

La fotosintesi, rete ecologica del Pianeta

PAOLO PUPILLO

Presidente onorario Unione Bolognese Naturalisti

La fotosintesi clorofilliana è l'indispensabile processo attraverso il quale le piante verdi (organismi autotrofi) ricavano energia e sostanza organica a partire dalla sostanza inorganica, ponendo così le premesse per la vita animale (organismi eterotrofi). Si tratta di un procedimento "standardizzato" le cui implicazioni collaterali possono invece variare a seconda della tipologia di vegetali. Ma la vera differenza tra i processi fotosintetici è legata all'ecofisiologia, mediante adattamento di una specie vegetale al suo ambiente.

Le lettrici e i lettori di questa rivista, persone colte e amanti della Natura, hanno certamente qualche conoscenza della fotosintesi e degli organismi che la effettuano, i cosiddetti "produttori" di materia organica e di ossigeno: le piante verdi, i muschi, tanti tipi di alghe, licheni e cianobatteri (Fig. 1), che tutti insieme formano sostanza organica per (più o meno) 100 miliardi di tonnellate di carbonio all'anno. Tutti i produttori contengono clorofille, che

sono di colore verde in quanto assorbono la luce blu e la luce rossa, ma anche altri pigmenti fotosintetici (carotenoidi, cianobiline). La fotosintesi è il processo planetario di trasformazione dell'energia della luce in energia chimica, che viene utilizzata per organizzare (o "assimilare") la CO₂ presente nell'aria e nelle acque producendo i composti del carbonio (composti organici): zuccheri, aminoacidi, e quindi proteine, acidi nucleici e molto altro, in-



Fig. 1 - Esempi di organismi fotoossigenici. A) Cianobatteri (*Nostoc*): filamenti di cellule verdi con poche eterocisti azoto-fissatrici. B) Lichene (*Cladonia*) nel Parco dei Gessi Bolognesi. C) *Emiliana huxleyi*, una comune aptoficea oceanica vista al microscopio elettronico a scansione (dedicata a Cesare Emiliani oceanografo, primo laureato in Geologia a Bologna).

fine gli esseri viventi in loro interezza. Certo, con la cooperazione di molti altri elementi: idrogeno, ossigeno, azoto, calcio, fosforo e magnesio in quantità, poi solfo, ferro, rame e via via elencando. La CO_2 è biossido di carbonio, più noto come anidride carbonica.

La produzione di ossigeno

Dagli organismi produttori ai consumatori – animali, funghi, protisti, batteri – tutta la vita (o quasi tutta, diciamo più del 98%) dipende dalla fotosintesi. E non solo in termini di nutrizione, ma anche perché nel processo di organizzazione fotosintetica della CO_2 i produttori rilasciano grandi quantità di ossigeno molecolare (O_2) che va ad arricchire l'atmosfera e le acque (sono perciò detti *foto-ossigenici*) permettendo a tutti i viventi di respirare. A parte gli organismi anaerobi, ovviamente: di questi ce n'è tuttora un certo numero in nicchie ambientali prive di ossigeno. Ed esistono anche alcuni microrganismi, i batteri fotosintetici, che effettuano una fotosintesi "non ossigenica", cioè senza rilascio di ossigeno. Ci si chiederà: ma quel 2% dei viventi (forse meno) che non vive di fotosintesi o comunque a sue spese, di che cosa campa? Ebbene, campa di *chemosintesi*: una specialità di certi batteri e molti archea e di chi li sfrutta... ma è tutta un'altra storia, appunto una storia di nicchia. E quindi è chiaro: la fotosintesi ossigenica è

quella dominante, è la funzione vitale che ha realmente plasmato il volto della Terra e dei suoi abitanti a partire da un paio di miliardi di anni fa, grazie inizialmente ai cianobatteri appunto fotosintetici e foto-ossigenici (Fig. 1 A). Si può dire che la fotosintesi rappresenta una immensa rete ecologica che avvolge il Pianeta. E non va dimenticato che, consumando CO_2 ambientale, la fotosintesi rallenta l'effetto serra e il riscaldamento climatico in corso. Li rallenta sì, ma non può compensare le continue emissioni di carbonio gassoso dai nostri consumi (petrolio, gas, carbone, cemento), che toccherebbe a noi ridurre, fino a eliminarli. Ma, oltre a queste nozioni di base, non si può chiedere al lettore/lettrice molto di più in fatto di fotosintesi e di tutto ciò che a essa attiene. Qui proviamo ad andare un po' più in là.

Modello schematico di fotosintesi

Mentre la biochimica e la biofisica della fotosintesi sono ben conosciute nei loro aspetti generali, i dettagli si sono venuti affinando e arricchendo negli anni recenti, e comunque resta molto da scoprire. Il sistema fotosintetico è complesso e si ritiene che a tenerlo in piedi contribuiscano, a qualche titolo, qualcosa come 3000 geni d'una pianta, cioè un quinto di tutto il suo corredo genetico minimo. Un modello schematico della fotosintesi (precisamente uno schema del suo funzionamento "normale") lo trovate in Fig. 2 A. Con

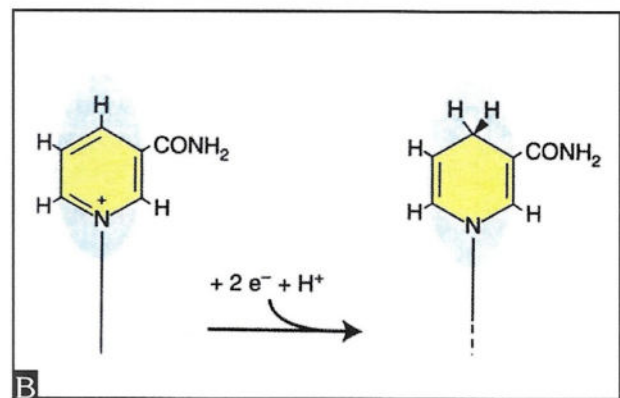
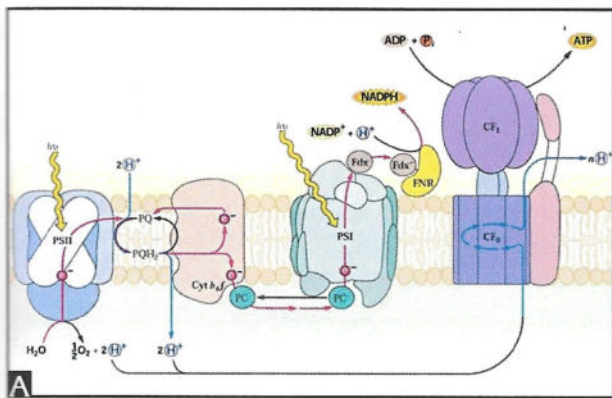


Fig. 2 - Flusso di elettroni nella fotosintesi. A) I quattro principali complessi proteici: il fotosistema II (PSII) ossida l'acqua liberando ossigeno; gli elettroni prodotti passano al complesso citocromico Cyt b₆-f e da questo al fotosistema I (PSI), che riduce il NADP⁺ a NADPH, mentre l'accumulo di protoni (H^+) spinge la produzione di ATP nel complesso ATP sintasi (CF). B) Il nucleo nicotinamidico da NADP⁺ (ossidato) a NADPH (ridotto).



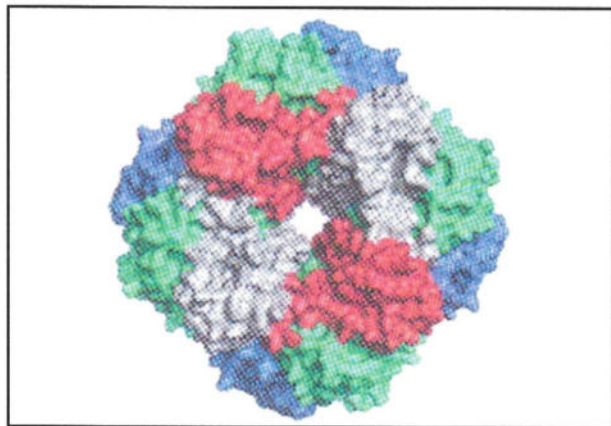


Fig. 3 - Struttura della Rubisco, la grande proteina che cattura CO_2 inserendola sul ribulosio-1,5-bisfosfato. Così ha inizio il ciclo di assimilazione del carbonio.

i due grandi fotosistemi (PS), raccoglitori e ri-elaboratori dell'energia luminosa, che di norma operano in fila passandosi elettroni con l'intermediazione del complesso citocromico b₆f: nell'ordine, viene prima il PSII (a sx) che libera O_2 dall'acqua, poi il PSI (a dx) che cede elettroni all'accettore NADP riducendolo a NADPH (Fig. 2 B), ma riduce anche alcune proteine redox particolarmente interattive (*ferredossina*, *tioeredossine*). Inoltre, il processo mette in moto – letteralmente – il complesso ATP sintasi (ultimo a destra in Fig. 2 A) e così facendo “spinge” la sintesi di adenosina trifosfato, la famosa ATP, la molecola ener-

getica di tutta la Vita. L'ATP e il NADPH sono le principali molecole “ad alta energia” che servono alla pianta per assimilare CO_2 nel ciclo fotosintetico del carbonio, o ciclo di Calvin-Benson. Alla fondamentale cattura della CO_2 , primo atto del ciclo, provvede una proteina molto abbondante nelle foglie, l'enzima chiamato per brevità *Rubisco* (Fig. 3), il cui “vero” nome è Ribulosio-1,5-bisfosfato carbossilasi ossigenasi. Che, appunto, oltre che *carbossilare* lo zucchero detto ribulosio-1,5-bisfosfato (attaccandogli la CO_2), può anche *ossigenarlo* (inserirvi O_2) e dare così avvio alla *fotorespirazione*: un metabolismo fotosintetico dispersivo che compete con l'organizzazione del carbonio, di più quando fa caldo. Ma qui non ne parliamo.

Cenni di ecologia

Passando a esaminare qualche aspetto propriamente ecologico del vasto tema della fotosintesi. Cominciamo col ricordare che tutte le piante verdi – e le alghe, i cianobatteri, i licheni – condividono sistemi fotosintetici con un simile disegno organizzativo, ma lo declinano in modi molto diversi a seconda dei propri adattamenti: in mare, nelle acque interne e sulle terre emerse. E ogni habitat terrestre a sua volta è un mondo di differenze, nel qua-

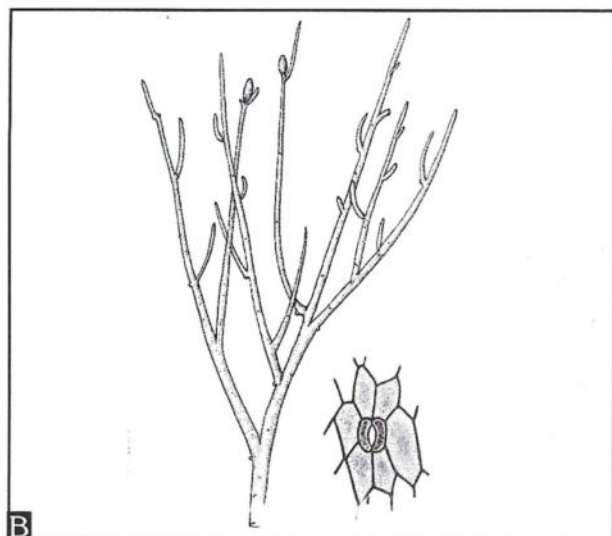
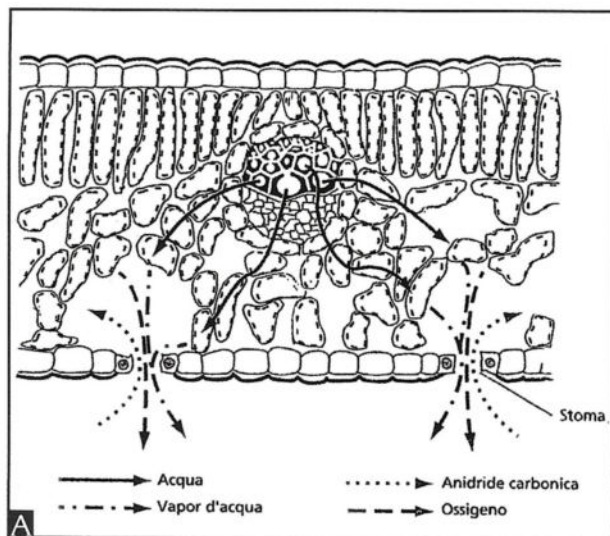


Fig. 4 - A) Gli stomi regolano i flussi di gas fra foglia e atmosfera, un controllo essenziale per la sopravvivenza delle piante. B) Stomi erano già presenti nelle più antiche piante vascolari (*Rhynia gwynne-vaughani*, Devoniana inf., ca. 400 Ma).



le gli organismi fotosintetici modulano la loro attività entro una vasta gamma di temperature, suoli, concorrenti e disponibilità idriche: dai deserti artici al Gobi, dalle foreste pluviali agli alti monti e alla tundra; per sopravvivere, riprodursi e portare la Vita nel loro ambiente.

Traspirazione e siccità

Le piante, si sa, necessitano di acqua per il proprio funzionamento e per le loro stesse strutture e non possono permettersi di perderne troppa per evaporazione (*traspirazione*): si proteggono mediante cuticole, epidermidi, sughero e altro. Essenziale, quindi, la presenza degli *stomi* (fig. 4 A), quelle strutture pluricellulari che costellano l'epidermide e la cuticola delle foglie e che troviamo già nei resti fossili delle più antiche piante terrestri, come *Rhynia* (Fig. 4 B). Gli stomi permettono scambi controllati di gas fra l'interno dei tessuti e l'atmosfera permettendo l'afflusso di CO_2 e quindi la fotosintesi, ma così facendo lasciano anche fuoriuscire ossigeno e vapor d'acqua: fare fotosintesi significa, anche, perdere acqua. Dunque, la regolazione dell'apertura e chiusura degli stomi in relazione alla siccità è essenziale per la sopravvivenza delle piante. Ma ci sono anche altri accorgimenti ecofisiologici (spesso anche anatomici) diffusi fra i vegetali terrestri, che molte famiglie di piante hanno indipendentemente "scoperto" nella loro evoluzione recente, in quanto utili a ridurre la perdita d'acqua traspiratoria.

Piante C4 e piante CAM

Molte piante erbacee originarie delle praterie e savane subtropicali (non solo graminacee) presentano adattamenti finalizzati a minimizzare le perdite d'acqua, riducendo la traspirazione stomatica durante la fotosintesi. Economizzare acqua significa vivere e produrre più a lungo: un vantaggio prezioso in zone stagionalmente aride. Il nome "C4" venne assegnato a un particolare metabolismo fotosintetico e alle piante che lo attuano, quando gli studiosi si accorsero che molte piante originarie di climi caldi, anche coltivate (mais, can-

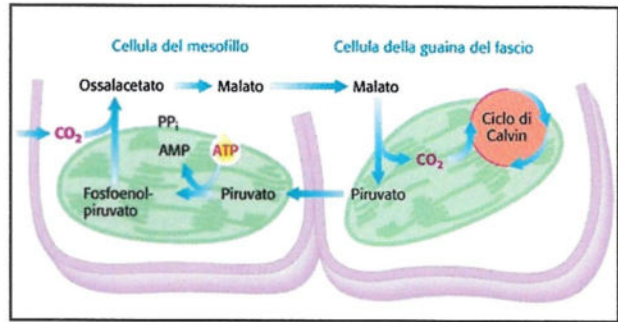


Fig. 5 - Fotosintesi C4. Gli acidi a 4 atomi di carbonio (C4: ossalacetico, malico, ecc.) prodotti nel mesofillo della foglia funzionano da vettori di CO_2 essendo poi decarbossilati nelle cellule della guaina fasciale attorno all'enzima Rubisco, con rilascio di abbondante CO_2 (e piruvato). Ciò assicura una ottimale assimilazione di CO_2 da parte della Rubisco. L'efficiente accumulo di CO_2 in acidi organici a opera dell'enzima fosfopiruvato carbossilasi permette di tenere gli stomi semichiusi, risparmiando acqua durante la fotosintesi.

na da zucchero, sorgo) organicavano CO_2 in due fasi successive: prima in acidi a 4 atomi di carbonio (acidi C4), fra cui l'acido malico (Fig. 5). Questi semplici acidi poi venivano riutilizzati con rilascio di CO_2 (*decarbossilati*) a vantaggio della definitiva assimilazione, che era operata come sempre dall'enzima "principe", Rubisco.

Il merito di questa doppia organizzazione della CO_2 sta nel fatto che la prima cattura enzimatica della CO_2 per dare acidi C4 avviene in queste piante con elevata efficienza anche se gli stomi sono poco aperti, cosa che permette di risparmiare acqua durante la calda giornata. Poi, la massa degli acidi organici libera nuovamente CO_2 ad alta concentrazione attorno alla Rubisco, che quindi procede alla organizzazione efficiente di CO_2 senza effettuare la reazione ossigenasica concorrente (senza quindi fotorespirazione). Se si deve separare la prima organizzazione di CO_2 dalla seconda e definitiva, è meglio farlo in cellule diverse: infatti, in molte piante C4 l'enzima Rubisco, che effettua la seconda organizzazione, se ne sta per conto suo in cellule specializzate (*guaina fasciale*) al centro delle venature fogliari, mentre la sintesi degli acidi C4 e il resto del metabolismo fotosintetico si svolge nelle cellule verdi normali (Fig. 5). Il metabolismo fotosintetico C4 è quindi un adattamento "in-





Fig. 6 - Alcune piante CAM. A) *Sedum dasiphillum* (Crassulaceae), comune sui muretti. B) *Opuntia compressa*, cactacea americana acclimatata in Appennino. C) La *Tillandsia usneoides* degli USA meridionali ("Spanish moss", Bromeliaceae) assomiglia a certi licheni.

telligente" ad ambienti caldi e scarsi d'acqua, che è stato adottato da piante molto diverse tra loro e geneticamente lontane, ma capaci così di dominare le savane e le praterie subtropicali in molte parti del mondo.

L'adattamento fotosintetico forse più estremo, anch'esso basato sul meccanismo della doppia carbossilazione, lo si nota però nelle piante "grasse" (o succulente): quelle più specializzate nel far fronte ai frequenti periodi di siccità (Fig. 6). Si tratta di specie che in situazioni normali fanno una fotosintesi normale; ma quando fa secco serrano gli stomi durante il giorno, col vantaggio di evitare ogni perdita d'acqua. Di notte, invece, gli stomi di queste piante dette CAM (da *Crassulacean Acid Metabolism*: metabolismo acido delle crassulacee) si aprono e la CO_2 può entrare e circolare nella pianta, che la utilizza per formare acidi C4. Grazie a questo fenomeno, certe borracine nostrane (gen. *Sedum*, Fig. 6 A) sono note per avere un sapore acidulo di notte, mentre di giorno sono dolciastre. Infatti, gli acidi organici prodotti di notte servono di giorno, una volta decarbossilati, a rifornire di CO_2 i cloroplasti, permettendo una vera fotosintesi a stomi chiusi con produzione di saccarosio e altri zuccheri. Le piante succulente forse più note sono quelle della grande famiglia americana delle cactacee, che sono tutte CAM (Fig. 6 B), ma di piante CAM ce n'è anche in molti altri gruppi di piante: dalle crassulacee (come i *Sedum*, appunto) alle bromeliacee (Fig. 6 C), e perfino fra le orchidee e le felci.

Piante C3: la maggioranza silenziosa

Tutto quanto s'è detto non tocca il fatto più importante, che cioè la gran maggioranza delle piante esistenti sul Pianeta – si parla di un mezzo milione di specie solo di piante vascolari (quelle che presentano sistemi di trasporto specializzati, xilema e floema) – sono dotate del ciclo fotosintetico detto di Calvin-Benson o anche "C3", nel quale l'intero ciclo della fotosintesi si svolge in uno stesso cloroplasto d'una stessa cellula verde. Perché C3? Perché alcune molecole chiave del ciclo di assimilazione della CO_2 hanno tre atomi di carbonio, ad esempio la gliceraldeide-3-fosfato: che è il "primo" zucchero della fotosintesi (il glucosio, il fruttosio e altri zuccheri hanno 6 atomi di carbonio). La maggior parte delle piante verdi, delle alghe, dei licheni e dei cianobatteri – gli organismi foto-ossigenici – si avvalgono direttamente del ciclo C3 di organizzazione del carbonio, talora con minori varianti.

Differenze e adattamenti

Ma se non sono di natura biochimica, dove stanno allora le evidenti differenze di fotosintesi tra piante? È un problema, appunto, di ecofisiologia, di adattamento di una specie vegetale al suo ambiente. Per le alghe e le piante marine si tratta di sfruttare al meglio la luce solare, che è necessaria e scompare in profondità, ma se è intensa può essere dannosa;

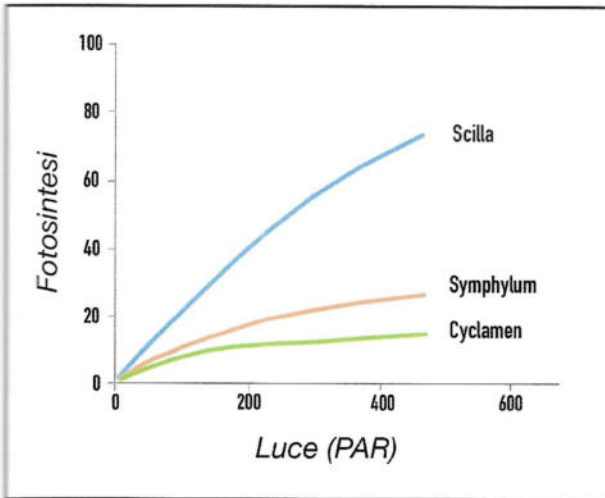


Fig. 7 - Curve di luce della fotosintesi (*light response curves*, LRC). Le piante, sia eliofile (es. *Scilla bifolia*) sia tolleranti dell'ombra (sciafile: consolida *Symphyllum tuberosum*, ciclamino appenninico *Cyclamen hederifolium*), rispondono a intensità d'illuminazione crescenti (asse delle ascisse) dando LRC spesso a forma di semplice iperbole rettangolare.

ed è per questo che il fitoplancton (organismi fotosintetici unicellulari) spesso sale alla superficie al mattino per poi ridiscendere più in basso.

Nelle piante terrestri la richiesta di luce è molto variabile. Ci sono piante che vivono abitualmente nell'ombra dei boschi (piante amanti o, meglio, tolleranti dell'ombra: "sciafile"). Altre piante di ambienti più aperti invece sono in

grado di utilizzare la piena luce solare (amanti del sole: "eliofile"). Fra queste due vaste categorie si collocano piante a cui va bene sia l'illuminazione forte che quella debole, o preferiscono luci intermedie... è innumerevole, in effetti, la varietà delle forme e delle risposte dei vegetali. Non occorre neppure esplorare le foreste pluviali dei Tropici, basta guardarsi attorno passeggiando lungo un sentiero della nostra collina per intuire i mille sottili adattamenti vegetali. In Fig. 7 vediamo le curve di fotosintesi (risposta fotosintetica in funzione della luce ricevuta) di alcune piante di sottobosco: l'eliofila *Scilla* e due sciafile (*Symphyllum* e *Cyclamen*).

Pensiamo soltanto a quelle erbe dei nostri boschi collinari che dall'inizio della primavera, o già dal tardo inverno, svolgono tutti i loro compiti vegetativi, energetici e riproduttivi nell'arco di un paio di mesi. Completano in questo modo l'intero loro ciclo vitale nel sottobosco finché c'è umidità, e prima che gli alberi mettano su le foglie togliendo la luce (cosa che avviene fra aprile e maggio). Tutte queste specie "effimere" e spesso piccole – il bucaneve *Galanthus nivalis*, l'anemone bianca *Anemonoides nemoralis*, il dente di cane *Erythronium dens-canis*, la *Scilla bifolia* dai delicati fiori azzurri – effettuano una fotosintesi molto efficiente sfruttando la luce solare finché c'è, poi deperiscono e in breve scompaiono per ritirarsi sottoterra a rifare gli organi



Fig. 8 - Piante di sottobosco. A) Il bucaneve *Galanthus nivalis* e la *Scilla bifolia*, "effimere primaverili" dei boschi freschi, hanno forte fotosintesi. B) L'elloboro (*Helleborus viridis*) a ciclo lungo annuale ha bassa fotosintesi.



sotterranei (bulbi, rizomi) in attesa dell'anno successivo e della nuova, esplosiva stagione all'aperto (Fig. 8 A). Non è questo un mirabile adattamento, un saggio stile di vita che assicura la permanenza, anzi la "resilienza" delle nostre piante – le *effimere primaverili* – anche in questi anni di imprevedibili cambiamenti climatici? Essere "effimere" non sembra danneggiarle, tutt'altro.

Accanto a queste piante, ne noterete altre che invece passano la primavera e l'estate in pieno rigoglio nel sottobosco, e magari anche l'autunno, accontentandosi della poca luce o delle saltuarie macchie luminose che la copertura arborea è disposta a concedergli. Non è dunque per caso che queste specie a ciclo lungo – *Helleborus* (Fig. 8 B), *Pulmonaria*, *Symphytum*, *Viola* fra le altre, e diverse felci – si possono ascrivere alle piante d'ombra, che effettuano una debole fotosintesi per buona parte dell'anno e così compensano il loro basso profilo con una attività prolungata (Recchia *et al.*, 2017). Si potrà notare come queste piante d'ombra di lungo corso hanno in genere portamento e dimensioni ben maggiori delle effimere primaverili loro vicine: le piante a lenta fotosintesi hanno un ciclo lungo e una struttura più complessa di quelle con ciclo corto e forte fotosintesi. Prendiamone buona nota! Ma qui si apre un intero mondo di piante a breve ciclo vegetativo, spesso di ambiente "mediterraneo" se non predesertico – dunque anch'esse effimere primaverili – che concentrando tutta la propria attività tra fine inverno e inizio primavera (con piogge garantite

e forse un po' di neve) devono condurre necessariamente una fotosintesi "furiosa" e poi sparire prima della siccità estiva, per ricomparire l'anno seguente. Comprese le piante annuali, che in certi casi dipendono addirittura dal prossimo piovasco. Non potrò dimenticare quelle vaste, effimere fioriture color rosa nel deserto di Wadi Rum da poco innevato che vidi tanti anni fa, in Giordania di gennaio. Ma non sfigurano i prati alpestri con compatte fioriture primaverili di zafferani selvatici (*Crocus vernus*, *C. neglectus*; Fig. 9 A). O le orchidee nostrane, molte delle quali sono anch'esse effimere primaverili (fig Fig 9 B). Centinaia di piante diverse, alcune piccolissime – chi conosce la *Saxifraga tridactylites* dei muretti? (Fig. 9 C) – condividono simili stili di vita di qualche settimana, che noi umani ben di rado notiamo e capiamo. È probabile che tutte queste piante con breve ciclo "emerso" siano le fotosintetiche più efficienti in assoluto. Di certo lo sono i nostri *Crocus*, benché la palma (si fa per dire) di massima fotosintesi si dice tocchi a un arbusto desertico californiano, la *Purshia* (una rosacea).

Curve di luce della fotosintesi

Oggi è possibile studiare le caratteristiche della fotosintesi con grande precisione, grazie ai sofisticati strumenti disponibili: sia di scambio di gas, in particolare CO₂ (si misurano i cambiamenti della sua banda di assorbimento nell'infrarosso, responsabile anche del noto



Fig. 9 - Le piante effimere primaverili di ambiente aperto, siano di montagna (A *Crocus neglectus*, Iridaceae), collina (B *Anacamptis morio*, Orchidaceae) o pianura (C *Saxifraga tridactylites*, Saxifragaceae), hanno tutte elevata fotosintesi.

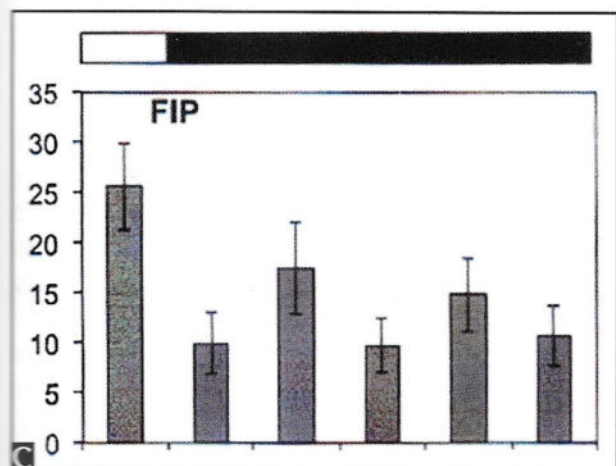
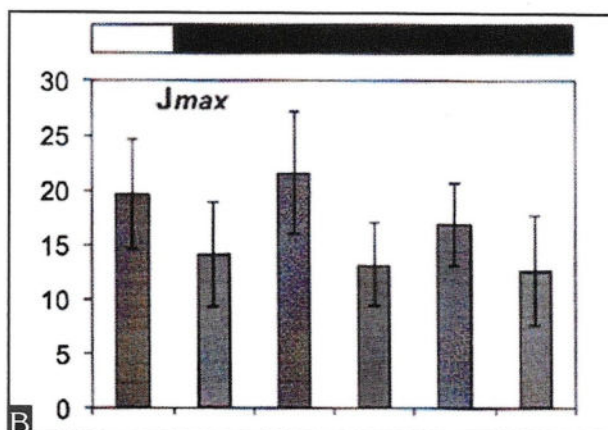
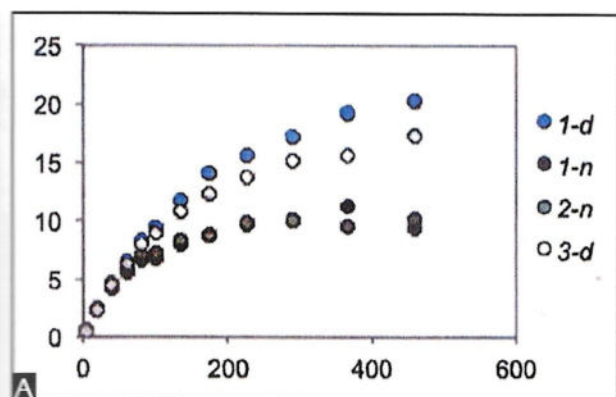


Fig. 10 - Il ritmo circadiano di fotosintesi (circa 24 ore) è più evidente in condizioni di scarsa irrigazione e si può dimostrare tenendo le piante al buio continuo per 2-3 giorni ("notte lunga"). Qui i risultati medi di 25 esperimenti di notte lunga in *Pulmonaria vallisarsae*. A) In questa innaturale oscurità, le LRC misurate sono più alte durante "i giorni" virtuali (1-d, 3-d) che durante "le notti" virtuali (1-n, 2-n); in ascisse, intensità crescenti di illuminazione. B), C) Durante una notte lunga di 60 ore (asse delle ascisse), il ritmo circadiano si rivela attraverso le variazioni giornaliere delle velocità massime di fotosintesi, (J_{max}) e di fluorescenza fotosintetica (FIP) (Pupillo *et al.*, 2022).

"effetto serra" atmosferico), sia di rilevazione della fluorescenza fotosintetica (Scheda 1), come si vede in Fig. 7. Caratteristica saliente di queste curve di risposta alla luce (*light response curves*, LRC) è la loro quasi perfetta forma asintotica o "di saturazione": una iperbole rettangolare, che si vede specialmente d'inverno quando, per via del freddo e dell'umidità, c'è scarso effetto stomatico e la risposta della pianta è più semplice, meno controllata che d'estate. Uno stress idrico che com-

portasse la chiusura parziale degli stomi si rifletterebbe in un cambiamento di forma della curva, che si "schiaccerebbe" diventando più bassa e appiattita, come si vede nella Fig. 10 A (1n, 2n).

Siccità e ritmo circadiano

Nella Fig. 10, infatti, una foglia di polmonaria *in situ* produce di giorno (*day*, d) una curva fotosintetica di forma iperbolica; che però alla sera (*night*, n) si abbassa visibilmente. Che cosa è successo in quelle poche ore? È successo che di notte le aperture stomatiche si chiudono, riducendo l'accesso della CO_2 alle cellule verdi e rallentando così l'attività carbossilante della Rubisco, e quindi bloccano a ritroso tutto il sistema della fotosintesi. Questa semplice osservazione ci porta dritto nel cuore del *ritmo circadiano* delle piante.

Da molti anni si sa che le piante di notte sostituiscono parte delle loro proteine, in particolare alcune connesse alla fotosintesi, in modo dipendente da un ritmo fisiologico giornaliero detto circadiano; che spesso passa inosservato ma in realtà contribuisce a regolare buona parte dell'espressione genica di ogni pianta. La nostra Fig. 10 spiega qualcosa anche di ciò che accade in natura (e nei coltivi) in periodi di siccità, che possono anche essere lunghi e dannosi: lo stress idrico è la norma per moltissime piante. La grande famiglia delle graminacee, in particolare, si è evoluta ed espansa da pochi milioni di anni in relazione alle praterie caratterizzate da stress idrico stagionale. Ogni pianta risente dello stress incombente e reagisce in modo appropriato per risparmiare-



re acqua: in una prima fase (leggero stress) chiude gli stomi di notte, mentre di giorno la fotosintesi continua indisturbata. Ma dopo alcuni giorni senz'acqua, nella calura estiva, la pianta comincia a chiudere gli stomi e a ridurre la fotosintesi anche di giorno: infatti, a quel punto si tratta di sopravvivere. La fotosintesi tornerà poi al ritorno dell'umidità, se mai tornerà. Perché, se la situazione di stress dovesse prolungarsi, parecchie piante – pensiamo al frumento in giugno – andrebbero precocemente in senescenza con produzione anticipata dei frutti. Nel bene e nel male.

Dunque, il ritmo giorno/notte in condizioni di moderata siccità è scandito da un tenace blocco notturno del sistema stomatico e di quello fotosintetico; la fotosintesi e le funzioni connesse, compreso il trasporto dell'acqua e l'accrescimento, seguono il ritmo circadiano evocato dallo stress idrico (Pupillo *et al.*, 2022). Non è solo questione del succedersi di reazioni fisiologiche regolate dall'alternanza di luce e buio: luce e buio dettano gli orari precisi delle attività biologiche, ma il loro avvicinarsi resta fissato in qualcosa di radicato addirittura nei geni fondamentali delle piante. Si tratta dell'*orologio biologico* circadiano, che caratterizza tutti i viventi – non solo i vegetali – e li segna in profondità. La sua segreta presenza, il suo effetto si possono rivelare mettendo la pianta alla luce continua o, meglio, al buio continuo: il ritmo potenziale della fotosintesi continua quasi indisturbato per un paio di giorni nella completa oscurità, anche se la fotosintesi non può svolgersi materialmente (se non nelle mani dello sperimentatore al buio). In Fig. 10 B-C vediamo l'alternanza delle velocità di fotosintesi potenziale e di quella (collegata) della fluorescenza in piante tenute al buio continuo e al secco per più giorni.

Ma questo non è che l'inizio di una storia molto interessante, che potrà svelarci ancora molte cose sulle relazioni delle piante con l'ac-

qua. Ecco infatti che, giunti alla fine della nostra piccola indagine, siamo tornati al discorso sulla luce e la fotosintesi come grande rete ecologica del Pianeta, prima sorgente e unica motrice degli esseri viventi. Ma sempre insieme all'acqua, l'altra grande fonte della Vita.

Scheda 1. Colpite dalla luce, le piante (i cloroplasti) emettono una debole luce rossa ("fluorescenza clorofilliana"). Il nostro occhio non la vede, almeno di giorno, ma sensibili videocamere sì. Questa fluorescenza rappresenta una via di decadimento (emissione di fotoni) della clorofilla "eccitata" da luce, e la sua intensità è inversamente proporzionale alla velocità di fotosintesi, in quanto i due modi di de-eccitazione competono tra loro; più forte la fotosintesi, più debole (entro certi limiti) la fluorescenza emessa dalle clorofille, e viceversa. Inoltre, le clorofille si possono de-eccitare anche emettendo calore, che è il terzo modo. Perciò, gli strumenti di rilevamento della fluorescenza possono dare informazioni anche sulla fotosintesi in atto nella pianta: una misura non invasiva, veloce e precisa, che può essere ripetuta molte volte.

Letture

- PUPILLO P., SPARLA F., MELANDRI B.A., TROST P. (2022). *The circadian night depression of photosynthesis analyzed in a herb, Pulmonaria vallisarsae. Day/night quantitative relationships*. "Photosynthesis Research", 154: 143-153.
- RASCIO N., ed. (2022). *Elementi di Fisiologia Vegetale*. Edises, Napoli, pp. 576.
- RECCHIA I., SPARLA F., PUPILLO P. (2017). *Photosynthetic properties of spring geophytes assessed by chlorophyll fluorescence analysis*. "Plant Physiology and Biochemistry", 110: 510-517.

Contatto Autore: paolo.pupillo@unibo.it

