

UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI SCIENZE DEL FARMACO

Corso di laurea in Scienze Farmaceutiche Applicate

TESI DI LAUREA TRIENNALE

IMPATTO DEL CAMBIAMENTO CLIMATICO GLOBALE SULLE PIANTE

MEDICINALI ED AROMATICHE E SUI LORO PRODOTTI SECONDARI

Impact of climate change on medicinal and aromatic plants
and on their secondary products

RELATORE: Prof. Bona Stefano

CORRELATORE: Fusaro Cappello Maddalena Bruna

LAUREANDO: Ballarin Caterina

ANNO ACCADEMICO 2021/2022

1	Introduzione.....	5
1.1	Parte generale.....	6
2	Biomi Terrestri.....	7
3	Fenologia globale.....	9
4	Aspetti chimici.....	11
4.1	Elevati effetti della CO2.....	13
4.2	Elevati effetti dell'O3.....	20
4.3	Effetti dei raggi UV potenziati.....	24
4.4	Effetti del riscaldamento globale.....	30
5	Cambiamenti climatici e piante officinali.....	34
6	<i>Taxus Wallichiana</i>	37
7	<i>Calendula Officinalis</i>	39
8	Conclusioni.....	42

Riassunto

I cambiamenti climatici derivati dal riscaldamento globale rappresentano una delle sfide di maggiore entità e dimensione della nostra epoca; l'innalzamento delle temperature e gli eventi meteorologici sempre più catastrofici, uniti alla massiccia azione antropica, stanno comportando un serio rischio per il nostro pianeta. Le piante medicinali e aromatiche, alla cui presenza è legata la buona salute di milioni di persone, non sono immuni a queste variazioni.

Queste piante forniscono molti benefici per la salute umana, in particolare nelle comunità in cui la medicina occidentale non è disponibile. Come per altre specie, le loro popolazioni possono essere minacciate dal cambiamento dei regimi di temperatura e precipitazioni, dall'interruzione delle relazioni commensali e dall'aumento di parassiti e agenti patogeni, combinati con la frammentazione dell'habitat antropico che impedisce la migrazione. Inoltre, le specie medicinali vengono spesso raccolte in modo insostenibile e questa combinazione di pressioni può spingere molte popolazioni all'estinzione.

I cambiamenti che ne derivano per le piante che invece si adattano saranno cambiamenti sulla fenologia oppure la possibilità di aumento o diminuzione della produzione di prodotti secondari. Questo porterà ad un'evoluzione economico-culturale nella modalità di gestione della salute e delle patologie umane di cui ci sarebbe la necessità imminente di prendere coscienza, per limitare i danni e promuovere la salvaguardia della biodiversità.

Abstract

Climate changes derived from global warming represents one of the biggest challenges of our times; the temperature's raising and the increasingly catastrophic meteorological events added up to a massive anthropic action are involving a huge risk for our planet. Medicinal and aromatic plants, whose presence determines the good health of millions of people, are not immune to these variations. Like many other species, their population can be threatened by drastic termic changes, extreme variations in the precipitations, interruption of symbiosis relations and the increase of pathogens, combined with the fragmentation of the anthropogenic habitat that prevents migration. Furthermore, medicinal species are often unsustainably harvested and this combination of pressures can push many populations to extinction.

The resulting changes for plants that adapt will be changes in phenology or the possibility of increasing or decreasing the fabrication of secondary products. This will lead to an economic and cultural evolution in the way of managing health and human pathologies of which there would be an imminent need to become aware of, in order to limit the damage and promote the protection of biodiversity.

Introduzione

Il cambiamento climatico sta innescando una serie di modificazioni, su scala globale, relative ai modelli stagionali, agli eventi meteorologici, agli intervalli di variazione termica ed a numerosi altri eventi a questi correlati. Gli effetti catastrofici dell'innalzamento delle temperature sono già visibili e, data la loro natura cumulativa, le previsioni per il futuro destano ancora più preoccupazioni. Pur essendo queste ampiamente segnalate da una vasta gamma di esperti e specialisti provenienti da svariati settori, le attività antropiche continuano e aumentano, amplificandone così le nefaste conseguenze. La CBD (Convenzione sulla Diversità Biologica) definisce cambiamento climatico come un mutamento della composizione atmosferica attribuibile, direttamente o indirettamente, all'attività umana. Le sfide imposte dal cambiamento climatico riguardano la capacità dell'uomo di conservare la biodiversità, compresa la sfera relativa alle piante medicinali ed aromatiche (MAP).

Come ogni essere vivente della biosfera, le MAP non risultano immuni alle modificazioni climatiche. La loro vulnerabilità, come quella degli ecosistemi in cui vivono, si sta rivelando allarmante e dibattiti sull'entità del rischio a cui sono esposte, sia in termini di integrità genetica che di mera sopravvivenza, stanno pullulando all'interno della comunità scientifica.

Sebbene l'impatto del cambiamento climatico non influirà in maniera uguale su ogni specie e popolazione di MAP, effetti particolarmente significativi interesseranno ampi sistemi di piante giocanti un importante ruolo in chiave economica e curativa. La consistenza di questo rischio e la valutazione del conseguente danno saranno l'oggetto di discussione di questa tesi.

1.1 Parte generale

A livello ambientale il cambiamento climatico si traduce in un aumento delle temperature senza precedenti che comporta inedite modificazioni nella crescita e nella resa delle piante, periodi di siccità più duraturi nelle regioni aride e semi-aride, un incremento delle inondazioni a latitudini medio-alte e una generale crescita nella frequenza di eventi meteorologici estremi (Tack et al. 2015). Le estinzioni di massa, animali e vegetali, sono un'inevitabile conseguenza di una biodiversità che non riesce ad adattarsi a modificazioni così repentine (Lindzen 1990, Das 2010). Con queste premesse si rende necessario introdurre il modello del mutamento climatico, una delle più importanti sfide dei tempi moderni, e più specificamente bisogna comprendere e valutare i diversi tipi di impatti, vulnerabilità e le strategie di adattamento (Cavaliere 2009, Courtney 2009). Nel rovescio della medaglia, le imprese e le pratiche di produzione agricole si sono sempre adattate alla variabilità delle condizioni climatiche locali e gli agricoltori hanno sviluppato strategie specifiche per rispondere a modelli meteorologici rivelatisi predittivi nella loro data regione (Marshall et al. 2015), ancora di più con piante officinali, come ad esempio *Plantago Ovata*, *Lepidium Sativum*, e tante altre, in zone aride o semi-aride (Das 2010a, b).

La sfida è incoraggiare le nazioni a conservare le proprie piante e specie animali, tanto che l'Organizzazione delle Nazioni Unite (ONU) ha dichiarato il 2010 l'anno della Biodiversità abbinato alla firma della Convenzione sulla diversità biologica. La CBD è un trattato internazionale giuridicamente vincolante con tre principali obiettivi: la conservazione della biodiversità, l'uso sostenibile e la giusta ed equa ripartizione dei benefici derivanti dall'utilizzo delle risorse genetiche. Nonostante questa convenzione c'è una continua scomparsa di specie sia animali che vegetali in tutto il mondo a un ritmo rapido e allarmante. Anche diverse comunità locali in varie regioni del mondo, che utilizzano piante medicinali da generazioni, hanno esposto la loro preoccupazione, in quanto riferiscono la loro crescente difficoltà nel reperire tali specie. Come diretta conseguenza del CBD, sono state emanate nel 2002 una serie

di strategie per la biodiversità e i relativi piani d'azione NBSAP (National Biodiversity Strategies and Action Plans). Seguendo e allargando l'esempio dei paesi Occidentali, anche nazioni in via di sviluppo maggiormente poggianti sull'utilizzo medico di MAP, stanno seguendo questa strada, come ad esempio l'India e l'istituzione della NBA (National Biodiversity Authority).

È necessario che gli interventi governativi siano tempestivi per poter tutelare le fondamentali risorse e processi ecosistemici che vengono costantemente forniti dalle piante. La conservazione delle piante selvatiche ha tre obiettivi dipendenti tra loro:

- Mantenimento delle specie vegetali e della loro diversità genetica
- Utilizzo sostenibile delle risorse relative alle piante selvatiche
- Protezione di piante e vegetazione come fornitori di servizi ecosistemici.

Le piante selvatiche giocano un ruolo fondamentale nel sostentamento di numerosi paesi e il cambiamento climatico non farà che esacerbare questa funzione. Il fattore critico sarà la modalità in cui la gestione di queste risorse verrà organizzata e distribuita, specialmente per specifiche fasce più vulnerabili della popolazione. Il cambiamento climatico sta influenzando piante medicinali e aromatiche in tutto il mondo e potrebbe infine portare a perdite di alcune specie chiave.

2 Biomi: caratteristiche, modificazioni

Un bioma è un'ampia porzione di biosfera, individuata e classificata in base al tipo di vegetazione dominante. Poiché tutti gli esseri viventi vivono influenzandosi reciprocamente, un bioma è costituito da popolazioni e comunità di esseri viventi, sia pluricellulari, sia unicellulari, che interagiscono fra loro in un determinato territorio che si estende su vaste aree della superficie terrestre.

Uno dei fattori principali che determina la distribuzione dei diversi biomi è il clima, ovvero il tempo atmosferico medio di una regione. Utilizzando due sole variabili come temperatura annua e precipitazioni annue, possiamo ottenere un grafico (Fig. 1) che comprende tutti i biomi:

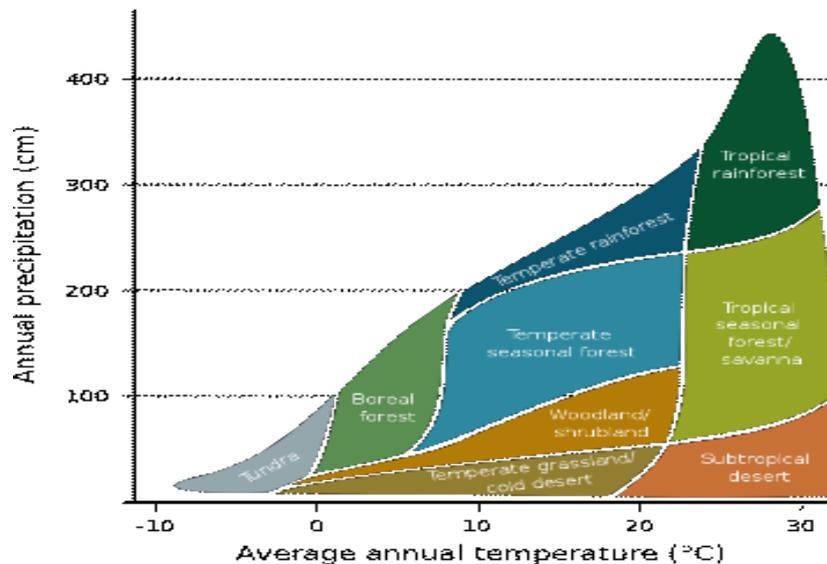


Fig. 1- Schema di classificazione dei biomi terrestri di Whittaker

Il clima è il complesso delle condizioni meteorologiche (temperatura atmosferica, venti, precipitazioni), che caratterizzano una località o una regione nel corso dell'anno, mediato su un lungo periodo di tempo. Si distingue dal tempo (in senso meteorologico), che è una combinazione solo momentanea degli elementi medesimi. Più rigorosamente, si definisce il clima come la descrizione statistica in termini dei valori medi e della variabilità delle varianti meteorologiche in un periodo di tempo che va dai mesi alle migliaia o ai milioni di anni. Secondo la definizione dell'Organizzazione Meteorologica Mondiale, il periodo di media classico è di 30 anni.

I valori degli elementi del clima sono determinati, o quanto meno influenzati, da fattori cosmici, come movimenti e forma della Terra, e geografici, come latitudine, altitudine, distanza dal mare, orientamento delle masse continentali e dei sistemi montuosi, correnti marine, azione umana.

Si possono elencare e descrivere numerosi biomi:

Il bioma della foresta tropicale si trova in determinate zone dell'Africa e della Malesia e perlopiù nel centro America; la stagione vegetativa dura tutto l'anno con una temperatura che varia fra i 25°C e i 30°C. Le precipitazioni sono abbondanti e giornaliere (1700-4500 mm/y).

Il bioma della savana si trova in Africa, in Australia e America settentrionale; la stagione vegetativa dura 200 gg l'anno con una temperatura che varia dai 21°C ai 28°C. Le precipitazioni sono scarse e scandite da forte periodicità (250-600 mm/y).

Il bioma del deserto si raggruppa tra i 15°C e i 30° di latitudine Nord e Sud, principalmente in Africa; la stagione vegetativa dura 100 gg con una temperatura che varia dai 17°C ai 24° C. Caratteristico di questo bioma è la forte escursione termica giornaliera dovuta al cielo terso e limpido, con poca evapotraspirazione e di conseguenza poco vapore acqueo, che impedisce il trattenimento delle radiazioni che arrivano durante il giorno. Le precipitazioni sono minime (<200mm/y l'anno).

Il bioma della prateria temperata si trova tra i 35-40° di latitudine delle zone più interne di Nord e Sud America e Asia centrale; la stagione vegetativa dura 150 gg con una temperatura che varia dai 3°C a 18°C. È caratterizzato da estati calde e da inverni lunghi e freddi, le poche precipitazioni avvengono durante l'inverno (200-600 mm/y) poiché la stagione calda è molto arida.

Il bioma della foresta temperata si trova nelle grandi pianure Euro-Asiatiche e Nordamericane; la stagione vegetativa è di 250 gg e temperatura che varia dai 7°C ai 13° C. È caratterizzato da un'estate calda e umida ed un inverno mite con precipitazione durante l'anno (600-2000 mm/y).

Il bioma della foresta boreale è distribuito per il 90% nell'emisfero Nord dai 45-70° Nord di latitudine, questa grande fascia varia nelle caratteristiche della vegetazione man mano che ci si sposta verso Nord, diminuendo la lunghezza e la densità delle piante come la durata della stagione vegetativa. Questa dura circa 130-150 gg e la temperatura varia mediamente dai 0°C ai 5°C, con picchi massimi di 10°C. Si hanno infatti inverni lunghi e freddi contrapposte ad estati brevi ed umide con le precipitazioni che hanno una media di 400-600 mm/y.

Il bioma della tundra artica si sviluppa in montagna, a quote elevate, ed ha una stagione vegetativa di 100 gg. Si estende a partire dalle zone dove gli alberi stentano a crescere per il clima sempre più rigido, infatti la temperatura varia dai -50°C ai 3°-4°C nei mesi più caldi. C'è un clima nivale con estati brevi e fredde e precipitazioni tra i 100-400 mm/y.

3 Fenologia Globale

I cicli di vita delle piante corrispondono ai cambiamenti climatici stagionali, quindi le variazioni nei tempi di tali cicli forniscono alcune delle prove più convincenti che il cambiamento climatico globale difatto colpisca specie ed ecosistemi (Cleland et al. 2007).

Tale esordio accelerato ha generato notevoli cambiamenti negli eventi fenologici di molte specie di piante, come i tempi di germogliamento, l'evoluzione delle fronde, le prime fioriture e la dispersione dei primi semi o frutti. Studi e registrazioni indicano che molte piante, tra cui i MAP, hanno iniziato a fiorire prima in risposta alle iniziali manifestazioni di temperature e condizioni meteorologiche primaverili. Questo però necessita di ulteriori ed approfondite sperimentazioni sulle piante medicinali. Essendoci molta variabilità tra le specie è difficile prevedere in che modo il cambiamento climatico influisca sulle fenologie di piante diverse.

In uno studio è stato asserito che i cambiamenti fenologici delle piante medicinali non influenzano in modo significativo le pratiche di raccolta selvatica (Cleland et al. 2007). Questo perché si nota che ci sono sempre state variazioni delle stagioni nel tempo, ed i raccoglitori di piante medicinali si sono abituati ad adeguare la loro raccolta in base alle tempistiche dettate dalla natura.

La fioritura precoce però può essere dannosa se un'area è incline a ondate di freddo tardive nella stagione primaverile. Qualora dovesse verificarsi un periodo di freddo pochi giorni o settimane dopo una fioritura precoce, quei primi germogli o frutti si gelerebbero, causando così il loro appassimento o potrebbe influenzare negativamente la resa di alcune piante economicamente utili (Zobayed et al. 2005). Le mele dei frutteti della Carolina del Nord hanno sofferto gravemente di questo tipo di scenario quattro anni fa, come anche per esempio la Sanguinaria, pianta medicinale del Canada (*Sanguinaria canadensis*, *Papaveraceae*), che è suscettibile al gelo a seguito di fioritura precoce (Shea 2008).

Studi, sondaggi e prove crescenti indicano che gli eventi meteorologici estremi come tempeste, siccità e inondazioni sono diventate più frequenti e intense in tutto il globo negli ultimi anni (Neilson et al. 2005). La frequenza e la gravità di questi eventi dovrebbero aumentare in futuro a causa del riscaldamento continuo, avendo effetti negativi sulla salute umana, sulle infrastrutture e sugli ecosistemi. È noto che gli eventi meteorologici estremi possono influenzare la capacità dei coltivatori e raccoglitori di coltivare e/o raccogliere specie di piante medicinali, come riportato negli ultimi anni.

Gli studi hanno dimostrato che oltre a cambiare la propria fenologia, le specie vegetali hanno iniziato ad adattarsi ai recenti cambiamenti climatici attraverso intervalli di specie alterate (Parmigiano, 2006). Ad esempio è stato osservato il diverso comportamento fenologico in un pascolo alpino a Nord-Ovest dell'Himalaya, da Vashistha et al. (2009).

Questi autori hanno suggerito che il cambiamento climatico e la temperatura possono causare irregolarità a lungo termine ed interazione interspecifica, oltre che alterare le popolazioni vegetali dinamiche, la struttura della comunità e il funzionamento degli ecosistemi nella regione. Può inoltre influenzare la composizione chimica e la sopravvivenza di piante in regioni di alta altitudine.

4 Aspetti chimici

Questo lavoro verterà sull'effetto individuale di quattro principali fattori abiotici che influenzano il cambiamento climatico globale, sul loro impatto sulla chimica secondaria delle piante e su come questi effetti possono influenzare le interazioni pianta-insetto. I fattori presi in considerazione includono concentrazioni di CO₂ e O₃ elevati, che sono gas serra che contribuiscono in modo significativo al cambiamento climatico globale, così come la luce e la temperatura UV, che a loro volta sono direttamente influenzate da questi gas serra. Mentre il riscaldamento globale è stato principalmente attribuito all'aumento dei gas serra, l'aumento della luce UV è stato collegato all'esaurimento dell'ozono causato da clorofluorocarburi, idrofluorocarburi e altre sostanze chimiche nocive rilasciate dall'industria, che abbattano le molecole di O₃ stratosferiche (IPCC 2007). L'obiettivo di questo elaborato è quindi quello di identificare le direzioni future per la ricerca sul cambiamento climatico globale e le difese chimiche delle piante, comprese le implicazioni ecologiche principalmente per gli insetti erbivori ma anche per le interazioni tritrofiche (piante/erbivori/predatori) e le malattie delle piante sia nei sistemi naturali che agricoli.

Gli effetti individuali dei principali fattori di cambiamento globale, come concentrazioni di CO₂ e O₃ elevati, aumento di raggi UV e temperatura, hanno una grande influenza sulla chimica secondaria delle piante. Questi metaboliti secondari sono ben noti per il loro ruolo nella difesa delle piante contro gli insetti erbivori. Gli effetti del cambiamento globale sulle sostanze chimiche secondarie sembrano essere specifici per ogni specie vegetale e dipendono dal tipo di sostanza. Anche se le risposte chimiche vegetali indotte da questi fattori sono molto variabili, sembra esserci una certa specificità nella risposta a diversi fattori di stress ambientale. Ad esempio, anche se la produzione di composti fenolici è potenziata da livelli elevati di CO₂ e luce UV, quest'ultima sembra aumentare principalmente le concentrazioni di

flavonoidi e non delle altre componenti. Allo stesso modo, specifici metaboliti fenolici sembrano essere indotti dall'O₃ ma non da altri fattori, e un aumento dei composti organici volatili è stato particolarmente rilevato a temperature elevate. Sono necessarie ulteriori informazioni su come i fattori di cambiamento globale influenzano l'induzione delle difese chimiche delle piante, nonché su come i loro effetti indiretti e diretti influiscono sulle prestazioni e sul comportamento degli insetti, sui tassi di erbivori e sull'attacco dei patogeni. Questa conoscenza è fondamentale per capire al meglio come le piante e i loro nemici naturalmente associati saranno colpiti in ambienti che cambieranno in futuro.

Il cambiamento climatico è stato definito come "qualsiasi cambiamento del clima nel tempo, dovuto alla variabilità naturale o come risultato dell'attività umana" (Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC 2007). Tuttavia, questo termine è solitamente utilizzato nel contesto dei cambiamenti globali derivanti da azioni antropogeniche. Indipendentemente dalle sottili differenze nell'uso di questo termine, vi è un consenso generale sul fatto che gli attuali cambiamenti nei fattori climatici siano principalmente dovuti a pratiche guidate dall'uomo come la combustione di combustibili fossili e la deforestazione. Queste attività rilasciano quantità significative di carbonio nell'atmosfera, che hanno causato un drammatico aumento delle concentrazioni di anidride carbonica (CO₂) negli ultimi 60 anni. L'IPCC ha ripetutamente riferito che l'aumento delle emissioni di gas serra nell'atmosfera (principalmente elevati livelli di CO₂ seguiti da metano e ozono) sono la principale causa dei cambiamenti climatici osservati oggi. Questi cambiamenti includono il riscaldamento globale, le fluttuazioni delle precipitazioni, l'innalzamento del livello del mare e altri eventi climatici estremi. Nonostante la quantità di informazioni esistenti sul cambiamento climatico globale, si sa poco su come questi cambiamenti possano influenzare gli ecosistemi naturali, in particolare le interazioni tra gli organismi viventi.

Le interazioni di piante e insetti sono di grande importanza nella maggior parte degli ecosistemi naturali poiché questi due gruppi di organismi sono estremamente diversi e comprendono quasi il 50% di tutte le specie identificate sulla terra (Price 1997). La teoria della coevoluzione fitochimica suggerisce che i metaboliti secondari siano probabilmente i mediatori più importanti delle interazioni pianta-insetto (Ehrlich e Raven 1964; Berenbaum 1983, 1995; Cornell e Hawkins 2003). Secondo questa teoria, sia le piante che gli insetti erbivori generano forze selettive che portano all'evoluzione delle capacità di difesa delle

piante, cioè la produzione di metaboliti secondari, a offesa degli erbivori che a loro volta sviluppano la capacità di disintossicazione, in una corsa agli armamenti coevolutiva. Queste sostanze chimiche, sebbene non richieste per i processi metabolici primari delle piante come la respirazione o la crescita, sono state ampiamente riconosciute per il loro ruolo nella difesa delle piante contro erbivori e attacchi di agenti patogeni (Kliebenstein 2004). Pertanto, la valutazione degli effetti del cambiamento globale sui metaboliti secondari delle piante è essenziale per prevedere futuri cambiamenti evolutivi reciproci tra piante e insetti erbivori.

Le risposte di difesa delle piante agli erbivori dipendono dalla storia evolutiva delle piante, così come dall'ambiente fisico che influenza le associazioni pianta-insetto (Tollrian e Harvell 1999). I cambiamenti indotti dall'uomo nei fattori ambientali abiotici come i livelli atmosferici di CO₂ e ozono (O₃), la luce ultravioletta (UV), i cambiamenti nei modelli di precipitazione o nella temperatura possono influenzare direttamente la concentrazione di sostanze chimiche secondarie nelle piante, che a loro volta possono determinare la vulnerabilità a specie erbivore ed agenti patogeni. Inoltre, è stata data poca enfasi al modo in cui l'ambiente influisce sull'induzione delle difese chimiche vegetali. Bidart-Bouzat et al. (2005) sono stati probabilmente i primi a riferire che l'induzione erbivora di sostanze chimiche secondarie vegetali, come i glucosinolati, può essere influenzata da cambiamenti nei fattori climatici come le concentrazioni atmosferiche di CO₂. Questo risultato è stato confermato in uno studio successivo di Himanen et al. (2008) dimostrando che l'induzione dei metaboliti secondari può essere alterata non solo da CO₂ elevata, ma anche da variazioni dei livelli di O₃. Questi studi sono importanti perché la variazione nell'induzione chimica delle piante può avere implicazioni ecologiche ed evolutive significative per le piante e le loro interazioni con gli insetti erbivori.

4.1 Elevati effetti di CO₂

Come accennato in precedenza, i livelli di CO₂ atmosferica sono in costante aumento dalla rivoluzione industriale a causa di attività antropiche, soprattutto per lo sfrenato utilizzo di combustibili fossili e la deforestazione. Diversi studi dimostrano che livelli elevati di CO₂ aumentino i tassi e la crescita fotosintetica delle piante (Bazzaz et al. 1990; Bazzaz e Miao 1993; Ceulemans e Mousseau 1994; Curtis 1996). Tuttavia, è stato dimostrato che i potenziali benefici dell'arricchimento di CO₂ sulla crescita o sulla riproduzione delle piante possono

essere compensati da altri fattori ambientali che interagiscono con CO₂ elevati (Bidart-Bouzat et al. 2005). Ad esempio, l'inclusione di insetti erbivori in un esperimento in camera di crescita ha alterato la risposta di fitness della *Arabidopsis thaliana* a CO₂ elevata (Bidart-Bouzat et al. 2005); in altre parole, è stato riscontrato che l'erbivoro sopprimeva o riduceva i miglioramenti della forma fisica delle piante indotti da CO₂ di per sé elevata. Altri studi hanno anche dimostrato che le risposte delle piante a CO₂ elevate possono essere influenzate dalla competizione pianta-pianta, dalla temperatura, dalla luce, dallo stress idrico e da diversi nutrienti (Bazzaz e Miao 1993; Bazzaz et al. 1995; Zhang e Lechowicz 1995; Kellomaki e Vaisanen 1997; Curtis e Wang 1998; Andalo et al. 2001; Kubiske et al. 2002; Wullschlegel et al. 2002).

Ricerche precedenti hanno rivelato che un livello elevato di CO₂ può influenzare una varietà di tratti delle piante, inclusa la chimica secondaria. La tabella 1 riassume gli studi che mostrano l'effetto di CO₂ elevata sui metaboliti secondari, che sono noti per influenzare le interazioni pianta-insetto (vedi riferimenti ivi).

Comunità o specie di piante	Composti chimici secondari	Cambiamenti indotti dall'ambiente nei livelli di sostanze chimiche secondarie	Riferimenti
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Glucosinolates	+/- or 0	<u>Bidart-Bouzat et al. 2005</u>
<i>Artemisia tridentata</i>	Coumarins	0	<u>Johnson and Lincoln 1990</u>
	Flavonoids	0	<u>Johnson and Lincoln 1990</u>
	Monoterpenes	0	<u>Johnson and Lincoln 1990</u>

	Sesquiterpenes	0	<u>Johnson and Lincoln 1990</u>
<i>Betula pendula</i>	Condensed tannins	+	<u>Kuokkanen et al. 2001</u>
	Flavonol glycosides	+	<u>Kuokkanen et al. 2001, Lavola and Julkunen-Tiito 1994</u>
	Terpenoids	+	<u>Kuokkanen et al. 2001</u>
<i>Brassica juncea</i>	<i>Glucosinolates</i>	-	<i>Karowe et al. 1997</i>
<i>Brassica rapa</i>	<i>Glucosinolates</i>	0	<i>Karowe et al. 1997</i>
<i>Raphanus sativus</i>	<i>Glucosinolates</i>	0	<i>Karowe et al. 1997</i>
<i>Brassica napus</i>	<i>Indolyl glucosinolates</i>	-	<i>Himanen et al. 2008</i>
<i>Brassica oleracea</i>	<i>Glucosinolates</i>	+/- or 0	<i>Reddy et al. 2004, Schonhof et al. 2007</i>
	<i>Monoterpenes</i>	-b or 0	<i>Vuorinen et al. 2004a</i>
	<i>Phenolics</i>	- or 0	<i>Reddy et al. 2004</i>
<i>Bromus erectus</i>	<i>Phenolics (Gallic acid)</i>	+ or 0	<i>Castells et al. 2002</i>
<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Phenolics (Gallic acid)</i>	+	<i>Castells et al. 2002</i>

<i>Forest community (12 tree species)</i>	<i>Phenolics</i>	+ or 0	<i>Knepp et al. 2005</i>
<i>Glycine max</i>	<i>Phytoalexins</i>	+ or 0	<i>Braga et al. 2006</i>
<i>Gossypium hirsutum</i>	<i>Condensed tannins</i>	+ or 0	<i>Coviella et al. 2002</i>
	Terpenoid aldehydes	0	<u>Coviella et al. 2002, Agrell et al. 2004</u>
<i>Lotus corniculatus</i>	Condensed tannins	+ ^b	<u>Goverde et al. 2004</u>
	Polyphenols	+ ^b	<u>Goverde et al. 2004</u>
<i>Medicago sativa</i>	Flavonoids	+/- or 0	<u>Agrell et al. 2004</u>
	Triterpenes (Saponins)	+/- or 0	<u>Agrell et al. 2004</u>
<i>Nicotiana tabaccum</i>	Phenolics	+	<u>Matros et al. 2006</u>
	Lignins	+	<u>Matros et al. 2006</u>
<i>Pinus sylvestris</i>	Condensed tannins	0	<u>Heyworth et al. 1998</u>
	Monoterpenes	+	<u>Heyworth et al. 1998</u>
<i>Pinus taeda</i>	Phenolics	+	<u>Gebauer et al. 1998</u>
<i>Plantago maritima</i>	Polyphenols (p-Coumaric acid)	+ or 0	<u>Davey et al. 2004</u>
	Phenolics (Caffeic acid)	+ or 0	<u>Davey et al. 2004</u>
	Phenolics (Ferulic acid)	0	<u>Davey et al. 2004</u>

	Monoterpenes	0	<u>Davey et al. 2004</u>
<i>Populus tremuloides</i>	Condensed tannins	+ or 0	<u>Roth et al. 1998, McDonald et al. 1999, Agrell et al. 2000, Holton et al. 2003</u>
	Phenolic glycosides	+ or 0	<u>McDonald et al. 1999, Agrell et al. 2000, Holton et al. 2003, Lindroth et al. 1993</u>
<i>Quercus myrtifolia</i>	Tannins	+ ^b	<u>Rossi et al. 2004</u>
Tropical tree community (nine tree species)	Phenolics	+ or 0	<u>Coley et al. 2002</u>
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Lignins	0	<u>Asshoff and Hattenschwiler 2005</u>
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Lignins	0	<u>Asshoff and Hattenschwiler 2005</u>

Tabella 1- Variazione nella produzione di metaboliti secondari in presenza di livelli elevati di CO₂

I cambiamenti indotti dalla CO₂ nelle sostanze chimiche secondarie vegetali sono stati spesso spiegati sulla base dell'ipotesi del bilancio dei nutrienti del carbonio (CNBH) (Karowe et al. 1997; Gebauer et al. 1998). In condizioni di CO₂ elevata, questa ipotesi predice un aumento dell'allocazione di carbonio al metabolismo secondario dovuto all'aumentata produzione di carboidrati (Bryant et al. 1983, 1987). Anche se la concentrazione di composti secondari vegetali può essere direttamente influenzata dalla disponibilità delle risorse, diversi studi

hanno dimostrato che queste risposte a CO₂ elevate dipendono anche dal tipo chimico specifico e dalle specie vegetali (o genotipi) in esame (Tabella 1). La tabella 1 fornisce diversi esempi di CO₂ elevata che induce un aumento, una diminuzione o nessun cambiamento nelle concentrazioni di sostanze chimiche secondarie comunemente presenti nelle piante come i glucosinolati, composti fenolici, tannini e terpenoidi. Data l'ambiguità delle risposte chimiche delle piante all'aumento di CO₂, occorre prestare attenzione a non considerarle come una semplice relazione causa-effetto tra caratteristiche ambientali, come ad esempio disponibilità di risorse, e produzione di metaboliti secondari. In effetti, non va trascurato che le interazioni delle piante con gli erbivori sono un fattore importante che determina la variabilità delle difese chimiche delle piante (Ehrlich e Raven 1964; Berenbaum 1983).

Sono stati condotti pochi studi sull'effetto dell'arricchimento di CO₂ atmosferica su composti vegetali specifici che vanno a formare medicinali di grande valore economico. Tali studi hanno rivelato che, in condizioni controllate e ben irrigate in un fitotrone, triplicando la CO₂ contenuta nell'aria aumenta il peso secco della produzione di piante medicinali di digitale lanosa (*Digitalis lanata* EHRH) del 63%, essa produce il glicoside cardiaco digossina che viene utilizzato nel trattamento dell'insufficienza cardiaca. Tuttavia se sotto condizioni di stress idrico la produzione in peso secco indotta dall'aumento della CO₂ è stato dell'83% (Stuhlfauth et al. 1987). Altri risultati hanno rivelato che una concentrazione di CO₂ nell'aria quasi triplicata ha portato a un aumento del 75% della produzione in peso secco della pianta/superficie di coltivazione e aumento del 15% della resa di digossina/unità peso secco della pianta, che combinato produce un effettivo raddoppio della resa totale in digossina/ su ha di terreno coltivato (Stuhlfauth e Fock 1990).

Ci sono anche prove che elevati livelli di CO₂ possono influenzare l'induzione delle difese chimiche delle piante. In uno studio sulla camera di crescita condotto da Bidart-Bouzat et al. (2005), è stato osservato che l'erbivoro della falena *diamondback* o falena cavolo (*Plutella xylostella*), ha indotto un aumento significativo dei livelli di glucosinolati totali e individuali nell'*Arabidopsis thaliana* sebbene solo in condizioni di CO₂ elevate. Inoltre, da tale studio è emerso che l'elevata CO₂ ha modificato le relazioni pianta-insetto, ovvero il tipo e il grado di associazione tra le prestazioni degli insetti (peso dell'insetto adulto) e i livelli di glucosinolati. Himen et al. (2008) ha successivamente riportato che le risposte dei glucosinolati indotte dagli erbivori in *Brassica napus* erano influenzate dalla variazione ambientale, ovvero CO₂ e O₃

elevati. Altri studi, tuttavia, non sono riusciti a trovare effetti significativi di interazione CO₂-erbivori sulle sostanze chimiche secondarie vegetali (Lindroth e Kinney 1998; Roth et al. 1998; Bazin et al. 2002) o hanno rilevato solo un risultato marginalmente significativo (Agrell et al. 2004). Sono necessari ulteriori studi che valutino come la CO₂ elevata possa alterare i metaboliti secondari vegetali indotti dagli erbivori poiché questi risultati possono avere implicazioni dirette per l'evoluzione delle difese inducibili e, quindi, relazioni coevolutive di piante e insetti in futuri ambienti arricchiti di CO₂.

L'aumento dei livelli di CO₂ atmosferica dovrebbe anche influenzare le prestazioni degli insetti erbivori (Lindroth 1996; Bezemer e Jones 1998; Whittaker 1999) attraverso cambiamenti nella qualità delle piante, come la variazione dei livelli dei componenti nutrizionali e/o dei metaboliti secondari. È stata comunemente segnalata una diminuzione delle prestazioni degli insetti e associata a diminuzioni elevate indotte dalla CO₂ nelle concentrazioni di azoto nelle piante o all'aumento dei rapporti C/N (effetto "diluizione dell'azoto") (Fajer 1989; Traw et al. 1996; Hattenschwiler e Schafellner 1999; Goverde et al. 2004; Reddy et al. 2004; Asshoff e Hattenschwiler 2005), in particolare nelle piante C₃ (Barbehenn et al. 2004). Sebbene sia stato osservato un maggiore consumo di foglie (apparentemente per compensare la diminuzione dei livelli di azoto nelle piante), diversi studi hanno rivelato che la concentrazione di erbivori e i danni causati da loro erano inferiori in condizioni di CO₂ elevate (Stililing et al. 1999, 2003; Rossi et al. 2004; Knepp ed altri 2005). Inoltre, quando viene data la possibilità di scelta, è stato osservato che le larve di lepidotteri preferiscono nutrirsi di tessuto fogliare cresciuto in condizioni ambientali ridotte di CO₂ (Goverde e Erhardt 2003; Agrell et al. 2005, 2006; Knepp et al. 2007); anche se da altri studi è stata documentata una tendenza opposta (Johnson e Lincoln 1990; Traw et al. 1996 e Diaz et al. 1998).

Esistono poche informazioni sui cambiamenti elevati mediati dalla CO₂ nella qualità delle piante e su come questi a loro volta influiscono sulle malattie delle piante. I funghi patogeni possono essere limitati dall'azoto o dal carbonio; di conseguenza, i cambiamenti nei rapporti C/N e nella crescita delle piante indotti da CO₂ elevata possono influenzare la crescita dei patogeni così come la diffusione della malattia negli ospiti (Strengbom e Reich 2006). Allo stesso modo, elevati cambiamenti indotti dalla CO₂ nel carbonio o nell'azoto delle piante possono, almeno in parte, influenzare la produzione di sostanze chimiche secondarie delle piante, (Braga et al. 2006), che a sua volta possono influenzare le prestazioni dei patogeni (sebbene manchino prove di quest'ultimo). Inoltre, la CO₂ elevata sembra influenzare

l'induzione delle sostanze chimiche secondarie da parte dei patogeni. Ad esempio, i livelli di induzione della fitoalessina gliceollina da parte del fungo *Phytophthora sojae* in una cultivar di soia sono aumentati in condizioni di CO₂ elevate, sebbene questi risultati fossero specifici della cultivar e della fitoalessina (Braga et al. 2006). La ricerca futura dovrebbe concentrarsi maggiormente sulla valutazione degli effetti indiretti e potenziali diretti dell'elevata CO₂ sulle malattie delle piante, poiché queste informazioni sono essenziali sia per i sistemi naturali che per quelli agricoli.

4.2 Elevati effetti dell'O₃

L'ozono è un gas atmosferico presente in natura e la maggior parte di questo gas è presente nella stratosfera (circa il 90% del totale), formando uno strato che protegge gli organismi viventi dalle radiazioni UV ad alta energia (<http://www.ozonelayer.noaa.gov>). L'ozono è anche un costituente naturale della troposfera, sebbene in concentrazioni molto più basse. Tuttavia, i livelli di O₃ nella bassa atmosfera sono aumentati considerevolmente a causa delle attività umane e questo "gas serra" sta ora contribuendo in modo significativo al cambiamento climatico globale (IPCC 2007). L'inquinamento troposferico da O₃ deriva principalmente dalla combustione di combustibili fossili, che producono ossidi di azoto e composti organici volatili che reagiscono con l'ossigeno e generano O₃. A differenza della CO₂, che nel complesso migliora la crescita delle piante, l'O₃ provoca stress ossidativo nelle cellule vegetali con conseguente diminuzione della fotosintesi, della respirazione e della crescita delle piante, oltre a indurre cambiamenti nell'allocazione dei nutrienti e nella senescenza (Sager et al. 2005). Sebbene si sappia molto meno rispetto agli effetti di arricchimento di CO₂ sulle piante e livelli trofici più elevati, diversi studi hanno dimostrato che i cambiamenti nelle concentrazioni di O₃ possono alterare la produzione di sostanze chimiche secondarie nelle piante (Sandermann Jr. 1996 e riferimenti in esso; Kopper e Lindroth 2003; Vuorinen ed altri 2004a). Lo stress fisiologico delle piante provocato dall'aumento dei livelli di O₃ può stimolare l'induzione di vie metaboliche (ad esempio le vie dell'acido salicilico e dell'acido jasmonico) coinvolte nella produzione di composti secondari (Holopainen 2002). Poiché queste vie metaboliche sono attivate anche da insetti erbivori che si nutrono di piante (Traw e Bergelson 2003), è probabile che l'induzione erbivora dei metaboliti secondari sia potenziata dai livelli di O₃.

Studi precedenti suggeriscono che le specie vegetali differiscono nella loro suscettibilità a livelli elevati di O₃ (rivisto in Valkama et al. 2007) e mostrano risposte variabili in termini di tipo e quantità di metabolita indotto da questo fattore di cambiamento globale (Tabella 1). Mentre le angiosperme sembrano essere più suscettibili da livelli di O₃ elevato rispetto alle gimnosperme, queste ultime hanno mostrato una più ampia gamma di risposte di difesa a questo tipo di stress (Sandermann Jr. 1996; Valkama et al. 2007). Ad esempio, è stato dimostrato che elevati livelli di O₃ inducono la via biosintetica della lignina in *Picea abies*, aumentano la produzione di fitoalessine in *Pinus ponderosa* e quella della catechina antiossidante polifenolica in *Pinus sylvestris* e *Picea abies*. Inoltre, la produzione di etilene è stata potenziata da questo fattore ambientale in molte altre specie di conifere (Sandermann Jr. 1996). Altri studi hanno dimostrato che elevati livelli di O₃ possono diminuire i livelli di sostanze chimiche secondarie vegetali (Kanoun et al. 2001; Holton et al. 2003; Kopper e Lindroth 2003; Pinto et al. 2007a, b; Himanen et al. 2008) o non avere alcun effetto su questi metaboliti (Booker 2000; Kopper et al. 2001; Lindroth et al. 2001), anche dopo diversi anni di esposizione continua ad alta O₃ (Kainulainen et al. 1998). La variazione fitochimica osservata in questi studi precedenti può riflettere le differenze nella risposta metabolica della pianta allo "stress acuto" rispetto allo "stress cronico" (Kanoun et al. 2001). Kanoun et al. (2001) hanno rilevato una variazione temporale nel contenuto e nella composizione dei composti fenolici nelle foglie di fagiolo (*Phaseolus vulgaris*) esposte a livelli di O₃ moderatamente aumentati. Ad esempio, una diminuzione iniziale di un derivato fenolico (cioè acido idrossicinnamico) seguita dalla sintesi *ex novo* di altri composti fenolici (isoflavonoidi) è stata specificamente indotta dall'arricchimento con O₃. In un altro studio, tre glicosidi della quercetina (cioè quercitrina, isoquercitrina e avicularina) sono stati specificamente indotti da un aumento dei livelli di O₃, mentre i livelli di altri composti fenolici sono rimasti invariati. Questi "fenoli indotti dall'ozono" sono stati riconosciuti come potenziali bioindicatori dell'inquinamento da O₃ negli ecosistemi naturali (Kanoun et al. 2001; Sager et al. 2005).

Elevati cambiamenti indotti dall'O₃ nelle sostanze chimiche secondarie delle piante possono influenzare non solo gli insetti erbivori, ma anche i loro predatori o parassitoidi associati (Kopper e Lindroth 2003). Le prestazioni della larva della tonda forestale (*Malacosoma distria*) sono aumentate con l'arricchimento di O₃ probabilmente a causa della diminuzione delle concentrazioni di glicosidi fenolici vegetali e dell'aumento dell'azoto (all'inizio della stagione) con livelli di O₃ aumentati (Holton et al. 2003; Kopper e Lindroth 2003). Al contrario, la

sopravvivenza del parassitoide è diminuita con O₃ elevato (Holton et al. 2003), sebbene non sia noto se questo risultato possa essere attribuito a cambiamenti indotti da O₃ nella qualità del cibo del parassitoide (cioè, larve di lepidotteri che si nutrono di piante coltivate con O₃ elevato). Livelli elevati di O₃ possono anche influenzare il "comportamento di orientamento" delle vespe parassitoidi, poiché questo gas tossico può degradare alcune sostanze volatili vegetali, ad esempio terpeni, utilizzate dalle vespe come segnali chimici per trovare i loro ospiti sul campo. Pinto et al. (2007a, b) hanno riportato che la degradazione indotta dall'O₃ di alcuni terpeni non ha influenzato il comportamento di orientamento generale delle vespe, probabilmente perché non tutti i composti utilizzati dalle vespe come indizi per la ricerca dell'ospite erano influenzati dall'ozono. Pertanto, le vespe avrebbero potuto in alternativa utilizzare sostanze chimiche che non erano state influenzate dall'elevata O₃. Tuttavia, data la scelta, le vespe apparentemente preferivano piante indotte da erbivori che crescevano a concentrazioni di O₃ nell'ambiente. Inoltre, sono stati trovati due studi che mostrano prove che l'O₃ elevato potrebbe influenzare l'induzione erbivora di metaboliti secondari inclusi glucosinolati e terpeni (Vuorinen et al. 2004 a,b; Himanen et al. 2008). Questi risultati possono avere importanti implicazioni per le interazioni pianta-insetto erbivoro così come per le interazioni con il terzo livello trofico (predatori e parassitoidi), che possono anche essere indirettamente influenzati da elevati cambiamenti indotti da O₃ nella qualità delle piante.

Per quanto riguarda gli effetti elevati di O₃ sulle malattie delle piante, esistono poche informazioni sul fatto che questi siano mediati da cambiamenti nelle sostanze chimiche secondarie. L'ozono sembra indurre la via dell'acido salicilico, che è coinvolta nelle risposte delle piante allo stress e nella resistenza all'attacco dei patogeni (Ogawa et al. 2005). L'esposizione all'O₃ ha anche portato a una maggiore induzione mediata da agenti patogeni di metaboliti secondari come i composti fenolici stilbeni nelle radici di *Pinus sylvestris*; tuttavia, altre sostanze chimiche sono state influenzate negativamente o meno da questo fattore ambientale (Bonello et al. 1993). Anche se questi studi precedenti suggeriscono che l'esposizione all'O₃ può indurre nelle piante risposte legate alla difesa contro i patogeni, il significato di queste risposte per la resistenza ai patogeni è ancora ambiguo. Infatti, nonostante l'apparente effetto positivo dell'O₃ sull'induzione chimica mediata dal patogeno in *P. sylvestris*, le piantine degli alberi esposte all'O₃ erano più suscettibili alle malattie rispetto a quelle non trattate (Bonello et al. 1993). Al contrario, la pre-esposizione all'O₃ ha aumentato i livelli di acido salicilico in *Nicotiana tabacum*, che a sua volta ha aumentato la resistenza al

virus del mosaico del tabacco (Yalpani et al. 1994). Sono assolutamente necessarie ulteriori informazioni per chiarire il potenziale legame tra il metabolismo secondario delle piante e la resistenza alle malattie in condizioni di O₃ elevato, soprattutto perché è stata osservata una maggiore predisposizione alle malattie nelle foreste inquinate da O₃ degli Stati Uniti e dell'Europa (Sander mann Jr. 1996; Paoletti et al. 2007).

Elevated O ₃			
<i>Acer saccharum</i>	Flavonoids	+	<u>Sager et al. 2005</u>
<i>Brassica napus</i>	Aromatic glucosinolates	+	<u>Himanen et al. 2008</u>
	Indolyl glucosinolates	-	<u>Himanen et al. 2008</u>
<i>Brassica oleracea</i>	Terpenes	-	<u>Pinto et al. 2007a,b</u>
<i>Glycine max</i>	Isoflavonoids	+	<u>Keen and Taylor 1975</u>
	Phytoalexins	+	<u>Keen and Taylor 1975</u>
<i>Gossypium hirsutum</i>	Flavonoids	+ ^b	<u>Booker 2000</u>
<i>Lycopersicon esculentum</i>	Jasmonic acid	+ or 0	<u>Zandra et al. 2006</u>
<i>Petroselinium crispum</i>	Flavone glycosides	+	<u>Hahlbrock and Scheel 1989</u>
	Furanocoumarins	+	<u>Hahlbrock and Scheel 1989</u>
	Phytoalexins	+	<u>Hahlbrock and Scheel 1989</u>

<i>Phaseolus lunatus</i>	Terpenes	+	<u>Vuorinen et al. 2004b</u>
<i>Phaseolus vulgaris</i>	Phenolics (Hydroxycinnamic acid)	-	<u>Kanoun et al. 2001</u>
	Isoflavonoids	+ or 0	<u>Kanoun et al. 2001</u>
<i>Picea abies</i>	Lignins	+	<u>Sandermann Jr. 1996</u>
	Monoterpenes	0	<u>Sandermann Jr. 1996</u>
<i>Pinus ponderosa</i>	Phytoalexins	+	<u>Sandermann Jr. 1996</u>
<i>Pinus strobes</i>	Phenolics	- or 0	<u>Shadkami et al. 2007</u>
	Diterpenoids	0	<u>Shadkami et al. 2007</u>
<i>Pinus sylvestris</i>	Phenolics	0	<u>Kainulainen et al. 1998</u>
	Monoterpenes	0	<u>Kainulainen et al. 1998</u>
	Polyphenols (Catechin)	-	<u>Bonello et al. 1993</u>
	Phenolics (Stilbenes)	+	<u>Bonello et al. 1993</u>
<i>Populus tremuloides</i>	Condensed tannins	0	<u>Lindroth et al. 2001</u>
	Phenolic glycosides	-	<u>Kopper and Lindroth 2003</u>

Tabella 2- Variazione nella produzione di metaboliti secondari in presenza di livelli elevati di O₃

4.3 Effetti di luce UV potenziati

Negli ultimi 30-40 anni c'è stata una crescente preoccupazione per i potenziali effetti dell'esaurimento dell'O₃ stratosferico e, quindi, dell'aumento delle radiazioni UV sugli ecosistemi terrestri (Stratmann 2003). Sebbene l'O₃ troposferico sia aumentato a causa dell'inquinamento atmosferico, l'O₃ stratosferico è stato notevolmente ridotto a causa dell'emissione di clorofluorocarburi e sostanze chimiche correlate nell'atmosfera. Queste

sostanze chimiche distruggono l'O₃ stratosferico e, quindi, esauriscono lo strato di O₃, il cui ruolo principale è l'assorbimento di radiazioni UV ad alta energia (Wilson et al. 2007).

Anche se la luce UV è necessaria per numerose reazioni chimiche e processi biologici, livelli elevati di questo tipo di radiazione solare possono essere dannosi per gli organismi viventi, in particolare per le piante (Roberts e Paul 2006). Le radiazioni ultraviolette possono causare danni molecolari e cellulari; ad esempio, può danneggiare proteine, DNA e altri biopolimeri (Stratmann 2003). Inoltre, questo tipo di radiazione può influenzare la crescita e lo sviluppo delle piante e provocare cambiamenti nella biomassa vegetativa o riproduttiva, nell'altezza, nelle caratteristiche delle foglie e nel tempo di fioritura (Bornman e Teramura 1993). Tuttavia, diversi studi non sono riusciti a trovare effetti significativi delle radiazioni UV sui tratti correlati alla crescita delle piante o sui processi fotosintetici (Searles et al. 2001; Tegelberg et al. 2004). Le radiazioni ultraviolette possono anche alterare la produzione di sostanze chimiche secondarie con qualità fotoprotettive, che includono molti composti fenolici come flavonoidi, cumarine e stilbeni. Sebbene questi metaboliti secondari siano indotti da radiazioni UV potenziate, probabilmente come risposta delle piante a questo stress, livelli costitutivi elevati di queste sostanze chimiche possono rappresentare un adattamento ai danni della luce UV nelle piante naturalmente esposte a livelli UV più elevati (Dixon et al. 2001).

Gli effetti della luce UV sul metabolismo secondario delle piante sono stati solitamente associati a cambiamenti nei composti fenolici sintetizzati attraverso la via dell'acido shikimico o del fenilpropanoide (Bassman 2004). Sebbene vi siano alcune eccezioni, la maggior parte degli studi ha rilevato un aumento dei composti fenolici per livelli più elevati di luce UV, in particolare la radiazione solare UV-B (McCloud e Berenbaum 1994; Lavola 1998; McDonald et al. 1999; Lavola et al. 2000; Mazza ed altri 2000; Hofmann ed altri 2003; Rousseaux ed altri 2004; Tegelberg ed altri 2004). Questo aumento è stato principalmente documentato per composti fenolici come i flavonoidi inclusi antociani, isoflavonoidi, glicosidi flavonolici e flavoproteine, acidi fenolici e cumarine (Zangerl e Berenbaum 1987; Bornman e Teramura 1993; Lavola 1998; Lavola et al. 2000; Hofmann et al. 2003; Tegelberg et al. 2004). D'altra parte, le informazioni su altre importanti classi chimiche come terpenoidi e alcaloidi sono meno ampie o coerenti. Mentre alcuni studi hanno rilevato un aumento dei terpenoidi indotto dai raggi UV (Filella e Penuelas 1999; Zavala e Ravetta 2002), altri hanno riscontrato una diminuzione (Singh 1996; Ambast e Agrawal 1997) o nessun cambiamento (Bassman 2004) nei livelli di queste sostanze chimiche. Gli effetti della luce UV sugli alcaloidi sono i meno noti.

Alcuni studi su questo argomento hanno mostrato un aumento degli alcaloidi indolici terpenoidi e dei glucosidi cianogeni, nonché un aumento o una diminuzione dei livelli di alcaloidi cannabinoidi (rivisto in Bassman 2004). Le informazioni sui cambiamenti indotti dalla luce UV nei metaboliti secondari sono state riassunte nella Tabella 3.

L'induzione di sostanze chimiche vegetali che assorbono i raggi UV si sovrappone apparentemente alle risposte delle piante ad altri stress, come l'attacco di erbivori o patogeni. Questa sovrapposizione nell'induzione può agire in sinergia o in modo antagonistico sui livelli di produzione fitochimica. Ad esempio, i livelli di inibitori della proteasi si sono accumulati in modo significativo nella pianta di pomodoro *Lycopersicon esculentum* quando le piante sono state esposte sia a radiazioni UV-B che a danni meccanici, ma non quando sono state esposte separatamente a ciascuno di questi fattori (Stratmann et al. 2000). D'altra parte, ci sono prove che l'induzione della via biosintetica dei flavonoidi da parte della luce UV può essere inibita dalle risposte di difesa indotte dai patogeni nel prezzemolo (Logemann e Hahlbrock 2002). Altri studi hanno anche dimostrato che i geni che regolano la via del fenilpropanoide che porta alla sintesi di composti fenolici, come flavonoidi sono regolati sia dai livelli di luce UV che dagli erbivori (rivisto in Stratmann 2003). Nel complesso, nonostante la convergenza osservata nelle risposte delle piante alle radiazioni UV e agli erbivori, questi studi precedenti riflettono ancora una certa specificità nelle risposte innescate da questi diversi stress ambientali (Stratmann 2003).

L'effetto della radiazione UV (in particolare della radiazione UV-B) sulle interazioni pianta-insetto è stato ben studiato e riassunto in numerose revisioni (Bornman e Teramura 1993; Searles et al. 2001; Caldwell et al. 2003; Bassman 2004; Raviv e Antignus 2004; Kunz et al. 2006; Roberts e Paul 2006; Caldwell et al. 2007). Pertanto, questo elaborato presenterà le principali tendenze che sono state segnalate e gli argomenti che necessitano di ulteriori approfondimenti. Come notato in precedenza, la luce UV non è solo essenziale per la crescita delle piante, ma anche per alcuni processi biochimici associati alle risposte di difesa delle piante agli insetti erbivori (Roberts e Paul 2006). In generale, studi precedenti hanno mostrato effetti mediati dagli UV-B sulle sostanze chimiche secondarie delle piante, che a loro volta hanno influenzato le interazioni pianta-insetto come la diminuzione degli erbivori con livelli di luce UV-B più elevati (Ballare et al. 1996; Rousseaux et al. 1998; Mazza et al. 1999; Izaguirre et al. 2003; Rousseaux et al. 2004; Caputo et al. 2006; Izaguirre et al. 2007). Le diminuzioni degli erbivori degli insetti in condizioni di UV-B migliorate sono state correlate a cambiamenti

nella chimica secondaria delle piante (Zavala et al. 2001; Izaguirre et al. 2003, 2007) o nella qualità nutrizionale (Roberts e Paul 2006) così come risultanti dai raggi UV diretti -B effetti sul comportamento degli insetti erbivori (Mazza et al. 1999; Caputo et al. 2006). Ad esempio, le riduzioni indotte dai raggi UV-B nell'attacco degli erbivori sono state associate ad aumenti dei fenolici nella soia (Zavala et al. 2001) e dei livelli di flavonoidi agliconi nel faggio meridionale *Nothofagus Antartide* (Rousseaux et al. 2004). Tuttavia, il danno ridotto nell'erba perenne *Gunnera magellanica* è stato rilevato con livelli di luce UV-B più elevati nonostante la mancanza di risposta dei fenolici solubili ai cambiamenti in questo agente ambientale, cioè radiazione solare rispetto alla ridotta radiazione UV-B, (Rousseaux et al. 1998). Allo stesso modo, Veteli et al. (2003) non hanno riscontrato alcun effetto della luce UV-B potenziata su flavonoidi, tannini e salicilati, ma una tendenza opposta a quella precedentemente discussa in termini di abbondanza di insetti ed erbivori. L'abbondanza di insetti è risultata quindi maggiore con UV-B elevati rispetto a UV-A o ombra, tuttavia, i livelli di danni degli insetti non differivano tra i trattamenti UV-B potenziati e di controllo. Anche se la letteratura fornisce ampie prove di diminuzioni degli erbivori sotto livelli UV-B più elevati (solare rispetto a radiazione filtrata o elevata rispetto alla radiazione UV-B ambientale), alcune specificità nelle risposte alla radiazione UV-B riscontrate in alcuni studi meritano ulteriori indagini. Allo stesso modo, la maggior parte degli studi precedenti si è concentrata sugli effetti indotti dai raggi UV-B sull'interazione tra fenolici vegetali e insetti erbivori. Al contrario, l'effetto di questo fattore ambientale sulle associazioni pianta-erbivori mediate da altre importanti classi fitochimiche, come alcaloidi e terpenoidi, sono praticamente carenti.

Contrariamente agli effetti della luce UV sulle interazioni pianta-insetto, l'impatto della luce UV potenziata sulle malattie delle piante non è ben compreso. Alcuni studi suggeriscono che la resistenza delle piante agli agenti patogeni può essere potenziata dall'esposizione ai raggi UV e che questo tipo di radiazioni potrebbe anche essere richiesto per l'induzione di risposte di difesa delle piante (Fujibe et al. 2000; Kunz et al. 2006; Roberts e Paul 2006). Ad esempio, la luce UV-C ha indotto in modo specifico la via dell'acido salicilico e, quindi, la produzione di acido salicilico (elicitore delle difese delle piante) e proteine correlate alla patogenesi in *Nicotiana tabacum*, che è probabile che aumentino la resistenza ai patogeni (Yalpani et al. 1994; Fujibe et al. 2000).

Allo stesso modo, è stata osservata l'induzione di flavonoidi da parte di agenti patogeni sotto l'esposizione delle piante alla luce (Raviv e Antignus 2004). Tuttavia, alcuni agenti patogeni

possono inibire la via biosintetica dei flavonoidi se esposti alla luce e provocare l'accumulo di altri fitochimici (Lo e Nicholson 1998; Logemann e Hahlbrock 2002), che possono essere più specificamente associati alla risposta della pianta all'attacco del patogeno. Un esempio di "diafonia" tra le risposte all'attacco fungino e la luce è stato fornito da Lo e Nicholson (1998), che hanno rilevato l'induzione di antocianine foto-protettive nel *Sorghum bicolor* esposto alla luce. Tuttavia, la sintesi di questi flavonoidi è stata annullata dalla sovra-regolazione dei geni che attivano la produzione di fitoalessine, che sono coinvolte nella difesa delle piante contro le infezioni fungine. La luce UV può anche influenzare direttamente i patogeni fungini sopprimendo la produzione di spore e la loro capacità di infettare una pianta ospite. Sono necessarie ulteriori informazioni su questi potenziali effetti diretti (ma si veda Roberts e Paul 2006 per una breve discussione su questo argomento), che oltre agli effetti indiretti possono guidare le risposte dei patogeni delle piante a una maggiore radiazione UV.

Elevated UV light			
<i>Ascophyllum nodosum</i>	Phenolics (Phlorotannins)	+	<u>Pavia et al. 1997</u>
<i>Betula pendula</i>	Flavonoids	+	<u>Lavola 1998, Lavola et al. 2000</u>
	Phenolic acids	+	<u>Lavola 1998, Lavola et al. 2000</u>
<i>Cannabis sativa</i>	Canabinoid alkaloids	+	<u>Lydon et al. 1987</u>
<i>Catharanthus roseus</i>	Terpenoid indole alkaloids	+	<u>Ouwerkerk et al. 1999</u>
<i>Cistus creticus</i>	Flavonoids	+	<u>Stephanou and Manetas 1997</u>
<i>Festuca rubra</i>	Alkaloids	0	<u>McLeod et al. 2001</u>

<i>Festuca arundinacea</i>	Alkaloids	0	<u>McLeod et al. 2001</u>
<i>Festuca pratensis</i>	Alkaloids	0	<u>McLeod et al. 2001</u>
<i>Glycine max</i>	Terpenoids	-	<u>Singh 1996</u>
	Phenolics	+	<u>Mazza et al. 2000, Mirecki and Teramura 1984, Zavala et al. 2001</u>
	Lignins	-	<u>Zavala et al. 2001</u>
<i>Lolium perenne</i>	Alkaloids	0	<u>McLeod et al. 2001</u>
<i>Nicotiana attenuata</i>	Phenolics	+	<u>Izaguirre et al. 2007</u>
<i>Nicotiana longiflora</i>	Phenolics	+	<u>Izaguirre et al. 2007</u>
<i>Nothofagus pumilo</i>	Phenolics (Gallic acid)	-	<u>Rousseaux et al. 2004</u>
	Flavonoid aglycones	+	<u>Rousseaux et al. 2004</u>
<i>Nothofagus antarctica</i>	Phenolics (Gallic acid)	-	<u>Rousseaux et al. 2004</u>
	Flavonoid aglycones	+	<u>Rousseaux et al. 2004</u>
	Hydrolysable tannins	-	<u>Rousseaux et al. 2004</u>
<i>Oriza sativa</i>	Terpenoids	-	<u>Ambasht and Agrawal 1997</u>
<i>Quercus ilex</i>	Terpenoids	+	<u>Filella and Penuelas 1999</u>
<i>Quercus robur</i>	Lignins	-	<u>Newsham et al. 1999</u>

<i>Pastinaca sativa</i>	Coumarins	+	<u>Zangerl and Berenbaum 1987</u>
<i>Populus tremuloides</i>	Phenolic glycosides	+	<u>McDonald et al. 1999</u>
<i>Salix myrsinifolia</i>	Tannins	0	<u>Veteli et al. 2006</u>
	Flavonoids	0	<u>Veteli et al. 2006</u>
	Salicylates	0	<u>Veteli et al. 2006</u>
<i>Salix phylicifolia</i>	Tannins	0	Veteli et al. 2006
	Flavonoids	0	Veteli et al. 2006
	Salicylates	0	Veteli et al. 2006
<i>Trifolium repens</i>	Flavonol glycosides	+	Hofmann et al. 2003

Tabella 3- Variazione nella produzione di metaboliti secondari in presenza di livelli elevati di radiazioni UV

4.4 Effetti del riscaldamento globale

Il riscaldamento globale si riferisce all'aumento della temperatura media che è stato osservato dalla metà del XX secolo a causa delle emissioni antropogeniche di gas serra nell'atmosfera (IPCC 2007). Poiché i processi fisiologici di piante e insetti dipendono direttamente dalla temperatura, sia i livelli aumentati che le fluttuazioni di questo fattore possono avere conseguenze pronunciate per l'interazione tra questi due diversi gruppi di organismi. Ad esempio, i cambiamenti globali della temperatura possono portare a discrepanze ontogenetiche tra piante e insetti. Questi cambiamenti fenologici possono avere conseguenze drammatiche per le associazioni piante-insetto coevolutesi (Harrington et al. 1999).

In contrasto con i fattori di cambiamento globale precedentemente esaminati, gli effetti individuali della temperatura sulla chimica secondaria delle piante e il modo in cui questi possono influire sulle interazioni pianta-insetto sono poco noti. Anche se non si possono trarre conclusioni dai pochi studi che hanno valutato l'effetto della temperatura elevata sulla chimica secondaria delle piante (riassunto nella tabella 4) il risultato sembra dipendere dalla specie vegetale e dal tipo chimico, come è stato in precedenza osservato per altri fattori ambientali.

Ad esempio, sono state trovate risposte variabili in termini di composti fenolici vegetali (Kuokkanen et al. 2001; Veteli et al. 2002; Williams et al. 2003; Hansen et al. 2006), glucosinolati (Pereira et al. 2002; Matusheski et al. al. 2004; Velasco et al. 2007) e composti organici volatili (VOC) come terpeni ed esenale (Constable et al. 1999; Sallas et al. 2003; Snow et al. 2003; Loreto et al. 2006). Tuttavia, l'emissione di VOC sembra aumentare a temperature elevate, il che potrebbe aumentare l'inquinamento da ozono troposferico (Loreto et al. 2006). In termini di glucosinolati, è stato dimostrato che la temperatura influenza la produzione di glucosinolati in diverse piante crocifere come broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*), rapa (*Brassica campestris*) e *Arabidopsis thaliana* (Kirk e Macdonald 1974; Matusheski et al. 2004). Apparentemente il riscaldamento provoca un aumento della concentrazione di alcuni prodotti dell'idrolisi del glucosinolato come gli isotiocianati ma una diminuzione di altri prodotti derivati come i nitrili. Questi cambiamenti possono avere un impatto sulla dinamica delle comunità naturali, poiché è noto che i prodotti dell'idrolisi del glucosinolato mediano le interazioni pianta-insetto erbivoro così come le interazioni tritrofiche tra piante, erbivori e parassitoidi e predatori associati (van Poecke e Dicke 2004).

Come notato in precedenza, esistono poche informazioni sui potenziali cambiamenti indotti dalla temperatura elevata nelle sostanze chimiche secondarie delle piante e sui loro potenziali effetti sulle prestazioni degli insetti. Anche se si ritiene che temperature più elevate abbiano generalmente un effetto favorevole sulla loro crescita e riproduzione (Zvereva e Kozlov 2006), è stato ipotizzato che l'aumento della produzione di metaboliti secondari in queste condizioni possa influire negativamente sulle prestazioni degli insetti (Dury et al. 1998). Ad esempio, Dury et al. (1998) hanno riscontrato un aumento delle concentrazioni di tannino condensato in *Quercus robur* esposto a temperature elevate, che potrebbero influenzare negativamente lo sviluppo larvale e la fecondità degli insetti fitofagi associati a questa specie arborea. Non va trascurato che le risposte degli insetti riflettono non solo gli effetti indiretti della temperatura attraverso i cambiamenti nella qualità delle piante, ma anche gli impatti diretti di questo fattore sugli insetti erbivori. In contrasto con le limitate conoscenze sugli effetti diretti della luce CO₂, O₃ o UV sugli erbivori, la temperatura è nota per i suoi pronunciati effetti diretti sui processi fisiologici degli insetti. La temperatura ha un'influenza diretta sulla fenologia, sul ciclo vitale, sulla crescita e sui tassi di sviluppo, nonché sulla distribuzione degli insetti tra le piante e le posizioni geografiche (Bale et al. 2002).

Elevated temperature			
<i>Acer rubrum</i>	Phenolics	0	<u>Williams et al. 2003</u>
<i>Brassica oleracea</i>	Glucosinolates	+/-	<u>Velasco et al. 2007</u> , <u>Matusheski et al. 2004</u> , <u>Pereira et al. 2002</u>
	Indoly glucosinolate	-	<u>Pereira et al. 2002</u>
<i>Betula pendula</i>	Total phenolics	-	<u>Kuokkanen et al. 2001</u>
	Flavonol glycosides	-	<u>Kuokkanen et al. 2001</u>
	Phenolics (Cinnamoylquinic acid)	-	<u>Kuokkanen et al. 2001</u>
	Polyphenols (Catechin)	-	<u>Kuokkanen et al. 2001</u>
	Flavone aglycones	+	<u>Kuokkanen et al. 2001</u>
<i>Cassiope tetragona</i>	Condensed tannins	+ or 0	<u>Hansen et al. 2006</u>
	Phenolics	- or 0	<u>Hansen et al. 2006</u>
<i>Phragmites australis</i>	Volatile organic compounds	+	<u>Loreto et al. 2006</u>
<i>Picea abies</i>	Terpenes	+	<u>Sallas et al. 2003</u>
	Phenolics	0	<u>Sallas et al. 2003</u>

<i>Pinus ponderosa</i>	Monoterpenes	+	<u>Constable et al. 1999</u>
<i>Pinus sylvestris</i>	Terpenes	+	<u>Sallas et al. 2003</u>
	Phenolics	0	<u>Sallas et al. 2003</u>
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Monoterpenes	+/-	<u>Constable et al. 1999, Snow et al. 2003</u>
<i>Sesbania herbacea</i>	Condensed tannins	0	<u>Hansen et al. 2006</u>
	Phenolics	- or 0	<u>Hansen et al. 2006</u>
<i>Salix myrsinifolia</i>	Phenolics	-	<u>Veteli et al. 2006</u>
<i>Quercus robur</i>	Condensed tannins	-	<u>Dury et al. 1998</u>
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Condensed tannins	+ or 0	<u>Hansen et al. 2006</u>

Tabella 4- Variazione nella produzione di metaboliti secondari in presenza di temperature elevate

Questo capitolo si è concentrato sugli effetti individuali dei principali fattori di cambiamento globale sulla chimica secondaria delle piante e sulle sue implicazioni principalmente per gli insetti erbivori. Nel complesso, l'effetto dei fattori di cambiamento globale sulla chimica secondaria delle piante sembra essere specifico della specie vegetale (e specifico del genotipo) nonché dipendente dal tipo chimico. Tuttavia, alcune tendenze sembrano essere correlate anche al tipo di fattore di stress ambientale. Ad esempio, i composti fenolici sono generalmente potenziati positivamente da CO₂ elevati e luce UV (riferimenti inclusi nella Tabella 1 e 3). In particolare, i flavonoidi tendono ad aumentare in risposta allo stress da luce UV (Lavola et al. 2000; Veteli et al. 2006). Le risposte all'O₃ sono risultate più ambigue, anche se vale la pena sottolineare la specificità nella risposta dei metaboliti fenolici a questo fattore ambientale. Mentre alcuni di questi composti sono indotti sia da erbivori che da O₃ elevato, altri sono specificamente indotti da O₃ di per sé. Questi "fenoli indotti dall'ozono" sono stati considerati potenziali bioindicatori dell'inquinamento da O₃ negli ecosistemi naturali (Kanoun

et al. 2001; Sager et al. 2005). Infine, le risposte delle sostanze chimiche secondarie all'aumento della temperatura sono meno conosciute, sebbene sia stato generalmente rilevato un aumento dei composti organici volatili (Loreto et al. 2006).

L'effetto dei fattori di cambiamento globale sulle prestazioni degli insetti è stato generalmente attribuito a cambiamenti indotti dall'ambiente nella composizione nutrizionale delle piante o nella chimica secondaria (Zavala et al. 2001; Roberts e Paul 2006). Tuttavia, è stato dimostrato che alcuni fattori come la temperatura e la luce UV influenzano direttamente la fisiologia e il comportamento degli insetti (Bale et al. 2002; Caputo et al. 2006).

5 Cambiamento climatico e piante officinali

Le piante medicinali forniscono molti benefici per la salute umana, in particolare nelle comunità in cui la medicina occidentale non è disponibile. Come per altre specie, le loro popolazioni possono essere minacciate dal cambiamento dei regimi di temperatura e precipitazioni, dall'interruzione delle relazioni commensali e dall'aumento di parassiti e agenti patogeni, combinati con la frammentazione dell'habitat antropico che impedisce la migrazione. Inoltre, le specie medicinali vengono spesso raccolte in modo insostenibile e questa combinazione di pressioni può spingere molte popolazioni all'estinzione. Un secondo problema è che alcune specie possono rispondere a maggiori stress ambientali non solo con un calo della produzione di biomassa, ma con cambiamenti nel contenuto chimico, che potenzialmente influiscono sulla qualità o addirittura sulla sicurezza dei medicinali.

È risaputo che molte specie vegetali sono o presto saranno minacciate di estinzione locale o globale. Uno studio recente ha riportato che quasi 600 specie di piante si sono estinte negli ultimi 250 anni (Humpries, M.2019). Anche senza il cambiamento climatico, le popolazioni di piante selvatiche sono messe in pericolo in tutto il mondo dalle attività umane, in particolare dalla distruzione e frammentazione dell'habitat (Skole, D. 1993), che creano piccole popolazioni isolate che sono a maggior rischio di estinzione locale

Le piante medicinali di alto valore devono affrontare un'ulteriore minaccia, pressioni di raccolta insostenibili. Ad esempio, l'importante erba tonica ginseng americano (*Panax quinquefolius* L.), che viene utilizzata per condizioni quali affaticamento, ipertensione e infezioni delle vie respiratorie superiori (McElhaney, D. 2011), è venduta in grandi quantità

quantità al mercato cinese. La domanda è così grande che la raccolta illegale è un problema serio e la specie è diminuita nel tempo sia in abbondanza che in statura media (McGraw, JB. 2001). Altre piante medicinali a crescita lenta, come il loto delle nevi (*Saussurea laniceps Hand.-Mazz.*) e la foca dorata (*Hydrastis canadensis L.*), mostrano cali di dimensioni o abbondanza simili (Mulligan, M. 2004). Nel peggiore dei casi, la raccolta commerciale e la distruzione dell'habitat possono portare alla completa estinzione di una specie pregiata, come mostrato dal caso del silfio erbaceo nordafricano (*Ferula spp.*), estirpato in epoca classica.

Il cambiamento climatico altererà le condizioni ambientali in molte località in modo tale che non siano più ideali per alcune specie che ora le abitano. L'intervallo adatto previsto per molte specie, comprese le piante medicinali, si restringerà o si sposterà sostanzialmente in seguito ai cambiamenti climatici previsti (Shafer, S. 2001), sebbene altre specie apprezzeranno ampliamenti della gamma potenziale. La distribuzione di molti organismi si sta già spostando rapidamente verso latitudini o altitudini più elevate (Lamprecht, A. 2018), il che aumenta la pressione competitiva sulle specie esistenti in questi intervalli. La frammentazione dell'habitat aumenta il rischio che una specie non sarà in grado di migrare e sarà portata all'estinzione. Per alcune specie, le relazioni con gli impollinatori e altri organismi commensali possono essere interrotte da cambiamenti fenologici. Le popolazioni di insetti sono già state notevolmente ridotte dalle attività umane (Sánchez-Bayo, F. 2019), in particolare la distruzione dell'habitat e l'inquinamento da pesticidi e altre sostanze chimiche, e il peggioramento del cambiamento climatico aggraverà questo problema.

Le specie negli ecosistemi montani, e in particolare le specie nivali o subnivali, sono a maggior rischio di perdita di habitat (Lamprecht, A. 2018) e si prevede che i futuri cambiamenti climatici saranno più gravi nelle montagne di latitudine settentrionale (Nogués-Bravo, D. 2007). I prati alpini, tra le comunità vegetali più a rischio, possono comprendere sia un'elevata biodiversità che un'alta percentuale di piante utili, e si stanno riducendo, con l'invasione degli arbusti a monte influenzata dal riscaldamento (Brandt, J. 2013) Si ritiene che le specie che crescono alle altitudini più elevate siano a maggior rischio di estinzione, perché se vengono superate dalle specie di quota più bassa che ora estendono i loro areali a quote più elevate, non avranno "un posto dove andare".

Anche le piante medicinali delle zone aride possono essere particolarmente a rischio. Si prevede che i deserti e gli arbusti aridi siano tra i biomi con le più alte velocità di cambiamento

climatico, rendendo difficile la migrazione compensatoria. Ad esempio, l'habitat della steppa desertica di una delle piante medicinali selvatiche più utilizzate nella medicina cinese, *Glycyrrhiza uralensis* Fisch., si è notevolmente degradato negli ultimi decenni, a causa dell'intensificarsi del cambiamento climatico e del disturbo antropico (Huang, J. 2018). La specie è tradizionalmente raccolta in natura nelle regioni autonome settentrionali della Cina (Mongolia Interna, Ningxia Hui e Xinjiang Uyghur), ma ora è classificata come specie di piante medicinali in via di estinzione e protetta a livello nazionale, con la raccolta soggetta a controlli nazionali.

Inoltre, il cambiamento climatico interagirà in modo additivo, a volte sinergico e forse catastrofico, con altre minacce alle piante medicinali. Ad esempio, le specie di *Boswellia*, che producono l'incenso resinoso culturalmente ed economicamente importante, sono già notevolmente diminuite a causa di fattori quali l'espansione dei terreni agricoli, l'incendio, lo sfruttamento eccessivo di resina e/o legno, l'infestazione da coleotteri noiosi del legno e il pascolo intensivo di piantine e giovani piante, con conseguente mortalità degli adulti e mancato reclutamento degli alberelli. Uno studio dettagliato di 12 popolazioni etiopi settentrionali di *Boswellia papyrifera* Hochst. (Groenendijk, P. 2012) hanno concluso che se le pratiche attuali continuano, ci sarà un calo del 50% nella resa dell'incenso entro 15 anni e un calo del 90% nelle popolazioni sfruttate e non sfruttate entro 50 anni. Se il "business as usual" continua, entro il 2040 si prevede che le densità staminali delle popolazioni nei distretti di Metema e Abergelle si ridurranno rispettivamente al 3 e all'11% dei loro valori attuali. Il cambiamento climatico potrebbe aggravare questi cali previsti attraverso gli effetti di maggiori intensità di fuoco sul reclutamento dai semi dopo periodi di maggiori precipitazioni. Una maggiore biomassa erbosa e un'elevata intensità del fuoco dopo 2 anni precedenti di precipitazioni abbondanti sono ben note nella savana dell'Africa meridionale, ma devono ancora essere integrate nei modelli predittivi per le specie di piante medicinali nelle savane stagionalmente secche.

6 *Taxus Wallichiana*

Taxus wallichiana (tasso himalayano), è stato sottoposto a un eccessivo sfruttamento per il suo ingrediente anticancro, il Taxolo e per questo è già in pericolo di estinzione. In più la specie

sta affrontando crescenti minacce di estinzione regionale perché dimostra una grande vulnerabilità agli impatti dei cambiamenti climatici che possono ridurre significativamente la sua attuale nicchia climatica. Nonostante l'importanza ecologica e l'enorme importanza commerciale della specie, gli impatti diretti o indiretti dei cambiamenti climatici sulle specie non sono ancora ben studiati e ben documentati. Per sviluppare percorsi di adattamento sostenibili per preservare le popolazioni sopravvissute della specie, è importante avere valutazioni precise dei futuri areali di distribuzione della specie.

Il cambiamento climatico indotto dall'uomo sta emergendo come una sfida per la sostenibilità della biodiversità a livello globale (Pereira, H. 2010). La flora di montagna, in particolare, è vulnerabile all'aumento della temperatura derivante dall'emissione di gas serra su scala globale e regionale. Si prevede che lo spostamento dell'involucro climatico porterà un cambiamento significativo nelle condizioni dell'habitat delle specie residenti, portando a cambiamenti nella ricchezza delle specie, nella struttura della popolazione e nel comportamento.

Taxus wallichiana popolarmente noto come tasso himalayano è un'importante specie medicinale (Samant, S. et al., 1998) che viene ampiamente raccolto per il Taxolo, un potente farmaco antitumorale che ha una straordinaria proprietà di controllare lo sviluppo di cellule cancerogene. Taxolo è ampiamente utilizzato per il trattamento di vari tipi di cancro e altre malattie nella medicina moderna (Mukherjee, B. et al., 2002, Phillips, L. e Dwyer, D., 1998, Poupat, C. et al., 2000, Wani, M. et al., 1971). Tuttavia, lo sfruttamento eccessivo incontrollato della specie dovuto alla domanda sempre crescente di Taxolo ha messo in pericolo la specie (Cragg, G. et al., 1993, Goldspiel, 1997), il suo futuro potrebbe essere in grande rischio, poiché la sua popolazione mondiale ha subito un allarmante declino negli ultimi 25 anni a causa dello sfruttamento eccessivo delle risorse naturali e della deforestazione (Paul et al., 2013). Nell'Himalaya indiano, l'Unione internazionale per la conservazione della natura (IUCN; Thomas, P. e Farjon, A. 2011) ha segnalato un calo della sua popolazione fino al 90%. Sebbene lo sfruttamento eccessivo e la deforestazione siano una delle cause principali, le impressioni del cambiamento climatico su *Taxus wallichiana* devono ancora essere esplorate.

Il *Taxus wallichiana* è una specie sensibile alla siccità che preferisce crescere in condizioni di pioggia abbondante e clima temperato freddo montano e submontano (Thomas, P. e Lianming, G. 2013). Quando i fattori bioclimatici sono stati associati alla distribuzione di *Taxus*

wallichiana, cioè la temperatura media sia della stagione estiva che invernale e le precipitazioni diminuite di un quarto hanno influenzato fortemente la sua distribuzione. La specie mostra una forte risposta alla temperatura e si osserva per la maggior parte della sua distribuzione nelle aree con temperature estive basse/moderate accoppiate con abbondanti precipitazioni. Queste aree sono caratterizzate dalla presenza di fitte foreste umide temperate montane e foreste submontane. Secondo le mappe degli scenari di base, la maggior parte della nicchia climatica prevista del *Taxus wallichiana* è distribuita sui versanti esposti a nord (Thomas, P. e Lianming, G. 2013) con un'altitudine media di 2672 m. Le montagne sul versante esposto a nord subiscono meno insolazione e hanno un sufficiente apporto di umidità durante tutto l'anno dal manto nevoso (Maren, I. et al., 2015).

I risultati ottenuti dallo studio indicano le conseguenze negative che il cambiamento climatico potrebbe avere sulla dimensione della distribuzione di *Taxus wallichiana*. La specie mostra una risposta significativa al cambiamento climatico in ogni scenario di cambiamento climatico, in termini di perdita di areale. La perdita nella nicchia climatica di *Taxus wallichiana* può essere spiegata dal riscaldamento delle aree di quota inferiore dove attualmente si trova la specie. Diversi aspetti del cambiamento climatico come l'aumento della temperatura, il ritiro dei ghiacciai, eventi di precipitazioni estreme, correnti d'aria (Xu, J. et al., 2009) possono indurre interruzioni nella fisiologia di *Taxus wallichiana*.

La specie mostra una risposta significativa al cambiamento climatico previsto in termini di restringimento nella sua nicchia climatica dalle regioni montane di bassa e media quota. Il cambiamento è più evidente nella regione dell'Himalaya e della Cina sudorientale. I risultati mostrano anche uno spostamento verso l'alto nella distribuzione di probabilità di *Taxus wallichiana* verso quote più elevate in ogni scenario di cambiamento climatico.

La tendenza è limitata nelle aree montane del sud-est della Cina e nei paesi del sud-est asiatico (Schickhoff, U. 2005; Shi, P. e Wu, N. 2013), offrendo non tanto spazio geografico per l'espansione dell'areale delle specie. Pertanto, le condizioni climatiche in trasformazione a quote più elevate per l'attuale distribuzione di *Taxus wallichiana* rappresentano le potenziali aree che possono evolvere in habitat adatti per le specie in scenari di cambiamento climatico. Nel complesso, le minacce del cambiamento climatico in combinazione con altre pressioni antropiche come l'uso del suolo e i cambiamenti del suolo (Piovesan, G. 2009), lo sfruttamento

delle risorse (Purohit, A. et al., 2001), le malattie e le invasioni di specie rappresentano una minaccia crescente per la restante popolazione di *Taxus wallichiana*.

7 *Calendula Officinalis*

La calendula (*Calendula officinalis* L.) è una pianta della famiglia delle Asteraceae, originaria della regione mediterranea, coltivata da secoli in tutto il mondo per le proprietà medicinali e ornamentali. Ha fiori di tipo composito (organizzati nei capitelli) e i semi di calendula si presentano in sei forme primarie, comprendenti: a palloncino, a palloncino con spine, a zampa di insetto, alato, ricurvo e ad anello (Soliman, M. 2003). L'incidenza dell'eteromorfismo dei semi è relativamente alta nei membri delle Asteraceae (Mandák, B. 1997). In questa famiglia, le specie eterocarpiche producono solitamente semi diversi nello stesso capitulum (Imbert, E. 2002).

Si prevede che il riscaldamento globale e il cambiamento climatico avranno un impatto indesiderabile sulla crescita delle piante, principalmente a causa dell'aumento delle temperature (Bita, C. e Gerats, T. 2013; Lo Piccolo, E. et al., 2021). Tuttavia, ogni pianta ha le sue strategie che le consentono di persistere in ambienti ostili (Guterman, Y. 1994). Una di queste strategie è l'eteromorfismo del seme, che produce più di un tipo di frutto su una singola pianta (Tanowitz, B. et al., 1987; Mandák, B. 1997). Si ritiene che l'eteromorfismo dei semi aumenti l'adattamento in ambienti altamente variabili (Sun, H. et al., 2009). Questo eteromorfismo del seme può variare con le fluttuazioni della temperatura (Wang et al., 2012; Gul et al., 2013). Più frequentemente, il cambiamento nel rapporto di particolari tipi di semi riflette le variazioni delle condizioni ambientali (Mandak, B. 1997). È stato scoperto che molte piante con ambienti imprevedibili, come ambienti caldi e aridi, producono semi più eteromorfi (Harper, J. 1977; Venable e Lawlor 1980; Ellner, S. e Shmida, A. 1984). Tuttavia, il rapporto tra semi eteromorfi in ambienti ostili può diminuire (Khan, M. e Ungar, I. 1984; Venable et al., 1987; de Clavijo, E. e Jiménez, M. 1998; Lu, J. et al., 2012), aumentare (Mandák, B. e Pyšek, P. 1999; Brändel, M. 2007), o non cambiare (Ellison, A. 1987). Queste differenze possono alterare i tempi di germinazione, dispersione, modelli di dormienza, capacità competitive, programmi di sopravvivenza e fecondità o vulnerabilità alla predazione (McEvoy, P. 1984; Wertis, L. e

Ungar, T. 1986; McEvoy, P. e Cox, C. 1987; Tanowitz, R. et al. ., 1987; Yamaguchi, O. et al., 1990; Rocha, T. 1996; Imbert, E. et al., 1997; Brändel, M. 2004).

Alcune piante possono biosintetizzare acidi grassi non comuni con una struttura chimica specifica oltre agli acidi grassi più comuni (Dulf, F. et al., 2013). Gli acidi linolenici coniugati (CLnAs) sono abbondanti nell'olio di semi di calendula, come l'acido α -calendico (Özgül-Yücel, 2005; Walisiewicz-Niedbalska et al., 2012). L'interesse industriale per la calendula è emerso dalla scoperta che i suoi semi contengono circa il 60% di acido calendico (Cromack e Smith, 1998). Questo acido grasso è potenzialmente utilizzato nei settori del rivestimento, della pittura e della cosmetica come agente essiccante (Muuse et al., 1992). Inoltre, i CLnA mostrano attività biologica ed effetti benefici per la salute. Studi di alcuni ricercatori hanno dimostrato che i CLnAs esibiscono effetti anticancerogeni, antiossidanti, antinfiammatori e ipotensivi e possono indurre l'apoptosi di varie cellule tumorali (Kohno et al., 2004; Yasui et al., 2006; Kobori et al., 2008; Saha e Ghosh, 2011; Li et al., 2013).

Gli stress abiotici sono abitualmente collegati e causano cambiamenti morfologici, fisiologici, biochimici e molecolari che influenzano la crescita e la produttività delle piante e la resa. Il calore è uno dei principali stress abiotici che inducono gravi danni cellulari nelle specie vegetali. Le fluttuazioni di calore estreme nelle estati calde possono danneggiare le interazioni intermolecolari necessarie per una corretta crescita delle piante. Il crescente rischio del cambiamento climatico sta già avendo un impatto significativo sulla produzione agricola globale, poiché le fluttuazioni di calore causano significative perdite di rendimento e rappresentano un grave rischio per la futura sicurezza alimentare globale. Nel frattempo, la crescita e lo sviluppo in campo sono strettamente correlati alla morfologia della pianta e all'età fisiologica delle piantine al momento del trapianto. Le piantine sono in grado di beneficiare meglio dell'acqua e dei nutrienti nel terreno grazie alla presenza di foglie e radici. Pertanto, le piantine iniziano direttamente la fotosintesi quando vengono trapiantate nel campo. Rispetto alla semina dei semi, anche il trapianto delle piantine è utile per garantire la frequenza ottimale delle piante. Il trapianto delle piantine nelle condizioni semi-aride del Mediterraneo ha fornito precocità nella coltivazione primaverile della calendula della pianta del clima fresco.

La calendula ha semi eteromorfi di tipo achenico, così come molti altri generi appartenenti alla famiglia delle Asteraceae. Questo eteromorfismo del seme è un fenomeno comune

correlato a variazioni morfologiche o fisiologiche tra i singoli semi (Venable, 1985; Silvertown, 1984). L'eteromorfismo dei semi rappresenta la combinazione di diversi approcci adattativi in una pianta e può avere un significato biologico per la sua sopravvivenza (Wang et al., 2012). A causa di queste differenze, la germinazione e la maturazione dei semi eteromorfi possono essere scaglionate nel tempo. In condizioni semi-aride del Mediterraneo sono state osservate sei diverse forme di semi (SS1: a palloncino, SS2: a palloncino con spine, SS3: zampa di insetto, SS4: alato, SS5: ricurvo, SS6: ad anello) (Fig. 2).



Fig. 2- Polimorfismo semi di *Calendula Officinalis*

La calendula è una pianta dai climi freddi, ma è danneggiata dal gelo. Per evitare sia le gelate tardive che la stagione estiva con temperature elevate nel clima mediterraneo, si è deciso di distribuire le piantine in tre diverse date di impianto. Il lungo periodo di crescita, che è durato più a lungo nelle prime semine, ha avuto un effetto positivo sulla resa dei semi. Con il crescente impatto dell'aumento delle temperature, poiché le date di semina vengono ritardate, i semi che si restringono parallelamente al restringimento del capitulum hanno portato a una diminuzione della resa dei semi. La forma del seme più comune era ad anello per tutte le date di semina. Il rapporto di eteromorfismo nei semi di calendula variava a

seconda delle condizioni ambientali. Le differenze più spiccate riguardanti la quantità di una determinata conformazione morfologica del seme venivano spiegate dalla data di impianto, come la forma del seme ricurvo, più presente nella semina del 1° marzo, la forma del seme ad anello più presente nella semina del 15 marzo e la forma del seme a palloncino con spine più presente nella semina del 1° aprile. Le alte temperature con date di semina tardive hanno aumentato il tasso di olio di semi di calendula, ma hanno diminuito la resa di olio di semi. I componenti dell'olio di semi, a parte l'acido stearico e l'acido oleico, non sono stati influenzati in modo significativo dalle forme dei semi e dalle diverse date di impianto. I componenti principali per la cultivar di calendula studiata erano acido linoleico, acido oleico e acido α -calendico. Il componente importante dell'olio di semi, l'acido calendico, è stato rilevato ad alto livello nella forma del seme ad anello.

8 Conclusioni

Il futuro e gli effetti del cambiamento climatico nel nostro mondo sono incerti, i possibili effetti sulle MAP possono essere particolarmente significativi e riguardare la loro utilità nel sistema tradizionale di medicina ed il valore economico. La potenziale perdita di alcune MAP potrebbe pregiudicare il sostentamento di un gran numero di persone. Il problema del riscaldamento globale e degli eventi stagionali perturbati non può essere facilmente risolto, ma interventi tempestivi possono certamente prevenire la perdita di biodiversità. L'impatto del cambiamento climatico sulle piante medicinali sia coltivate che selvagge è molto significativo. In questo momento c'è la necessità di avere un approccio di ricerca focalizzato soprattutto sull'accumulo di metaboliti secondari significativi per la salute (Harish et al. 2012). La ricerca sulle piante medicinali rispetto al cambiamento climatico è molto sporadica e insignificante in confronto con altre colture commerciali.

La minaccia di estinzione delle piante medicinali non è sempre una delle principali preoccupazioni dell'opinione pubblica. Purtroppo se la scomparsa precipitosa di queste specie non viene contrastata il futuro della assistenza sanitaria, a livello mondiale, potrebbe essere destabilizzato.

Secondo il rapporto di Botanic Gardens International Conservation la dipendenza dalle piante medicinali è particolarmente acuta nei Paesi in via di sviluppo. La World Health Organisation ha stimato che l'80% della popolazione mondiale (circa 5.3 miliardi di persone) dipende dalla

Fitoterapia come forma primaria di cura e in molti casi la raccolta e vendita di tali piante fornisce la loro unica fonte di reddito. Ognuno di noi deve smettere di pensare che tenere il motore acceso inutilmente, o sprecare inutilmente acqua sia un problema a scarso impatto sull'ambiente mondiale. Scegliere un modo più ecologico di affrontare la giornata può aiutare il mondo.

Bibliografia

1. Agarwal, P.; Khurana, P. Functional characterization of HSFs from wheat in response to heat and other abiotic stress conditions. *Funct. Integr. Genom.* 2019, 19, 497–513.
2. Agrell J, Anderson P, Oleszek W, Stochmal A, Agrell C (2004). Combined effects of elevated CO₂ and herbivore damage on alfalfa and cotton
3. Agrell J, Kopper B, McDonald EP, Lindroth RL (2005). CO₂ and O₃ effects on host plant preferences of the forest tent caterpillar
4. Almeselmani, M.; Deshmukh, P.S.; Sairam, R.K.; Kushwaha, S.R.; Singh, T.P. Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress. *Plant Sci.* 2
5. Andalo C, Goldringer I, Godelle B (2001). Inter and intragenotypic competition under elevated carbon dioxide in *Arabidopsis thaliana*.
6. Asshoff R, Hattenschwiler S (2005). Growth and reproduction of the alpine grasshopper *Miramella alpina* feeding on CO₂ -enriched dwarf shrubs at treeline.
7. Barbehenn RV, Karowe DN, Chen Z (2004). Performance of a generalist grasshopper on a C3 and a C4 grass: compensation for the effects of elevated CO₂ on plant nutritional quality.
8. Bazin A, Goverde M, Erhardt A, Shykoff JA (2002). Influence of atmospheric carbon dioxide enrichment on induced response and growth compensation after herbivore damage in *Lotus corniculatus*.
9. Bazzaz FA, Coleman JS, Morse SR (1990). Growth-responses of 7 major cooccurring tree species of the northeastern United-States to elevated CO₂
10. Bazzaz FA, Miao SL (1993). Successional status, seed size, and responses of tree seedlings to carbon dioxide light, and nutrients.
11. Bazzaz FA, Jasienski M, Thomas SC, Wayne P (1995). Microevolutionary responses in experimental populations of plants to CO₂ -enriched environments: parallel results from two model systems.
12. Berenbaum M (1983). Coumarins and caterpillars – a case for coevolution.
13. Berenbaum M (1995). Phototoxicity of plant secondary metabolites: insect and mammalian perspectives. *Arch. Insect Biochem.*
14. Bezemer TM, Jones TH (1998). Plant-insect herbivore interactions in elevated atmospheric CO₂
15. Bidart-Bouzat MG, Mithen R, Berenbaum MR (2005). Elevated CO₂ influences herbivory-induced defense responses of *Arabidopsis thaliana*.
16. Bonello P, Heller W, Sandermann H (1993). Ozone effects on root-disease susceptibility and defense responses in mycorrhizal and nonmycorrhizal seedlings of scots pine
17. Booker FL (2000). Influence of carbon dioxide enrichment, ozone and nitrogen fertilization on cotton
18. Bornman JF, Teramura AH (1993). Effects of ultraviolet-B radiation on terrestrial plants.
19. Braga MR, Aidar MPM, Marabesi MA, De Godoy JRL (2006). Effects of elevated CO₂ on the phytoalexin production of two soybean cultivars differing in the resistance to stem canker disease.
20. Bryant JP, Chapin FS, Klein DR (1983). Carbon nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory.
21. Bryant JP, Chapin FSI, Reichardt PB, Clausen TP (1987). Response of winter chemical defense in Alaska paper birch and green alder to manipulation of plant carbon-nutrient balance.
22. Cavaliere, M., Courtney, L. (2009) effects of climate change on medicinal and aromatic plants

23. Ceulemans R, Mousseau M (1994). Tansley review No-71. Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody-plants
24. Cleland, E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, A. and Schwartz, D., (2007). Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution*
25. Cornell HV, Hawkins BA (2003). Herbivore responses to plant secondary compounds: a test of phytochemical coevolution theory.
26. Curtis PS (1996). A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide.
27. Curtis PA, Wang X (1998). A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology.
28. Das, M. (2010) Performance of *Asalio* (*Lepidium sativum* L.) genotypes under semi-arid condition of middle Gujarat, India.
29. Das, M. (2010) Growth, photosynthetic efficiency, yield and swelling factor in *Plantago indica* under semi-arid condition of Gujarat, India.
30. Das, M., Jain, V., Malhotra, K. (2015) Impact of climate change on medicinal and aromatic plants
31. Diaz S, Fraser LH, Grime JP, Falczuk V (1998). The impact of elevated CO₂ on plant-herbivore interactions: experimental evidence of moderating effects at the community level.
32. Dixon P, Weinig C, Schmitt J (2001). Susceptibility to UV damage in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae): testing for opportunity costs to shade-avoidance and population differentiation.
33. Dong, Z.; Li, W.; Liu, J.; Li, L.H.; Pan, S.J.; Liu, S.J.; Gao, J.; Liu, L.; Liu, X.L.; Wang, G.L.; et al. The rice phosphate transporter protein OsPT8 regulates disease resistance and plant growth. *Sci. Rep.* 2019
34. Ehrlich PR, Raven PH (1964). Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*
35. Fajer ED (1989). The effects of enriched carbon dioxide atmospheres on plant-insect herbivore interactions growth responses of larvae of the specialist butterfly *Junonia coenia* lepidoptera nymphalidae.
36. Fei, Q.H.; Zhang, J.H.; Zhang, Z.R.; Wang, Y.X.; Liang, L.Y.; Wu, L.; Gao, H.H.; Sun, Y.L.; Niu, B.T.; Li, X.F. Effects of auxin and ethylene on root growth adaptation to different ambient temperatures (2017)
37. Gebauer RLE, Strain BR, Reynolds JP (1998). The effect of elevated CO₂ and N availability on tissue concentrations and whole plant pools of carbon-based secondary compounds in loblolly pine
38. Gho, Y.S.; Jung, K.H. Comparative expression analyses of rice and *Arabidopsis* phosphate transporter families revealed their conserved roles for the phosphate starvation response. *Plant Breed. Biotechnol.* 2019, 7, 42–49.
39. Goodin, M.M.; Zaitlin, D.; Naidu, R.A.; Lommel, S.A. *Nicotiana benthamiana*: Its history and future as a model for plant-pathogen interactions. *Mol. Plant Microbe Interact.* 2015, 2015, 28–39. [
40. Goverde M, Erhardt A (2003). Effects of elevated CO₂ on development and larval food-plant preference in the butterfly *Coenonympha pamphilus*
41. Goverde M, Erhardt A, Stocklin J (2004). Genotype-specific response of a lycaenid herbivore to elevated carbon dioxide and phosphorus availability in calcareous grassland.
42. Gu, M.; Chen, A.Q.; Sun, S.B.; Xu, G.H. Complex regulation of plant phosphate transporters and the gap between molecular mechanisms and practical application: What is missing? *Mol. Plant* 2016, 9, 396–416
43. Hahlbrock K, Scheel D (1989). Physiology and molecular-biology of phenylpropanoid metabolism.
44. Hanzawa, T.; Shibasaki, K.; Numata, T.; Kawamura, Y.; Gaude, T.; Rahman, A. Cellular auxin homeostasis under high temperature is regulated through a SORTING NEXIN1-dependent endosomal trafficking pathway. *Plant Cell* 2013, 25, 3424–3433.

45. Hattenschwiler S, Schafellner C (1999). Opposing effects of elevated CO₂ and N deposition on *Lymantria monacha* larvae feeding on spruce trees
46. Himanen SJ, Nissinen A, Auriola S, Poppy GM, Stewart CN, Holopainen JK et al. (2008). Constitutive and herbivore-inducible glucosinolate concentrations in oilseed rape (*Brassica napus*) leaves are not affected by Bt Cry1Ac insertion but change under elevated atmospheric CO₂ and O₃
47. Holopainen JK (2002). Aphid response to elevated ozone and CO₂.
48. Holton MK, Lindroth RL, Nordheim EV (2003). Foliar quality influences tree-herbivore-parasitoid interactions: effects of elevated CO₂, O₃, and plant genotype.
49. IPCC (2007). Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
50. Jia, H.F.; Ren, H.Y.; Gu, M.; Zhao, J.N.; Sun, S.B.; Zhang, X.; Chen, J.Y.; Wu, P.; Xu, G.H. The phosphate transporter gene *OsPht1; 8* is involved in phosphate homeostasis in rice. *Plant Physiol.* (2011), 156, 1164–1175
51. Jia, H.F.; Zhang, S.T.; Wang, L.Z.; Yang, Y.X.; Zhang, H.Y.; Cui, H.; Shao, H.F.; Xu, G.H. *OsPht1; 8*, a phosphate transporter, is involved in IAA and phosphate starvation response in rice. *Plant Biotechnol. J.* (2017), 68, 5057–5068
52. Johnson RH, Lincoln DE (1990). Sagebrush and grasshopper responses to atmospheric carbon dioxide concentration.
53. Ju, H.; Velde, M.; Lin, E.; Xiong, W.; Li, Y.C. The impacts of climate change on agricultural production systems in China.
54. Kainulainen P, Holopainen JK, Holopainen T (1998). The influence of elevated CO₂ and O₃ concentrations of Scots pine needles: changes in starch and secondary metabolites over three exposure years.
55. Kanoun M, Goulas MJ, Biolley J (2001). Effect of a chronic and moderate ozone pollution on the phenolic pattern of bean leaves
56. Karowe DN, Seimens DH, Mitchell-Olds T (1997). Species-specific response of glucosinolate content to elevated atmospheric CO₂.
57. Keen NT, Taylor OC (1975). Ozone injury in soybeans: isoflavonoid accumulation is related to necrosis. *Plant Physiol*
58. Kellomaki S, Vaisanen H (1997). Modelling the dynamics of the forest ecosystem for climate change studies in the boreal conditions.
59. Kliebenstein DJ (2004). Secondary metabolites and plant/environment interactions: a view through *Arabidopsis thaliana* tinted glasses.
60. Knepp RG, Hamilton JG, Mohan JE, Zangerl AR, Berenbaum MR, DeLucia EH (2005). Elevated CO₂ reduces leaf damage by insect herbivores in a forest community.
61. Knepp RG, Hamilton JG, Zangerl AR, Berenbaum MR, DeLucia EH (2007). Foliage of oaks grown under elevated CO₂ reduces performance of *Antheraea polyphemus*
62. Koevoets, I.T.; Venema, J.H.; Elzenga, J.T.; Testerink, C. Roots withstanding their environment: Exploiting root system architecture responses to abiotic stress to improve crop tolerance. *Front. Plant Sci.* 2016, 7, 1335.
63. Kopper BJ, Lindroth RL, Nordheim EV (2001). CO₂ and O₃ effects on paper birch (*Betulaceae: Betula papyrifera*) phytochemistry and white marked tussock moth (*Lymantriidae: Orgyia leucostigma*) performance.
64. Kopper BJ, Lindroth RL (2003). Effects of elevated carbon dioxide and ozone on the phytochemistry of aspen and performance of an herbivore.
65. Kubiske ME, Zak DR, Pregitzer KS, Takeuchi Y (2002). Photosynthetic acclimation of overstory *Populus tremuloides* and understory *Acer saccharum* to elevated atmospheric CO₂ concentration: interactions with shade and soil nitrogen
66. Lindroth RL (1996). Consequences of elevated atmospheric CO₂ for forest insects.
67. Lindroth RL, Kinney KK (1998). Consequences of enriched atmospheric CO₂ and defoliation for foliar chemistry and gypsy moth performance.

68. Lindroth RL, Kopper BJ, Parsons WFJ, Bockheim JG, Karnosky DF, Hendrey GR et al. (2001). Consequences of elevated carbon dioxide and ozone for foliar chemical composition and dynamics in trembling aspen (*Populus tremuloides*) and paper birch (*Betula papyrifera*).
69. Lindzen, R S. (1990) Some coolness concerning global warming.
70. Liu, J.L.; Yang, L.; Luan, M.D.; Wang, Y.; Zhang, C.; Zhang, B.; Shi, J.S.; Zhao, F.G.; Lan, W.Z.; Luan, S. A vacuolar phosphate transporter essential for phosphate homeostasis in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2015, 112, E6571–E6578.
71. Maathuis, F.J. Physiological functions of mineral macronutrients. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2009, 12, 250–258.
72. Marshall, E., Aillery, M., Malcolm, S., Williams, R., (2015) Agricultural Production under Climate Change: The potential impacts of shifting regional water balances in the United States.
73. Neilson R P, Pitelka L F and Solomon A M, 2005. Forecasting regional to global plant migration in response to climate change. *Bio Science*
74. Ogawa D, Nakajima N, Sano T, Tamaoki M, Aono M, Kubo A et al. (2005). Salicylic acid accumulation under O₃ exposure is regulated by ethylene in tobacco plants.
75. Oshino, T.; Miura, S.; Kikuchi, S.; Hamada, K.; Yano, K.; Watanabe, M.; Higashitani, A. Auxin depletion in barley plants under high-temperature conditions represses DNA proliferation in organelles and nuclei via transcriptional alterations. *Plant Cell Environ.* 2011,
76. Paoletti E, Bytnerowicz A, Andersen C, Augustaitis A, Ferretti M, Grulke N et al. (2007). Impacts of air pollution and climate change on forest ecosystems
77. Parmesan C (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*,
78. Pinto DM, Blande JD, Nykanen R, Dong WX, Nerg AM, Holopainen JK (2007a). Ozone degrades common herbivore-induced plant volatiles: does this affect herbivore prey location by predators and parasitoids?
79. Price PW (1997). *Insect Ecology*.
80. Reddy GV, Tossavainen P, Nerg AM, Holopainen JK (2004). Elevated atmospheric CO₂ affects the chemical quality of brassica plants and the growth rate of the specialist, *Plutella xylostella*, but not the generalist, *Spodoptera littoralis*.
81. Rossi AM, Stiling P, Moon DC, Cattell MV, Drake BG (2004). Induced defensive response of myrtle oak to foliar insect herbivory in ambient and elevated CO₂.
82. Roth S, Lindroth RL, Volin JC, Kruger EL (1998). Enriched atmospheric CO₂ and defoliation: effects on tree chemistry and insect performance.
83. Sager EP, Hutchinson TC, Croley TR (2005). Foliar phenolics in sugar maple (*Acer saccharum*) as a potential indicator of tropospheric ozone pollution.
84. Sandermann H (1996). Ozone and plant health
85. Sanfaçon, H. Grand challenge in plant virology: Understanding the impact of plant viruses in model plants, in agricultural crops, and in complex ecosystems. *Front. Microbiol.* 2017, 8, 860.
86. Searles PS, Flint SD, Caldwell MM (2001). A meta analysis of plant field studies simulating stratospheric ozone depletion.
87. Shadkani F, Helleur RJ, Cox RM (2007). Profiling secondary metabolites of needles of ozone-fumigated white pine (*Pinus strobus*) clones by thermally assisted hydrolysis/methylation
88. Shea J. 2008. Apple growers hopeful after freeze. *Times-News*. 6 April.
89. Shukla, V.; Kaur, M.; Aggarwal, S.; Bhati, K.K.; Kaur, J.; Mantri, S.; Pandey, A.K. Tissue specific transcript profiling of wheat phosphate transporter genes and its association with phosphate allocation in grains. *Sci. Rep.* 2016, 6, 39293.
90. Song, Z.P.; Shao, H.F.; Huang, H.G.; Shen, Y.; Wang, L.Z.; Wu, F.Y.; Han, D.; Song, J.Y.; Jia, H.F. Overexpression of the phosphate transporter gene *OsPT8* improves the Pi and selenium contents in *Nicotiana tabacum*. *Environ. Exp. Bot.* 2017, 137, 158–165.

91. Stiling P, Rossi AM, Hungate B, Dijkstra P, Hinkle CR, Knott WM et al. (1999). Decreased leaf-miner abundance in elevated CO₂: reduced leaf quality and increased parasitoid attack.
92. Stratmann J (2003). Ultraviolet-B radiation co-opts defense signaling pathways.
93. Strengbom J, Reich PB (2006). Elevated CO₂ and increased N supply reduce leaf disease and related photosynthetic impacts on *Solidago rigida*.
94. Stuhlfauth T, Klug K and Fock H P. 1987. The production of secondary metabolites by *Digitalis lanata* during CO₂ enrichment and water stress.
95. Stuhlfauth T and Fock H P. 1990. Effect of whole season CO₂ enrichment on the cultivation of a medicinal plant, *Digitalis lanata*
96. Tack, J., Barkley, A., Nally, L. (2015) Effect of warming temperatures on US wheat yields
97. Tegelberg R, Julkunen-Tiitto RJ, Aphalo PJ (2004). Red: far-red light ratio and UV-B radiation: their effects on leaf phenolics and growth of silver birch seedlings.
98. Tollrian R, Harvell CD (1999). The evolution of inducible defenses
99. Traw MB, Lindroth RL, Bazzaz FA (1996). Decline in gypsy moth (*Lymantria dispar*) performance in an elevated CO₂ atmosphere depends upon host plant species.
100. Traw MB, Bergelson J (2003). Interactive effects of jasmonic acid, salicylic acid, and gibberellin on induction of trichomes in *Arabidopsis*.
101. Valkama E, Koricheva J, Oksanen E (2007). Effects of elevated O₃, alone and in combination with elevated CO₂, on tree leaf chemistry and insect herbivore performance: a meta-analysis.
102. Varshney, R.K.; Bansal, K.C.; Aggarwal, P.K.; Datta, S.K.; Craufurd, P.Q. Agricultural biotechnology for crop improvement in a variable climate
103. Vuorinen T, Nerg AM, Holopainen JK (2004a). Ozone exposure triggers the emission of herbivore-induced plant volatiles, but does not disturb tritrophic signalling.
104. Wang, X.; Cai, J.; Liu, F.; Dai, T.B.; Cao, W.X.; Wollenweber, B.; Jiang, D. Multiple heat priming enhances thermo-tolerance to a later high temperature stress via improving subcellular antioxidant activities in wheat seedlings. *Plant Physiol. Biochem.* 2014, 74, 185–192.
105. Whittaker JB (1999). Impacts and responses at population level of herbivorous insects to elevated CO₂
106. Wit, M.D.; Lorrain, S.; Fankhauser, C. Auxin-mediated plant architectural changes in response to shade and high temperature. *Physiol. Plant.* 2014, 151, 13–24.
107. Wullschlegel SD, Tschaplinski TJ, Norby RJ (2002). Plant water relations at elevated CO₂: implications for water-limited environments. *Plant Cell Environ*
108. Yalpani N, Enyedi AJ, Leon J, Raskin I (1994). Ultraviolet-light and ozone stimulate accumulation of salicylic-acid, pathogenesis-related proteins and virus-resistance in tobacco.
109. Zandra C, Borgogni A, Marucchini C (2006). Quantification of jasmonic acid by SPME in tomato plants stressed by ozone
110. Zhang J, Lechowicz MJ (1995). Responses to CO₂ enrichment by two genotypes of *Arabidopsis thaliana* differing in their sensitivity to nutrient availability.
111. Zhang, C.X.; Feng, B.H.; Chen, T.T.; Zhang, X.F.; Tao, L.X.; Fu, G.F. Sugars, antioxidant enzymes and IAA mediate salicylic acid to prevent rice spikelet degeneration caused by heat stress. *Plant Growth Regul.* 2017, 83, 313–323.
112. Zhao, Y.D. Auxin biosynthesis and its role in plant development. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2010, 61, 49–64.
113. Zobayed S M A, Afreen F and Kozai T. 2005. Temperature stress can alter the photosynthetic efficiency and secondary metabolite concentrations in St. John's wort. *Plant Physiology and Biochemistry*

