

L'eterosi nelle piante:

dall'ipotesi genetica di Jones all'era genomica

Parte 1^a

Gianni Barcaccia*, Silvia Lorenzetti** e Mario Falcinelli**

Inbreeding ed eterosi in relazione al sistema di unione

A distanza di un secolo dalla sua scoperta, l'eterosi rappresenta ancora oggi il fenomeno biologico più straordinario esistente in natura che può essere sfruttato attraverso gli ibridi senza conoscerne le basi genetico-molecolari.

Introduzione

Il termine **eterosi** [heterosis] indica l'esplosione di vigore che si osserva nelle progenie di particolari incroci tra linee inbred o pure, e che si manifesta come superiorità del valore fenotipico dei genotipi ibridi rispetto a quello dei loro genotipi omozigoti parentali (Figura 1).

Il fenomeno, descritto anche come vigore ibrido ed evidente soprattutto nelle specie allogame, può essere considerato l'opposto del deterioramento di vigore che accompagna l'autofecondazione o l'incrocio tra individui imparentati (depressione da *inbreeding*). In generale, l'eterosi si manifesta non solo come maggiore vigore vegetativo e riproduttivo – lussureggiamento – dell'ibrido rispetto alle linee parentali ma anche come maggiore velocità di sviluppo, quantità di biomassa, qualità del prodotto, resistenza ad agenti

biotici e stress abiotici, robustezza della pianta o qualsiasi altra caratteristica agronomicamente utile. Il grado di eterosi è funzione dei genotipi delle linee impiegate nell'incrocio. Per i caratteri quantitativi, l'eterosi (H) è misurata come differenza tra la media della progenie F₁ e la media delle due linee parentali (P):

$$H = \bar{F}_1 - \bar{P}$$

Il grado di eterosi varia in relazione alla specie e al suo sistema riproduttivo. In **Tabella 1** sono riportate alcune stime dell'eterosi per la produzione di seme. L'eterosi viene sfruttata in molte specie con la costituzione e la coltivazione di varietà ibride. Le ragioni che spingono ad intraprendere programmi di costituzione di varietà ibride e che fanno della costituzione di varietà ibride la scelta strategica più appropriata sono molteplici: i) la produttività delle varietà ibride è maggiore rispetto a quella degli altri tipi possibili di varietà (ad esempio, sintetiche); ii) la produzione di seme ibrido F₁ dà la possibilità di accumulare a livello genomico diverse caratteristiche agronomicamente vantaggiose utilizzando un unico genotipo; iii) l'uniformità genetica degli ibridi F₁ e la segretezza che può essere riservata alle linee parentali facilita la tutela dei diritti del costituente, stimolando così il coinvolgimento del settore privato in program-

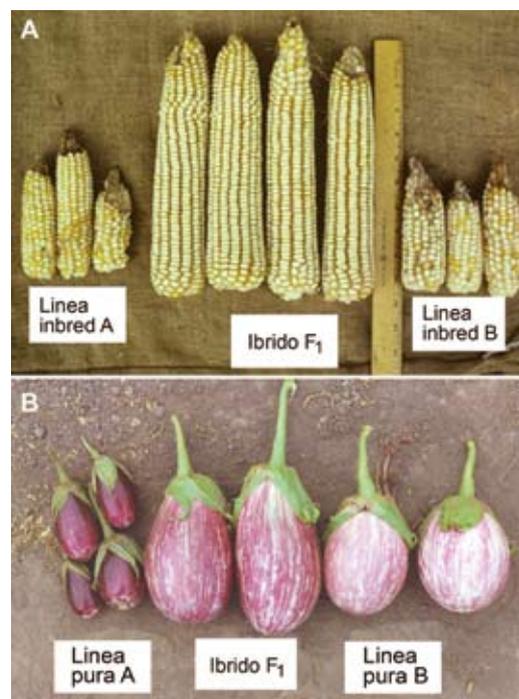


Figura 1 – Spighe rappresentative di due linee inbred di mais e del loro ibrido F1. Bacche di melanzana rappresentative della linea portaseme, della linea impollinante e del loro ibrido F1 (Foto: Seminis Vegetable Seeds Italia).

mi di miglioramento genetico che sono spesso lunghi e molto costosi; iv) la costituzione di varietà ibride non è in contrapposizione con la necessità di preservare le risorse genetiche di specie vegetali poiché la ricerca di linee inbred con alta attitudine alla combinazione specifica richiede l'esplorazione di ampie collezioni di germoplasma, forzandone il mantenimento. Lo sfruttamento dell'eterosi in agri-

*Dipartimento di Agronomia Ambientale e Produzioni Vegetali - Università degli Studi di Padova

**Dipartimento di Biologia Vegetale e Biotecnologie Agroambientali e Zootecniche - Università degli Studi di Perugia

Tabella 1 – Stime dell’eterosi negli ibridi F₁ (in termini percentuali rispetto alla media delle prestazioni parentali) per la produzione di seme.

Specie/ sistema riproduttivo	Eterosi (%)			Riferimento bibliografico
	Media	Minima	Massima	
Allogame				
Mais	121	92	240	Dudley <i>et al.</i> (1991)
	129	112	143	Melchinger <i>et al.</i> (1986)
Segale	178	86	301	Geiger e Schnell (1975)
	207	117	329	Geiger e Whale (1978)
Parzialmente allogame				
Fava	45	22	69	Kittlitz (1986)
	74	55	95	Link <i>et al.</i> (1996)
Colza	30	20	50	Grant e Beversdorf (1985)
	50	20	80	Lefort-Buson e Dattee (1982)
Autogame				
Riso	36	3	106	Saghi-Marooof <i>et al.</i> (1997)
	55	31	73	Birmani <i>et al.</i> (1982)
Frumento	9	-14	106	Martin <i>et al.</i> (1995)

coltura è stato uno dei più grandi successi del miglioramento genetico vegetale: specie importanti come mais, pomodoro, girasole, sorgo e barbabietola sono attualmente coltivate nei Paesi occidentali quasi esclusivamente come varietà ibride. Le varietà ibride di riso stanno diffondendosi rapidamente in molti Paesi asiatici, soprattutto Cina. Anche molte altre specie di notevole importanza economica per l’Europa (ad esempio, segale, peperone, spinacio, carota, ecc.) sono coltivate come varietà ibride. Benché le varietà ibride siano ampiamente diffuse in agricoltura, l’eterosi che esse manifestano e che i miglioratori sfruttano da oltre mezzo secolo è un fenomeno non ancora chiaro sia in termini genetici che molecolari.

Relazione tra inbreeding, eterosi e sistema di unione

Nelle condizioni naturali le popolazioni di piante allogame soggiacciono fondamentalmente alla legge dell’equilibrio genetico di Hardy-Weinberg. Tale legge afferma che in una popolazione di dimensione numerosa, in presenza di unioni casuali (panmissia) ed in assenza di forze evolutive (selezione, mutazione e migrazione), le frequenze genotipiche ad un dato locus con alleli *A* e *a* si attestano su valori pari a $p^2 AA$, $2pq Aa$ e $q^2 aa$, dove *p* e *q* sono le frequenze alleliche della popolazione.

La legge di Hardy-Weinberg presuppone che le unioni tra genotipi siano funzione della loro frequenza: la probabilità che due genotipi si incrocino tra loro è quindi uguale al prodotto delle loro frequenze. Qualora individui geneticamente simili perché imparentati si uniscano tra loro più spesso di quanto voluto dal caso l’equilibrio genetico viene disturbato. In particolare, le unioni di questo tipo determinano un aumento dell’omozigosi, una diminuzione della variabilità genetica della popolazione e un deterioramento del vigore delle piante che si ottengono (depressione da *inbreeding*). Infatti, in questi casi l’inincrocio aumenta la probabilità che le progenie ereditino gli stessi geni da entrambi gli individui parentali portando così ad una loro fissazione allo stato omozigote. Le unioni tra individui geneticamente dissimili (*outbreeding*) portano, invece, ad una diminuzione dell’omozigosi e al mantenimento o addirittura ad un aumento della variabilità genetica della popolazione. Nei casi di esoincrocio, infatti, aumenta la probabilità che le progenie ereditino geni differenti dai due individui parentali determinando così lo stato eterozigote. Nelle loro applicazioni più estreme, l’inincrocio e l’esoincrocio controllati rappresentano strategie molto utili per sviluppare linee pure o linee inbred omozigoti a tutti i loci o per creare ibridi eterozigoti a molti loci.

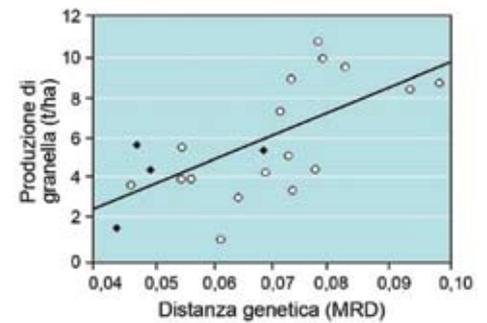


Figura 2 – Relazione esistente tra distanza genetica e produzione di granello in popolazioni di mais ($r=0,63^{}$, significativo per $P<0,01$, $b=11,7$). Le popolazioni ibride ottenute mediante interincrocio entro lo stesso gruppo eterotico sono rappresentate in nero, mentre quelle derivanti da interincrocio tra gruppi eterotici distinti sono in bianco.**

Il sistema di unioni condiziona pertanto la composizione genotipica di una popolazione e la manifestazione fenotipica dei suoi caratteri. In questo senso, l’eterosi può essere considerato un fenomeno opposto e complementare a quello della depressione da *inbreeding*.

L’interincrocio tra individui di una stessa popolazione e l’interincrocio tra individui di popolazioni diverse ha conseguenze marcate sulla produttività di una coltura. Nelle popolazioni di mais è stata dimostrata l’esistenza di una stretta correlazione tra depressione di vigore ed eterosi, da un lato, e distanza genetica, calcolata sulla base di dati relativi sia a caratteri morfo-fisiologici (Moll *et al.*, 1965) che a marcatori molecolari (Reif *et al.*, 2003), dall’altro. In **Figura 2**

è riportata la relazione tra distanza genetica e produzione di granello in popolazioni da interincrocio di mais ottenute secondo un dise-

Tabella 2 – Composizione genotipica e distribuzione genica attesa in progenie ottenute secondo diversi sistemi di unione.

Combinazioni	Tipo di unione	Progenie		
Inbreeding (inincrocio)				
I × I	Cc × Cc	1 CC	2 Cc	1 cc
I × I	Cc × Cc	1 CC	2 Cc	1 cc
II × II	CC × CC	4 CC		
II × II	CC × CC	4 CC		
III × III	cc × cc			4 cc
III × III	cc × cc			4 cc
Rapporti genotipici		10 CC	4 Cc	10 cc
Rapporti allelici		24 C : 24 c		
Outbreeding (esoincrocio)				
I × II	Cc × CC	2 CC	2 Cc	
II × I	CC × Cc	2 CC	2 Cc	
II × III	CC × cc		4 Cc	
III × II	cc × CC		4 Cc	
I × III	Cc × cc		2 Cc	2 cc
III × I	cc × Cc		2 Cc	2 cc
Rapporti genotipici		4 CC	16 Cc	4 cc
Rapporti allelici		24 C : 24 c		
Panmissia (incrocio casuale)				
Rapporti genotipici		6 CC	12 Cc	6 cc
Rapporti allelici		24 C : 24 c		

gno diallelico: l'incrocio tra popolazioni geneticamente simili causa una depressione di vigore mentre l'incrocio tra popolazioni geneticamente differenziate determina una esplosione di vigore (Moll *et al.*, 1965; Reif *et al.*, 2003). Lamkey e Edwards (1999) hanno coniato il termine *panmictic midparent heterosis* (PMPH) per descrivere la deviazione della prestazione di una popolazione ibrida – ottenuta da libera impollinazione tra individui di popolazioni geneticamente differenziate – da quella media delle popolazioni parentali, entrambe in equilibrio Hardy-Weinberg.

La teoria genetica quantitativa ha dimostrato che in assenza di epistasia, assumendo due alleli per locus, l'eterosi di questo tipo è funzione del prodotto degli effetti di dominanza e del quadrato della differenza delle frequenze alleliche al locus corrispondente (Falconer e Mackay, 1996, p. 255), che equivale al quadrato della distan-

za di Roger modificata (*modified Roger's distance*, MRD) (Wright, 1978; Goodman e Stuber, 1983; Melchinger, 1999)¹.

L'esperimento di Reif *et al.* (2003) ha dimostrato per i mais delle regioni tropicali, così come era stato fatto 50 anni prima per i mais delle regioni temperate (Hallauer *et al.*, 1988; Melchinger e Gumber, 1998), che la scelta del materiale di partenza per la selezione di linee inbred in funzione del gruppo eterotico di appartenenza è determinante per la costituzione di varietà ibride. Per "gruppo eterotico" si intende un gruppo di genotipi (linee), imparentati o anche non imparentati, appartenenti ad una stessa popolazione o a popolazioni distinte, che manifestano una attitudine alla combinazione simile quando incrociati con altri genotipi (linee) appartenenti ad altri gruppi di germoplasma. Hallauer *et al.* (1988) hanno definito gruppo eterotico una po-

polazione di genotipi che quando incrociati con genotipi di un'altra popolazione danno discendenze che forniscono prestazioni superiori a quelle ottenibili incrociando genotipi appartenenti ad una stessa popolazione. Ad esempio, nel mais di tipo "flint" (*Zea mays* subsp. *indurata*) è possibile distinguere due gruppi principali: *Lancaster Sure Crop* (LSC) e *Iowa Stiff Stalked Synthetic* (BSSS).

L'*inbreeding* è particolarmente importante per le conseguenze genetiche che determina e le ripercussioni che ha sui metodi di miglioramento genetico. La forma più estrema di *inbreeding* è ovviamente l'autofecondazione che è possibile unicamente nelle piante ermafrodite e che costituisce la forma di riproduzione naturale delle specie autogame. Le popolazioni di specie allogame, invece, non tollerano o tollerano male l'*inbreeding*. In linea generale, l'unione tra individui imparentati non provoca un cambiamento delle frequenze geniche, ma determina un aumento delle frequenze dei genotipi omozigoti con la conseguente comparsa di fenotipi recessivi che risultano così esposti all'azione della selezione. A titolo di esempio, nella **Tabella 2** è riportata la distribuzione attesa di geni in caso di inincrocio (solo autofecondazione) e esoincrocio (fecondazione incrociata solo tra piante geneticamente diverse) quando la proporzione iniziale degli alleli è la stessa nei parentali e le progenie hanno la stessa numerosità. Considerando tutte le possibili combinazioni di incrocio e i corrispondenti reciproci, in entrambi i sistemi le proporzioni dei geni al locus considerato rimangono invariate. Considerando che nell'esempio gli alleli dominanti e quelli recessivi hanno uguale frequenza ($p=q=0,5$), in presenza di equilibrio Hardy-Weinberg una popolazione di 24 individui sarebbe costituita da 6 CC, 12 Cc e 6 cc pari al 25% (p^2), al 50%

¹ Secondo la formula di Roger modificata, la distanza genetica tra due popolazioni è calcolata usando la seguente formula:

$$MRD = \sqrt{\frac{1}{2m} \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n (p_{ij} - q_{ij})^2}$$

dove p_{ij} e q_{ij} sono le frequenze del j -esimo allele all' i -esimo locus nelle due popolazioni considerate, n è il numero dei possibili alleli all' i -esimo locus ed m corrisponde al numero complessivo di loci presi in considerazione (Wright, 1978).

($2pq$) e al 25% (q^2) degli individui totali. Rispetto all'equilibrio Hardy-Weinberg si osserva pertanto un cambiamento a favore dei genotipi omozigoti in caso di **inbreeding** e a favore di quelli eterozigoti in caso di **outbreeding**. Qualora i fenotipi non abbiano la stessa "fitness" l'ambiente è in grado di esercitare una azione selettiva determinando così variazioni delle frequenze geniche nel corso di generazioni successive.

Tra il 1910 e il 1930, Sewall Wright e Ronald A. Fisher elaborarono metodi per quantificare il grado di **inbreeding** che, come effetto a livello di un singolo individuo, si traduce in un aumento della probabilità che l'individuo sia omozigote per alleli identici, cioè per alleli aventi la stessa origine e risultanti quindi dalla replicazione di uno stesso allele inizialmente presente in un ascendente comune ai suoi genitori. Gli alleli identici si separano durante la meiosi con la segregazione dei cromosomi omologhi e vanno a finire in gameti differenti. Tali alleli saranno così ereditati in individui diversi della stessa discendenza e attraverso un sistema di unioni casuali sarà molto improbabile che possano ritrovarsi insieme nello stesso individuo. Qualora invece le unioni non siano casuali, ma coinvolgano individui imparentati è possibile che alleli identici portati da gameti diversi vadano a finire insieme nello stesso zigote e tale evento sarà tanto più probabile quanto più alto è il grado di parentela tra gli individui. Come misura quantitativa del grado di affinità genealogica tra gli individui di una popolazione è stato assunto il coefficiente di **inbreeding** (F), che equivale alla probabilità che un individuo possieda ad un dato locus alleli identici. Tale coefficiente può anche essere chiamato coefficiente di fissazione poiché corrisponde alla probabilità che un allele risulti fissato in condizione omozigote.

Tabella 3 – Valori dei coefficienti di inbreeding (F) per la prima generazione di alcuni dei più comuni sistemi di unione.

Tipo di unione	F
Autofecondazione	$\frac{1}{2}$ (0,5)
Incroci	
Genitore-progenie (parent-offspring)	$\frac{1}{4}$ (0,25)
Fratello-sorella (full-sibs)	$\frac{1}{4}$ (0,25)
Mezzi-fratelli (half-sibs)	$\frac{1}{8}$ (0,125)

In una popolazione naturale, l'incrocio tra individui imparentati può avere diverse conseguenze: provoca un aumento generalizzato della frequenza degli omozigoti e quindi una diminuzione della variabilità genetica complessiva, insieme a una riduzione della capacità adattativa media della popolazione in quanto oltre alla comparsa di omozigoti per alleli già manifesti si ha anche la comparsa di recessivi per alleli sfavorevoli o letali. Di fatto, in presenza di **inbreeding** le frequenze genotipiche di una popolazione cambiano rispetto a quanto voluto dall'equilibrio Hardy-Weinberg. Prendendo in esame un singolo locus con due alleli A e a , l'unione tra individui imparentati all'interno di una popolazione determina la formazione di genotipi omozigoti per alleli identici in proporzione all' F degli individui che compongono l'intera popolazione. Questi omozigoti riguarderanno sia AA che aa e la loro frequenza sarà funzione delle frequenze geniche dei due alleli (p per A e q per a). Gli omozigoti per alleli identici dei due tipi saranno pertanto presenti nell'intera popolazione per frazioni pari a pF per AA e qF per aa , mentre i genotipi della frazione rimanente ($1-F$) saranno distribuiti tra AA , Aa e aa in accordo con la legge di Hardy-Weinberg. Le frequenze genotipiche di una popolazione soggetta ad **inbreeding** saranno pertanto:

$$f(AA)=p^2(1-F)+pF=p^2+pqF;$$

$$f(Aa)=2pq(1-F)=2pq-2pqF;$$

$$f(aa)=q^2(1-F)+qF=q^2+pqF.$$

Nella popolazione si ha quindi un aumento della frequenza di ciascuno degli omozigoti misurato dal prodotto tra le frequenze geniche e il coefficiente di **inbreeding** (pqF), mentre la riduzione della frequenza dei genotipi eterozigoti non può che essere uguale al doppio di questo prodotto ($2pqF$). Questi concetti hanno permesso a SewallWright di giungere alla formula generale dell'equilibrio genetico che è valida per qualsiasi popolazione:

$$(p^2+pqF)AA + (2pq-2pqF)Aa + (q^2+pqF)aa=1$$

In presenza di unioni casuali, cioè quando $F=0$, si ritorna alla formula dell'equilibrio di Hardy-Weinberg, mentre il massimo effetto **inbreeding** si ha quando $F=1$ poiché la popolazione risulta costituita unicamente da omozigoti, così come accade nelle specie autogame. In questa situazione si avranno p omozigoti per A e q omozigoti per a . Nella **Tabella 3** sono riportati i valori dei coefficienti di **inbreeding** (F) per alcuni dei più importanti sistemi di unione utilizzati nel miglioramento genetico delle specie di interesse agrario. Si può notare che nel caso degli incroci, il valore

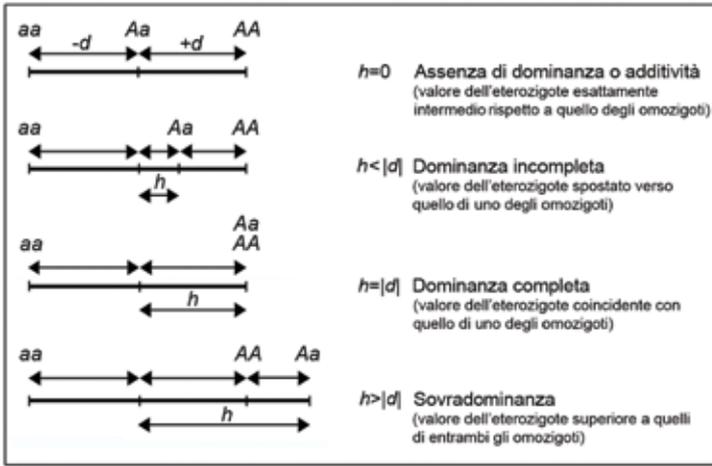


Figura 3 – Misura della dominanza secondo il modello teorico di Mather.

di F dipende dal grado della relazione parentale esistente tra gli individui usati come genitori. In sostanza, maggiore è la distanza di tali individui rispetto ad un ascendente comune e più bassa è la probabilità che essi ereditino alleli identici.

La depressione di vigore e l'eterosi a livello di popolazione sono influenzati non soltanto dalle frequenze genotipiche, e quindi dal sistema di unione, ma anche dal valore fenotipico delle singole classi genotipiche. In particolare, per un dato locus il valore dell'eterozigote e quello degli omozigoti è condizionato dalle interazioni esistenti tra gli alleli. Con riferimento ad un singolo locus avente alleli A e a , le situazioni corrispondenti all'assenza di dominanza, alla presenza di dominanza, sia incompleta che completa, e alla sovradominanza sono state rappresentate da K. Mather nel modello schematicizzato in **Figura 3**.

Secondo questo modello teorico, i valori dei tre genotipi AA , Aa e aa , misurati come deviazioni dalla media degli omozigoti, risultano rispettivamente $+d$, h e $-d$. Il parametro $|d|$ misura l'effetto medio della sostituzione dell'allele a con A e viceversa. L'effetto della dominanza è invece misurato da h . In assenza di dominanza ($h=0$, ad-

ditività), l'eterozigote avrà un valore fenotipico esattamente intermedio a quello degli omozigoti. In presenza di dominanza, invece, il valore fenotipico dell'eterozigote sarà spostato verso l'omozigote per l'allele dominante, e potrà risultare simile ($h < d$, dominanza incompleta) o uguale ($h = d$, dominanza completa) a quest'ultimo. La differenza tra la media dei due omozigoti e l'eterozigote è una misura della dominanza. Il valore fenotipico dell'eterozigote risulterà superiore rispetto a quello di entrambi gli omozigoti in caso di sovradominanza ($h > d$).

La depressione di vigore che si osserva a livello dei caratteri quantitativi è un fenomeno associato all'effetto combinato dell'*inbreeding* e della dominanza. I cambiamenti della media di un carattere quantitativo dovuti all'aumento dell'omozigosi e agli effetti della dominanza possono essere analizzati combinando i modelli di genetica quantitativa e di genetica delle popolazioni.

Il valore medio di una popolazione in equilibrio Hardy-Weinberg è pari a $p^2d + 2pqh - q^2d$, che si può dimostrare uguale a $(p-q)d + 2pqh$. Il termine $2pqh$ misura l'incremento del valore fenotipico della popolazione dovuto alla dominanza perché in presenza di azioni ge-

niche puramente additive ($h=0$) questo termine si annulla. In una popolazione con un coefficiente di *inbreeding* $F \neq 0$, la media di un carattere quantitativo è data da $(p-q)d + 2pqh - 2pqFh$. In presenza di dominanza, la diminuzione del valore fenotipico medio dovuta all'*inbreeding* (depressione di vigore) è misurata dal parametro $-2pqFh$. Considerando che $2pqF$ esprime la riduzione della frequenza degli eterozigoti e h il grado di dominanza, diviene evidente che la depressione da *inbreeding* dipende dall'azione congiunta di questi fattori: l'effetto dell'*inbreeding* è nullo quando $h=0$ mentre è massimo quando $p=q=0,5$ e quando $F=1$.

In natura l'autofecondazione che si osserva in molti organismi ermafroditi porta rapidamente all'omozigosi. Così, l'autofecondazione di un monobrido fa ottenere una popolazione con $F=0,5$ perché tutti gli omozigoti che vengono prodotti, pari al 50% della discendenza, sono tali per alleli identici in quanto copie di quelli presenti nel genitore sottoposto ad autofecondazione. Nelle generazioni successive, la quota di eterozigoti si dimezza ad ogni ciclo di autofecondazione e l' F assume valori di 0,75, 0,875, 0,9375 e così via fino ad 1. Ad esempio, dopo otto generazioni la quasi totalità dei geni che erano inizialmente in condizione eterozigote risulteranno allo stato omozigote. Anche gli incroci ripetuti fratello-sorella determinano un consistente incremento della quota di omozigoti, benché con un progresso meno rapido. Con questo tipo di unioni, molto impiegato anche nel miglioramento genetico degli animali, occorrono undici generazioni affinché il 95% dei geni che erano inizialmente in condizione eterozigote raggiungano lo stato omozigote. Quando il grado di parentela si riduce, l'incremento progressivo della percentuale di omozigosi diviene più lento e il numero di generazioni richieste per raggiungere il limite del 100% può essere anche molto elevato. Tuttavia, ogni sistema di *inbreeding* conduce all'omozigosi nel lungo periodo.

L'autofecondazione continuata degli individui inizialmente eterozigoti ad un gran numero di loci è la procedura seguita per l'ottenimento di linee inbred da usare nella costituzione di ibridi commerciali. Nel succedersi delle generazioni di autofecondazione la frazione di omozigoti ai loci inizialmente ibridi aumenta seguendo una nota espressione matematica. Considerando un genotipo ibrido con n coppie alleliche in condizione eterozigote, la frazione di piante omozigoti a tutti i loci dopo m generazioni segreganti è pari a:

$$x = \left[\frac{(2^m - 1)}{2^m} \right]^n$$

Ad esempio, nel monoibrido ad ogni generazione il numero degli eterozigoti si dimezza, raggiungendo in F_6 un valore del 3% circa, mentre nel diibrido, cioè in un individuo eterozigote a due loci, dopo cinque generazioni di autofecondazione, la quota di omozigoti è del 93,8%. Dopo infinite generazioni di autofecondazione la popolazione risulterà costituita da un numero di linee pure omozigoti per alleli diversi pari a 2^n dove n indica il numero di loci inizialmente in condizione ibrida. Tale valore corrisponde ai tipi di gameti che può formare l'ibrido F_1 . Così per un solo locus ($n=1$), corrispondente al monoibrido, le linee pure possibili sono due, per il tetraibrido ($n=4$) sono 16 e così via. Per un poliibrido con $n=100$ le possibili linee pure risultano alcuni miliardi! In conseguenza di ripetute autofecondazioni, dopo una decina di generazioni, anche gli ibridi molto complessi risultano costituiti prevalentemente da genotipi omozigoti. Quanto detto fin qui vale per le specie diploidi. La relazione tra *inbreeding* e depressione di vigore, e tra *outbreeding* ed eterosi cambia quando si ha a che fare con specie poliploidi.

Un poliploide è un organismo con più di due corredi cromosomici di base (genomi). I modelli di eredità che contraddistinguono i poliploidi sono profondamente differenziati in relazione alla loro natura e ciò condiziona la struttura genetica delle popolazioni. Gli allopoliploidi, derivando dalla combinazione di genomi di specie diverse, sono caratterizzati da eterozigosi fissata. Con ciò si intende dire che la presenza negli allopoliploidi di più genomi, contribuiti dalle specie ancestrali, fa sì che i geni fondamentali per la vita abbiano degli omologhi in tutti i genomi e che in ciascuno di essi questi geni possano essere rappresentati da alleli diversi, magari in condizione omozigote. Eterozigosi fissata significa pertanto che se in un genoma per un dato gene c'è **AA** in un altro genoma per un suo omologo può esservi $a'a'$. Alla meiosi gli allopoliploidi tendono a formare bivalenti con molta regolarità in quanto l'appaiamento avviene esclusivamente tra cromosomi omologhi: essi presentano quindi una eredità disomica. Gli autopoliploidi, essendosi originati dalla combinazione di genomi della stessa specie o di specie simili, hanno un livello alto ma variabile di eterozigosi. I cromosomi di ogni tipo sono omologhi e hanno uguale probabilità di appaiarsi: alla meiosi gli autopoliploidi possono esibire formazioni a multivalenti e sono pertanto caratterizzati da una eredità polisomica.

La poliploidizzazione ha avuto un ruolo molto importante nel corso dell'evoluzione di tutti gli organismi viventi. In natura gli allopoliploidi sono considerati essere più rappresentati degli autopoliploidi, anche se recenti studi di genomica hanno dimostrato che questi ultimi sono più diffusi di quanto comunemente ritenuto. Tra le piante coltivate sono numerosissimi gli esempi di specie poliploidi, sia autopoliploidi (erba medica, patata,

arachide, barbabietola) che allopoliploidi (frumento, colza, tabacco, cotone). D'altro canto, i primi due genomi vegetali che sono stati interamente sequenziati, quelli di *Arabidopsis thaliana* e di riso (*Oryza sativa*), scelti principalmente per le loro piccole dimensioni, hanno sorprendentemente rivelato che queste due specie, considerate come diploidi, sono in realtà poliploidi antichi (paleopoliploidi) che hanno evidentemente subito un processo di "diploidizzazione", acquisendo così un modello di eredità disomica.

Nei poliploidi ad eredità polisomica, sia naturali (ad esempio, erba medica) che indotti (ad esempio, mais), la depressione da *inbreeding* procede molto più rapidamente di quanto atteso in base alla progressione del grado di omozigosi (Randolph, 1942; Alexander e Sonnemaker, 1961; Busbice e Wilsie, 1966; Rice e Dudley, 1974; Bingham *et al.*, 1994). In un diploide, l'autofecondazione ripetuta delle progenie partendo da un eterozigote **Aa** produce ad ogni generazione un dimezzamento della quota di eterozigoti a quel locus e la progenie finale risulterà composta solo di omozigoti **AA** e **aa** nella misura del 50% ciascuno. In un tetraploide ad eredità disomica, come è il caso degli allotetraploidi, le conseguenze genetiche dell'autofecondazione sono analoghe a quelle dei diploidi, con la differenza che nel caso di

geni omologhi si avrà una doppia dose di ogni allele nei loci corrispondenti dei due diversi genomi: ad esempio, i genotipi omozigoti a loci omologhi potrebbero essere AA e aa in un genoma $A'A'$ e $a'a'$ nell'altro genoma, che in linee differenti risultano diversamente combinati. In un tetraploide ad eredità tetrasomica, come è il caso degli autotetraploidi, la situazione è più complessa. La presenza di quattro cromosomi omologhi fa sì che allo stesso locus siano presenti quattro alleli, che possono essere tutti uguali (locus monoallelico) o anche tutti diversi (locus tetraallelico) con presenza di situazioni intermedie (locus diallelico o triallelico). Questo fatto ha conseguenze importanti sulle relazioni tra omozigoti ed eterozigoti. A titolo di esempio, l'autofecondazione di un eterozigote diallelico *duplex* ($A_1A_1A_2A_2$) ottenuto dall'incrocio tra due linee pienamente omozigoti antagoniste ($A_1A_1A_1A_1 \times A_2A_2A_2A_2$) porta all'ottenimento di appena 2/36 (circa 5,5%) di genotipi omozigoti (1/36 *quadru-plex* $A_1A_1A_1A_1$ e 1/36 *nulliplex* $A_2A_2A_2A_2$, assumendo A_1 dominante su A_2). Inoltre, saranno generati ripetutamente e mantenuti a lungo nella popolazione, oltre che genotipi *duplex* $A_1A_1A_2A_2$, anche genotipi di tipo *simplex* e *triplex* come $A_1A_2A_2A_2$ e $A_1A_1A_1A_2$. Nonostante questa marcata differenza nella progressione verso l'omozigosi, la depressione da *in-*

breeding nei tetraploidi procede usualmente in modo molto più rapido di quanto atteso, seguendo un andamento simile a quello dei diploidi. Randolph (1942) ha trovato che i materiali tetraploidi di mais risultano solitamente meno vigorosi delle linee inbred diploidi da cui derivano. Ciò fa pensare che, in questa specie, la depressione di vigore conseguente all'*inbreeding* sia molto più accentuata a livello tetraploide che a quello diploide. Poiché il genotipo delle linee inbred ai due livelli di ploidia è identico in termini di rapporto numerico tra gli alleli ma i materiali differiscono tra loro per il dosaggio degli alleli ai singoli loci, si può pensare che i dosaggi genici svolgano un ruolo chiave nella manifestazione della depressione di vigore, addirittura più importante di quello attribuibile all'omozigosi. Un numero crescente di alleli identici e la conseguente perdita di loci triallelici e tetraallelici potrebbe, quindi, esercitare un effetto negativo sul vigore. Di fatto, negli autoploidi per effetto dell'autofecondazione il dosaggio degli alleli a singoli loci subisce cambiamenti più rapidi e consistenti di quelli riguardanti il grado di omozigosi.

Abstract

Heterosis, or hybrid vigor, refers to the phenomenon that an F_1 progeny obtained by crossing genetically divergent inbred or pure lines exhibit greater biomass, speed of development, and fertility than the two homozygous parents. This biological phenomenon has been exploited extensively for the constitution of crop varieties and it has also been a powerful force in the evolution of plant populations. Perhaps, heterosis is the greatest phenomenon in nature that can be exploited without understanding it. There have been two explanations of heterosis beginning with

East and Shull in 1908: both believed that "different germplasms produce a developmental stimulus that increases with diversity of the uniting gametes". This is now called the overdominance hypothesis for which the heterozygote has an advantage. It refers to the idea that allelic interactions occur in the hybrid so that the heterozygous class performs better than either homozygous class. Alternatively, heterosis can be produced by the masking of recessive alleles in each parental line by dominant, or nearly dominant alleles from the other parental line. This is the dominance hypothesis that was developed by Jones in 1917 formulating a model of linked dominant alleles on chromosome blocks. In this case heterosis results from the complementation in the hybrid of different deleterious alleles that were present in a parental genotype by superior alleles from the opposite parental genotype. The genetic basis of heterosis has been discussed for nearly a century, but little consensus has emerged. In maize, the species most studied, experimental evidence suggests that the genetic basis of heterosis is partial to complete dominance. Overdominance has long been discussed as the genetic basis of heterosis. However, many data supporting overdominance presumably resulted from pseudo-overdominance, arising from dominant alleles linked in repulsion phase. Epistasis, particularly between associated loci, may also be an explanation for heterosis. No data exclude the possibility of all three mechanisms contributing to heterosis, albeit in different proportions.