Mexico's wheat fields help feed the world. They're also releasing a dangerous greenhouse gas. *The Washington Post*.
- [52] Pearce S., R. Saville, S.P. Vaughan, *et al.* 2011. Molecular Characterization of Rht-1 Dwarfing Genes in Hexaploid Wheat. *Plant Physiol.* Vol. 157(4): 1820-1831.
- [53] Pellegrini P., R.J. Fernandez, 2018. Crop intensification, land use, and on-farm energy-use efficiency during the worldwide spread of the green revolution. *Proc Natl Acad Sci USA*, 6;115(10): 2335-2340.
- [54] Peng J.R., D.E. Richards, N.M. Hartley, *et al.*, 1999. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature* 400: 256-261.
- [55] Pimentel D., 1996. Green revolution agriculture and chemical hazards. *The Science of the Total Environment*. 188 (Suppl): S86 – S98.
- [56] Pimentel D., M. Giampietro, 1994. Food, Land, Population and the U.S. Economy. *Carrying Capacity Network*. 2000 P Street, N.W., Suite 240 Washington, D.C. 20036 (202) 296-454.
- [57] Powell A. 2001. Evergreen Revolution' called for. *The Harvard Gazette*.
- [58] Pretty J., 2008. Agricultural sustainability: concepts, principles and evidence. *Phil.Trans. Royal Soc. B Biol. Sci.* 363: 447-466.
- [59] Pucciariello C., R. Voesenek, P. Perata, R. Sasidharan, 2014. Plant responses to flooding. *Frontiers in plant science*. 23; 5: 226.
- [60] Rebetzke G.J., R.A. Richards, V.M. Fischer, B.J. Mickelson, 1999. Breeding long coleoptile, reduced height wheats. *Euphytica* 106: 159-168.
- [61] Richards R.A., 1992a. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. I. Agronomic characteristics. *Aust J Agric Res* 43: 517-527.
- [62] Richards R.A., 1992b. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. II. Growth, water use and water-use efficiency. *Aust J Agric Res* 43: 529-529.
- [63] Ritchie H., 2017. Yields vs. Land Use: How the Green Revolution enabled us to feed a growing population. *Our World in Data*. Published online at OurWorldinData.org.
- [64] Sakamoto T., K. Miura, H. Itoh, *et al.*, 2004. An overview of gibberellin metabolism enzyme genes and their related mutants in rice. *Plant Physiol.* 134: 1642-1653.
- [65] Sands D.C., C.E. Morris, E.A. Dratz, A. Pilgeram, 2009. Elevating optimal human nutrition to a central goal of plant breeding and production of plant-based foods. *Plant Sci (Review)*. 177 (5): 377-389.
- [66] Sasaki A., M. Ashikari, M. Ueguchi-Tanaka, *et al.*, 2002. Green revolution: a mutant gibberellin-synthesis gene in rice. *Nature*, Vol. 416, no. 6882: 701-702.
- [67] SDSN (Sustainable Development Solutions Network), 2013. *Solutions for Sustainable Agriculture and Food Systems. Technical report for the post 2015 development agenda*. UN. New York. pp. 108.
- [68] Septiningsih E.M., A.M. Pamplona, D.L. Sanchez, *et al.*, 2009. Development of submergence tolerant rice cultivars: the Sub1 locus and beyond. *Ann Bot.*; 103:151-160.
- [69] Setter T.L., E.V. Laureles, 1996. The beneficial effect of reduced elongation growth on submergence tolerance of rice. *J Exp Bot.*; 47: 1551-1559.
- [70] Shalini J., P. Jain, P. Singh Bahadur, 2020. Case Study-Green Revolution in Punjab”, *Intern. J. for Modern Trends in Sci. and Techn.* Vol. 06, Issue 07: 61-68.
- [71] Singh N., T. Dang, G. Vergara, *et al.*, 2010. Molecular marker survey and expression analyses of the rice submergence-tolerance genes SUB1A and SUB1C. *Theor Appl Genet.* doi:10.1007/s00122-010-1400-z.
- [72] Spielmeier W., M.H. Ellis, P.M. Chandler, 2002. Semidwarf (*sd-1*), “green revolution” rice. Contains a defective gibberellin 20-oxidase gene. *PNAS*, vol.99:9043-9048.
- [73] Stakman E.C., R. Bradfoeld, P.C. Mangelsdorf, 1968. *Campaigns against hunger*, Cambridge The Belknap Press of Harvard University Press. 1967. Pp. XVI, 328.
- [74] Strampelli N., 1932. I miei lavori: origini e sviluppi - I grani della Vittoria. In: *Origini, sviluppi, lavori e risultati*. Istituto Nazionale di Genetica per la Cerealicoltura, Roma 1932: 47-110.
- [75] Swaminathan M.S., 2006. An Evergreen Revolution. *Crop Science*. 46 (5): 2293-2303. doi:10.2135/cropsci2006.9999.
- [76] Taba S., 1995. Maize Germplasm: Its Spread, Use and Strategies for Conservation In: Taba, S. (ed.) *Maize Genetic Resources*. Maize Program Special Report. Mexico, D.F.: CIMMYT. 7-58.
- [77] Vergara B.S., A. Mazaredo, 1975. Screening for resistance to submergence under greenhouse conditions. In *Proc. Intern. Seminar on Deepwater Rice*. Dhaka, Bangladesh: Bangladesh Rice Research Institute. 67-70.
- [78] Wilson E.O., 2002. *The future of Life*. ALA Notable Books for Adults.
- [79] Worland A.J., E.L. Sayers, A. Borner, 1994. The genetics and breeding potential of Rht12, a dominant dwarfing gene in wheat. *Plant breeding* 113: 187-196.
- [80] Wu J., X. Kong, J. Wan, *et al.*, 2011. Dominant and pleiotropic effects of a GAI gene in wheat results from a lack of interaction between DELLA and GID1. *Plant Physiol.* 157(4):2120-30.
- [81] Xu K., X. Xu, T. Fukao, *et al.*, 2006. *Sub1A* is an ethylene responsive-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature*, 442:705-708.